

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

Bianca Sartini do Espírito Santo

**Acessando o limite entre espécies e o nicho ecológico em gastrópodes de água doce,
da família Physidae (Gastropoda, Hygrophila)**

**Assessing the species boundary and ecological niche in freshwater gastropods of
the family Physidae (Gastropoda, Hygrophila)**

Juiz de Fora

2023

Bianca Sartini do Espirito Santo

Acessando o limite entre espécies e o nicho ecológico em gastrópodes de água doce, da família Physidae (Gastropoda, Hygrophila)

Assessing the species boundary and ecological niche in freshwater gastropods of the family Physidae (Gastropoda, Hygrophila)

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de concentração: Comportamento e Biologia Animal, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor.

Orientador (a): Profa. Dra. Sthefane D'ávila

Coorientador (a): Profa. Dra. Mariana Fonseca Rossi

Colaborador (a): Profa. Ximena Maria Constanza Ovando

Juiz de Fora
2023

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

Sartini, Bianca do Espírito Santo.

Acessando o limite entre espécies e o nicho ecológico em gastrópodes de água doce, da família Physidae (Gastropoda, Hygrophila) / Bianca do Espírito Santo Sartini. -- 2023.

199 f. : il.

Orientadora: Sthefane D'ávila

Coorientadora: Mariana Fonseca Rossi

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas: Comportamento Animal, 2023.

1. Taxonomia. 2. Delimitação de espécies. 3. Modelagem de nicho ecológico. 4. Distribuição de espécies. 5. Diversidade de Physidae. I. D'ávila, Sthefane, orient. II. Rossi, Mariana Fonseca, coorient. III. Título.

Bianca Sartini do Espirito Santo

Acessando o limite entre espécies e o nicho ecológico em gastrópodes de água doce, da família Physidae (Gastropoda, Hygrophila)

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) - Comportamento e Biologia Animal da Universidade Federal de Juiz de Fora como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia). Área de concentração: Comportamento e Biologia Animal.

Aprovada em 27 de janeiro de 2023.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Sthefane D'ávila de Oliveira e Paula - Orientadora

Universidade Federal de Juiz de Fora

Profa. Dra. Mariana Fonseca Rossi - Coorientadora

Universidade Federal de Juiz de Fora

Dra. Roberta Lima Caldeira

Instituto de Pesquisas René Rachou/Fiocruz

Prof. Dr. Jesus Souza Troncoso

Universidade de Vigo

Prof. Dr. Ariel Aníbal Beltramino

Prof. Dr. Roberto Júnio Pedroso Dias

Universidade Federal de Juiz de Fora

Juiz de Fora, 21/12/2022.



Documento assinado eletronicamente por **Roberto Júnio Pedroso Dias, Professor(a)**, em 27/01/2023, às 17:26, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Sthefane Davila de Oliveira e Paula, Professor(a)**, em 27/01/2023, às 17:31, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Jesus Souza Troncoso, Usuário Externo**, em 27/01/2023, às 17:31, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Ariel Aníbal Beltramino, Usuário Externo**, em 27/01/2023, às 17:31, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Mariana Fonseca Rossi, Professor(a)**, em 27/01/2023, às 17:35, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Roberta Lima Caldeira, Usuário Externo**, em 27/01/2023, às 17:48, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no Portal do SEI-Uffj (www2.uffj.br/SEI) através do ícone Conferência de Documentos, informando o código verificador **1087848** e o código CRC **23FA04D2**.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao plano espiritual por todo o amparo para percorrer minha jornada terrena. Por me sempre me cercar de pessoas acolhedoras, compreensíveis amigáveis e principalmente, inspiradoras!

Agradeço a todos os meus mestres do departamento de zoologia que desde a graduação me ensinaram e inspiraram.

À amiga Franciane Cedrola que sempre me motivou a seguir no doutorado. Eterna companheira de desabafos sobre trabalho, estudos, família, política e tudo o mais que precisar. Obrigada por ser presença, mesmo na distância!

À profa. Dra. Mariana Rossi que de amiga de “sofrência acadêmica” nos tempos de IC e mestrado tornou-se minha coorientadora! Obrigada por todo apoio, incentivo e colaboração nessa jornada!

Agradeço aos novos amigos do Museu de malacologia Fávio Macanha e Leslie Altomari pela colaboração nas diversas etapas dessa tese e, pelo prazer do convívio no Museu e no “mundo virtual pandêmico”.

À grande amiga Maria Isabel, providência divina para minha vida nos últimos quatro anos! Obrigada pela amizade sincera que facilmente se estendeu da vida acadêmica para a vida pessoal!

À minha orientadora Profa. Dra. Sthefane Dávila, minha gratidão por aceitar me orientar no doutorado. Agradeço por partilhar o encanto pelo ensino e pesquisa. Obrigada pela compreensão, paciência e apoio com relação às diversas dificuldades surgiram durante essa caminhada.

À profa. Dra. Ximena Ovando, pela colaboração na elaboração dessa tese. Obrigada pelo conhecimento partilhado, pela compreensão e prontidão em ajudar e orientar.

Ao Luiz, companheiro de vida e de estudos, o “cara dos algoritmos” e “paranauês” da programação que me socorreu diversas vezes ao longo desse trabalho. Obrigada por ser luz, anjo, herói, amigo e amor!

Ao Programa de Pós-graduação em Comportamento e Biologia Animal (atual PPG em Biodiversidade e Ciências da Natureza) agradeço o apoio na concessão de ajuda de custo para coleta de dados e toda a estrutura fornecida para a conclusão desse trabalho.

Meu agradecimento final a todos os que fazem do ensino e da pesquisa um ato de resistência à opressão, ao obscurantismo contemporâneo e à desigualdade social.

O grande desafio humano é resistir à sedução do repouso, pois nascemos para caminhar e nunca para nos satisfazer com as coisas como estão. A insatisfação é um elemento indispensável para quem, mais do que repetir, deseja criar, inovar, refazer, modificar, aperfeiçoar.

Assumir esse compromisso é aceitar o desafio de construir uma existência menos confortável, porém ilimitada e infinitamente mais significativa e gratificante.

Mário Sérgio Cortella

RESUMO

A presente tese contribuiu para ampliar o conhecimento sobre a diversidade da malacofauna dulcícola neotropical. Através do emprego de diferentes metodologias de análise de dados moleculares e de ocorrência geográfica abordamos importantes questões taxonômicas e mostramos novos caminhos para futuras pesquisas taxonômicas da família Physidae. Família essa que por muito tempo teve propostas de classificação embasadas apenas em caracteres morfológicos da concha e, posteriormente, na anatomia das partes moles. A aplicação de métodos de delimitação molecular baseados em coalescência, evidenciou a insuficiência dos critérios morfológicos em discriminar a variabilidade intraespecífica (superestimando a diversidade da família) e, em detectar a existência de complexos de espécies crípticas (subestimando a diversidade da família). A abordagem de busca intensiva por dados de ocorrência junto a utilização de ferramentas de georreferenciamento, modelagem e análises de nicho ecológico aplicadas às espécies de fisídeos sul-americanos, indicaram a possibilidade de erros de identificação de espécies e a necessidade de reavaliar a distribuição desses fisídeos usando outros critérios operacionais, incluindo abordagens moleculares, para acessar a diversidade e distribuição reais da família para o continente.

Palavras-chave: Physidae, delimitação molecular, taxonomia reversa, distribuição de espécies, modelagem de nicho, malacofauna neotropical.

ABSTRACT

The present thesis contributed to increasing the knowledge about the diversity of the neotropical freshwater mollusks. Through the use of different methodologies for analyzing molecular and geographical occurrence data, we address important taxonomic issues and show new paths for future taxonomic research on the Physidae family. This family for a long time had classification proposals based only on morphological characters of the shell and, later, on the anatomy of the soft parts. The application of molecular delimitation methods based on coalescence showed the inadequacy of morphological criteria in discriminating intraspecific variability (overestimating family diversity) and in detecting the existence of cryptic species complexes (underestimating family diversity). The data on the occurrence along with the use of georeferencing tools, modeling, and ecological niche analyses applied to South American physid species, indicated the possibility of errors in species identification and the need to reassess the distribution of these physids using other operational criteria such as molecular approaches to access the actual family diversity and distribution for the continent.

Keywords: Physidae, molecular delimitation, reverse taxonomy, species distribution, niche modeling, neotropical molluscs.

RESUMO PARA DIVULGAÇÃO CIENTÍFICA

Identificar a qual espécie um organismo pertence, é fundamental para conhecer a biodiversidade existente em um ambiente e para estabelecer planos e estratégias de conservação e manejo. Durante muito tempo, as espécies de caramujos de água doce foram identificadas com base na análise de características de suas conchas (tamanho, formato, coloração, textura) e, posteriormente, algumas características anatômicas também passaram a ser utilizadas (tamanho e forma da borda do manto; tamanho, forma e composição de estruturas do sistema reprodutor; características da rádula). Com o passar do tempo, os pesquisadores foram percebendo que nem sempre indivíduos que apresentavam diferenças nessas características, pertenciam a espécies diferentes, ou seja, havia uma variação das características dentro das espécies. O contrário também ocorria, às vezes, indivíduos com características muito similares pertenciam a espécies bem diferentes. Desde então, diferentes métodos e ferramentas de análises têm sido desenvolvidos e empregados para compreender as variações existentes nos diversos grupos de caramujos de água doce, objetivando estabelecer quais seriam os melhores critérios para delimitar as espécies. Nessa tese, investigamos critérios e ferramentas de análise molecular (que utilizam fragmentos de DNA), geográfica (informações sobre a distribuição de espécies em determinado espaço geográfico) e ecológica (características ambientais e climáticas que podem determinar áreas adequadas ao estabelecimento e sobrevivência das espécies) para delimitar espécies sul-americanas pertencentes à família Physidae. Nosso estudo amplia o conhecimento sobre a diversidade de caramujos de água doce dessa família na América do Sul, aponta espécies e localidades que necessitam de estudos mais aprofundados, empregando técnicas e ferramentas de análises modernas, objetivando delimitar a real diversidade e distribuição das espécies de físídeos.

APRESENTAÇÃO

Durante muito tempo, as propostas de classificação para Physidae foram embasadas apenas em caracteres morfológicos da concha e do complexo peniano. A variabilidade desses caracteres gerou erros na identificação e descrição das espécies, originando muitas sinonímias. Nos últimos anos, o uso de técnicas moleculares e de georreferenciamento e modelagem associadas às abordagens tradicionais na identificação de espécies, têm ajudado a esclarecer as relações e definir a real diversidade da família, principalmente na América do Norte. Considerando os esclarecimentos que a implementação de ferramentas de delimitação computacional de espécies e modelagem de nicho ecológico têm trazido aos estudos de diversos grupos zoológicos que apresentam alta plasticidade fenotípica e diversidade críptica, propomos a aplicação dessas metodologias na resolução de problemas relacionados à taxonomia e conservação de fisídeos, com enfoque nas espécies nativas da América do Sul. A presente tese está estruturada em três capítulos, apresentados a seguir:

Capítulo 1 – Avaliando os limites de espécies na família de caramujos de água doce Physidae, usando métodos de delimitação baseados em coalescência: nesse capítulo propomos a aplicação de metodologias de delimitação de espécies de *locus* único (single e multiple-GMYC, PTP e mPTP), para elucidar a diversidade oculta em physidae. As linhagens crípticas apontadas poderão guiar estudos morfológicos e taxonômico mais aprofundados desses organismos. **OBS:** Artigo aceito para publicação no periódico Malacologia, com publicação prevista para o volume 65, em dezembro de 2022.

Capítulo 2 – Desvendando a distribuição geográfica de *Stenophysa marmorata* e outras espécies pouco conhecidas de Physidae (Gastropoda: Hygrophila) na América do Sul, usando uma abordagem de busca intensiva de dados: empregando uma abordagem de busca intensiva de dados, atualizamos o conhecimento sobre a distribuição de espécies de fisídeos sul-americanos. Nos mapas de distribuição das espécies foram consideradas as camadas de limites geopolíticos, de bacias e redes hidrológicas da América do Sul. Os resultados obtidos indicaram a possibilidade de erros de identificação das espécies e a necessidade de acessar novamente a distribuição dos fisídeos sul-americanos utilizando critérios operacionais alternativos para a delimitação das espécies.

Capítulo 3 – Divergência de nicho como evidência de diversidade críptica em um caramujo de água doce amplamente distribuído na América do Sul: considerando as incertezas sobre a aparente ampla distribuição geográfica de *S. marmorata* na América do Sul e a ineficiência dos critérios operacionais existentes para reconhecimento da maioria das espécies nominais de caramujos neotropicais da família Physidae. Utilizamos a modelagem de nicho ecológico como uma ferramenta para detectar nichos ecológicos divergentes entre oito táxons (duas espécies nominais e sete espécies candidatas) de fisídeos.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	13
2 CAPÍTULO 1: AVALIANDO OS LIMITES DE ESPÉCIES NA FAMÍLIA DE CARAMUJOS DE ÁGUA DOCE PHYSIDAE, USANDO MÉTODOS DE DELIMITAÇÃO BASEADOS EM COALESCÊNCIA.....	23
2.1 RESUMO.....	23
2.2 INTRODUÇÃO.....	24
2.3 MATERIAL E MÉTODOS	28
2.4 RESULTADOS.....	31
2.5 DISCUSSÃO	42
3 CAPÍTULO 2: DESVENDANDO A DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DE STENOPHYSA MARMORATA E OUTRAS ESPÉCIES POUCO CONHECIDAS DE PHYSIDAE (GASTROPODA: HYGROPHILA) NA AMÉRICA DO SUL, USANDO A ABORDAGEM DE BUSCA INTENSIVA DE DADOS.	52
3.1 RESUMO.....	52
3.2 INTRODUÇÃO.....	52
3.3 MATERIAL E MÉTODOS	55
3.4 RESULTADOS.....	58
3.5 DISCUSSÃO	65
4 CAPÍTULO 3: DIVERGÊNCIA DE NICHOS COMO EVIDÊNCIA DE DIVERSIDADE CRÍPTICA EM UM CARAMUJO DE ÁGUA DOCE AMPLAMENTE DISTRIBUÍDO NA AMÉRICA DO SUL	71
4.1 RESUMO.....	71
4.2 INTRODUÇÃO.....	72
4.3 MATERIAL E MÉTODOS	74
4.4 RESULTADOS.....	81
4.5 DISCUSSÃO	87
REFERÊNCIAS.....	93
GLOSSÁRIO	119
APÊNDICE A – INFORMAÇÕES SOBRE AS SEQUÊNCIAS DE NUCLEOTÍDEOS PARA O GENE COI DE REPRESENTANTES DA FAMÍLIA PHYSIDAE DEPOSITADOS NO GENBANK, UTILIZADOS NO PRESENTE ESTUDO.	120

APÊNDICE B – INFORMAÇÕES SOBRE OS REGISTROS DE OCORRÊNCIAS DE REPRESENTANTES DA FAMÍLIA NA AMÉRICA DO SUL UTILIZADOS NO PRESENTE TRABALHO.	125
APÊNDICE C – VALORES E GRÁFICOS DO ROC- PARCIAL; MODELO NULO (DISTRIBUIÇÃO VERMELHA), DISTRIBUIÇÃO DE EXPECTATIVAS CRIADO POR MEIO DE SUBSTITUIÇÃO INICIAL DE 50% DO TOTAL DE PONTOS DISPONÍVEIS E 500 RÉPLICAS DE REAMOSTRAGEM (DISTRIBUIÇÃO AZUL).	149
APÊNDICE D – RESULTADOS DO TESTE DE IDENTIDADE DE NICHOS ECOLÓGICO OBTIDOS PELO ENMTOOLS.	153
APÊNDICE E – REGISTROS DE OCORRÊNCIA DAS ESPÉCIES UTILIZADAS NA MODELAGEM DE NICHOS ECOLÓGICO.	154
ANEXO A - ARTIGO ACEITO PARA PUBLICAÇÃO NO PERÍODICO MALACOLOGIA.....	176

1 INTRODUÇÃO GERAL

O CONCEITO DE ESPÉCIE E A PROBLEMÁTICA DOS CRITÉRIOS OPERACIONAIS

Durante muito tempo, diversos conceitos de espécie foram formulados, cada um considerando diferentes características biológicas dos organismos como critérios definidores da espécie (DE QUEIROZ, 1998). Consequentemente, um mesmo grupo de organismos poderia ou não, ser considerado como uma espécie sob um ou mais dos diferentes conceitos adotados (DE QUEIROZ, 1998, 2005a, 2005b, 2007).

Apesar das diferenças entre os diversos conceitos, todos eles tratam as espécies como segmentos de linhagens (linha direta ancestral-descendente) de metapopulações evoluindo separadamente. Essa unidade conceitual, forneceu a base para estabelecer um **conceito unificado de espécie** (DE QUEIROZ, 1998, 2005a). Tal conceito não representa um novo conceito de espécie, mas uma separação entre a definição primária de espécie (linhagens metapopulacionais em evolução separada) e os critérios operacionais (linhas de evidências) comumente utilizados para delimitá-las, ou seja, para diagnosticar a separação das linhagens (ex: isolamento reprodutivo, diferenciação de nicho, caracteres morfológicos, citogenéticos, moleculares etc.) (DE QUEIROZ, 2007).

Com o estabelecimento de um conceito geral, propondo o fim das discussões em torno da definição dessa categoria taxonômica, as discussões passaram a girar em torno da questão metodológica sobre como delimitar as espécies, quantos e quais critérios operacionais constituiriam evidências da separação das linhagens e como integrar as informações fornecidas por diferentes métodos.

A DELIMITAÇÃO MOLECULAR DE ESPÉCIES

O avanço no desenvolvimento das técnicas de obtenção e análise de DNA e a disponibilização de sequências moleculares em bancos de dados de acesso público como o GenBank (CLARK et al., 2016) propiciaram a inserção, cada vez maior, de dados moleculares em estudos taxonômicos, principalmente na identificação de linhagens crípticas, nas quais os caracteres morfológicos são pouco divergentes (SITES & MARSHALL, 2004; KNOWLES & CARSTENS, 2007; LEAVITT et al., 2015).

Vários métodos de delimitação molecular de espécies têm sido elaborados possibilitando a análise de conjuntos de dados com um único marcador sequenciado (conjuntos de dados de *locus* único), com vários marcadores (conjuntos de dados de *locus* múltiplo) e também para conjunto de dados concatenados (FONTANETO et al., 2015). Os métodos de *locus* único são eficientes na análise exploratória de grupos pouco conhecidos, mas apresentam limitações quando as linhagens apresentam divergência recente (KNOWLES & CARSTENS, 2007, DELLICOUR & FLOT, 2018). Já os métodos de *locus* múltiplo tendem a fornecer delimitações mais robustas pois combinam marcadores moleculares que apresentam diferentes taxas evolutivas e estão sujeitos a diferentes pressões seletivas (ZHANG et al., 2011; DELLICOUR & FLOT, 2018). Para alguns grupos de organismos há situações em que as abordagens de *locus* único são a única opção disponível, pois a maioria (ou todos) os dados moleculares disponíveis nos bancos de dados podem ser oriundos sequenciamento de um único fragmento de gene, podendo-se aplicar apenas essas análises.

A delimitação preliminar de espécies putativas/candidatas também chamadas de OTUs (Unidades Taxonômicas Operacionais), MOTUS (OTU molecular) (BLAXTER et al., 2005) ou ESUs (Unidades Evolutivas Significativas) (RYDER, 1986; MORITZ, 1994) pode ser obtida analisando dados de *locus* único de regiões genômicas adequadas, como a subunidade I do citocromo c oxidase mitocondrial (o código de barras de DNA ou *DNA Barcode*) (HEBERT et al., 2003). Esse processo acelera o desenvolvimento de trabalhos taxonômicos devido à eficiência em reconhecer espécies putativas/candidatas e expor possíveis espécies crípticas, diminuindo o risco de sinonímias (KEKKONEN & HERBERT, 2014).

Dentre os métodos de delimitação de espécies comumente utilizados destacam-se os que são baseados em distância genética como o ABGD (*Automatic Barcode Gap Discovery*) (PUILLANDRE et al., 2012) e o recentemente desenvolvido ASAP (*Assemble Species by Automatic partitioning*) (PUILLANDRE et al., 2020). E os que são baseados em árvores filogenéticas e coalescência como GMYC (*General Mixed Yule-coalescent*) de limite único (PONS et al., 2006) e múltiplo (MONAGHAN et al., 2009) e o PTP (*Poisson Tree Processes*) de limite único (ZHANG et al., 2013) e mPTP (*multiple Poisson Tree Processes*) de limite múltiplo (KAPLI et al., 2017).

O método ABGD (*Automatic Barcode Gap Discovery*) agrupa as sequências em espécies hipotéticas com base na lacuna do código de barras (*barcode gap*), que é o valor em que a divergência entre organismos pertencentes à mesma espécie é menor que a divergência entre organismos de espécies diferentes. A análise parte de uma distância intraespecífica prévia

máxima aproximada (P) determinada pelo usuário. O método então calcula e ranqueia a distância genética entre cada par de sequências, utilizando o primeiro pico detectado após o *barcode* fornecido pelo usuário, como limiar para agrupar as sequências. Em seguida, são realizadas mais rodadas de agrupamento aumentando o valor da lacuna dentro de um limite (X), que é a largura relativa do *gap*, também estabelecido pelo usuário, as rodadas se encerram quando não for mais possível estabelecer novos agrupamentos (PUILLANDRE et al., 2012).

Recentemente, os mesmos autores do método ABGD, propuseram um novo método denominado *Assemble Species by Automatic Partitioning* (ASAP), que supera as duas principais limitações do ABGD: a necessidade de definir a priori a divergência máxima da diversidade intraespecífica (P), e a ausência de escores associados às partições, o que deixava a cargo do usuário a escolha da “melhor” partição resultante (PUILLANDRE et al., 2020). O ASAP é um algoritmo de agrupamento hierárquico que mescla sucessivamente, as sequências dos organismos em grupos, com base no ranqueamento das distâncias genéticas pareadas. Para cada nova partição, o ASAP calcula a probabilidade de panmixia (valor p) e a largura relativa do intervalo do código de barras (W). A pontuação ASAP é a média das classificações de ambas as métricas, quanto menor a pontuação, melhor a partição (PUILLANDRE et al., 2020).

Os métodos de delimitação baseados em coalescência, combinam a teoria da Coalescência de Kingman, que a partir de uma amostra rastreia os alelos de um gene que são compartilhados por todos os membros da população, até chegar em uma única cópia ancestral, conhecida como ancestral comum mais recente (MRCA) (TAVARÉ et al., 1997). Com modelos de diversificação para inferir o ponto de transição entre a população e os processos de nível de espécie em uma árvore de genes. Esses métodos são considerados mais objetivos na inferência do limiar de delimitação, constituindo uma alternativa aos métodos de distância que se baseiam em limites arbitrários de similaridade de sequências (BARRACLOUGH et al., 2009; TANG et al., 2014).

Os métodos baseados em coalescência mais utilizados são o GMYC e o PTP, em ambos é necessário entrar com uma árvore filogenética que será utilizada para estimar as taxas de eventos de ramificação para inferir qual parte da árvore segue, mais provavelmente, um modelo de especiação e qual parte segue um modelo de coalescência. A partição de espécies é encontrada maximizando a probabilidade de transição entre essas duas taxas de ramificação (KAPLI et al., 2017; MONAGHAN et al., 2009).

O método GMYC (*General Mixed Yule-coalescent*) (PONS et al., 2006) requer uma árvore ultramétrica para analisar as diferenças entre a taxa de ramificação intraespecífica,

determinada pelo modelo de coalescência (KINGMAN, 1982) e a taxa de ramificação interespecífica, determinada pelo modelo de especiação (YULE, 1924). Assumindo como ponto de transição aquele de maior verossimilhança. O método em sua implementação inicial com limiar único (*single threshold*) considera uma única transição entre eventos de especiação e coalescência para toda a árvore filogenética (PONS et al., 2006). MONAGHAN et al. (2009) implementaram ao método o limiar múltiplo (*multiple threshold*) que reanalisa as espécies que foram definidas no *single threshold*, considerando a possibilidade de variação da transição especiação-coalescência ao longo da árvore. Nessa reanálise pode ocorrer divisão ou fusão de espécies.

Apesar de ter se mostrado estável sob ampla gama de circunstâncias do conjunto de dados, como a presença de alto número de *singletons* (espécies representadas por apenas uma sequência molecular), alto número de espécies amostradas e presença lacunas na amostragem intraespecífica (TALAVERA et al., 2013), o GMYC pode ser propenso à delimitação excessiva, particionando clados formados por haplótipos bem suportados em ESU's distintas (linhagens independentes) (MIRALLES & VENCES, 2013; HAMILTON et al., 2014; LEAVITT et al., 2015).

O método PTP (*Poisson Tree Processes*) (ZHANG et al., 2013) modela em uma árvore filogenética não ultramétrica, a taxa de especiação a partir do número de substituições por sítio nas sequências moleculares. Ele assume que a quantidade de substituições entre as espécies é maior que dentro das espécies, essa diferença é refletida no comprimento dos ramos. O método em sua implementação inicial, assume apenas uma distribuição exponencial para os eventos de especiação e de coalescência, para todas as espécies da filogenia. Uma das vantagens do PTP sobre o GMYC é o de evitar o processo computacionalmente intensivo e, potencialmente propenso a erros de geração de árvores ultramétricas, requerido pelo GMYC (LEAVITT et al., 2015).

Considerando que em alguns casos, apesar de a taxa de especiação ser constante entre espécies relacionadas, a taxa de coalescência e a diversidade genética podem sofrer variações significativas dentro das espécies, KAPLI et al. (2017) propuseram o *multirate-PTP* (mPTP) que incorpora a divergência da diversidade genética intraespecífica, ajustando os eventos de ramificação de cada espécie delimitada a uma distribuição exponencial distinta. Além disso, o mPTP trabalha com um algoritmo mais rápido que o do PTP, produzindo delimitações mais precisas (BLAIR et al., 2017; THANOU et al., 2020).

É importante ressaltar que a eficiência e as delimitações resultantes de cada método podem variar dependendo das características do conjunto de dados (número de amostras, número de espécies, tamanhos de populações etc.) (BLAIR & BRYSON, 2017). Sendo recomendável a aplicação conjunta e análise comparativa das delimitações apresentadas pelos diferentes métodos, bem como a comparação com resultados obtidos por outras abordagens (morfológicas, ecológicas etc.) e/ou usando a mesma abordagem, porém outros marcadores genéticos (DELLICOUR & FLOT, 2018; DUCASSE et al., 2020).

As metodologias de delimitação molecular de espécies vêm sendo implementadas em diversos estudos que visam a resolução de incertezas taxonômicas, especialmente para táxons com linhagens crípticas ou com muitas subespécies descritas, nos mais diversos grupos de gastrópodes (SAUER & HAUSDORF, 2012; FALNIOWSKI & SZAROWSKA, 2012; RAZKIN et al., 2017; VINARSKI et al., 2017; NANTARAT et al., 2019; PILAR et al., 2021; ZHAO et al., 2020; YOUNG et al., 2021; KNUTSON & GOSLINER, 2022).

O USO DE MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES (MDE) NA DELIMITAÇÃO DE ESPÉCIES

Fontes adicionais de informação como os dados de distribuição geográfica e os modelos de nicho ecológico vem sendo utilizados na delimitação de espécies, principalmente devido à facilidade de acesso aos registros de ocorrência (coordenadas geográficas do local de coleta dos espécimes) disponíveis em acervos de coleções de museus, em publicações científicas e em bases de dados de biodiversidade (GRAHAM et al., 2004; ELITH & LEATHWICK, 2007; RISSLER & APODACA, 2007; SCHLICK-STEINER et al., 2010).

Os modelos de distribuição de espécies (MDE) são modelos empíricos, que relacionam os dados de ocorrência de uma espécie (coordenadas geográficas das localidades) com as variáveis ambientais (variáveis preditoras) modelando quais são as condições abióticas nas quais as populações podem ser mantidas, determinando assim as chamadas áreas de adequabilidade da espécie que são projetadas no espaço geográfico (GUISAN & THUILLER, 2005). Tais modelos têm sido amplamente empregados em estudos de conservação da biodiversidade (ARAÚJO et al., 2019) auxiliando na compreensão da ação das mudanças climáticas sobre a distribuição futura das espécies (ARAÚJO et al., 2005; ANDERSON, 2013), na estimativa das áreas de expansão de espécies invasoras (BROENNIMANN et al., 2007; TINGLEY et al., 2014) e na determinação de áreas adicionais para amostragem em espécies

com distribuição pouco conhecida (ARAÚJO & PETERSON, 2012; GUISAN et al., 2013). Além disso, os MDE possibilitam avaliar a diferenciação de nicho entre linhagens putativas/espécies candidatas auxiliando na delimitação de espécies (SITES & MARSHALL, 2003; RAXWORTHY et al., 2007; RISSLER & APODACA, 2007; FLORIO et al., 2012).

No processo de especiação, o isolamento genético e ecológico entre duas populações pode anteceder a diferenciação morfológica entre as linhagens, de modo que as diferenças nos nichos ecológicos podem constituir barreiras causando isolamento reprodutivo entre os indivíduos de uma população, favorecendo o processo de especiação (WIENS, 2004; PYRON et al., 2015). Diante disso, os MDE têm sido úteis para comparar a adequabilidade de habitats geradas nos MDE de diferentes espécies/ populações, verificando o grau de diferenciação de nicho entre elas e, auxiliando na delimitação de espécies (HEIDARI, 2019).

Para avaliação da diferenciação de nicho entre duas espécies/ linhagens, têm sido empregadas métricas e testes de sobreposição e identidade de nicho, baseados nos *scores* gerados pelos MDE (WARREN et al., 2010). A sobreposição de nicho pode ser quantificada usando duas métricas de similaridade de nicho introduzidas por WARREN et al. (2008): a medida D de Schoener e a medida I derivada da distância de Hellinger, ambas as medidas variam de 0 (quando não há sobreposição das condições ambientais previstas para as espécies) a 1 (quando ocorre a sobreposição total). É importante ressaltar, que a diferença entre as duas está no fato de a medida D assumir que uma premissa ecológica, considerando a abundância das espécies modeladas, o que não ocorre com a medida I (WARREN et al., 2010).

Os MDE têm servido como ferramenta para orientar a tomada de decisões no âmbito da conservação e reduzir os déficits de conhecimento biológico, que podem causar grandes problemas para a conservação da diversidade em moluscos gastrópodes (CORDELLIER & PFENNINGER, 2009; CORDELLIER et al., 2012; VOGLER et al., 2013; RAZKIN et al., 2017; HAURDORF et al., 2021).

A IMPORTÂNCIA DAS INFORMAÇÕES REUNIDAS EM BANCOS DE DADOS BIOLÓGICOS

Embora o desenvolvimento de catálogos eletrônicos do acervos de espécimes de coleções biológicas tenha começado durante a década de 1970, o acesso às informações se intensificou mais recentemente, com o estabelecimento das bases de dados acessíveis que permitiram conectar várias coleções, como a base de dados internacional GBIF (*Global*

Biodiversity Information Facility) e as nacionais *SpeciesLink* e SibBr (Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira) (GRAHAM et al., 2004; ROBERTSON et al., 2014).

As coleções digitais de história natural oferecem oportunidades de colaboração entre disciplinas e instituições (MENEIKE et al., 2018). E, nos últimos anos, estudos com abordagem transdisciplinar utilizando os dados de coleções biológicas (principalmente de museus e herbários públicos ou universitários), tem expandido a compreensão sobre como os fatores ambientais, geográficos e ecológicos estão envolvidos na distribuição da biodiversidade (GRAHAM et al., 2004; WINSTON et al., 2007; WEN et al., 2015; MENEIKE et al., 2018).

Além dos bancos de dados de coleções biológicas, outra importante fonte de informação para os estudos de diversidade é encontrada nos bancos de dados moleculares de acesso público, como o GenBank, que é um banco de dados abrangente contendo 15,3 trilhões de pares de bases de mais de 2,5 bilhões de sequências de nucleotídeos para 504.000 espécies formalmente descritas (BENSON et al., 2013).

Assim, as informações depositadas em bases de dados de coleções biológicas e moleculares, constituem uma rica fonte de informações, que ao serem analisadas com novas metodologias e ferramentas, possibilitam a visualização e o preenchimento de lacunas no conhecimento ecológico e taxonômico de muitos grupos de organismos, com otimização de tempo e de recursos financeiros.

A FAMÍLIA PHYSIDAE

Durante a maior parte dos dois últimos séculos, a identificação e classificação de gastrópodes de água doce restringia-se à análise de caracteres morfológicos, sendo a maioria deles relacionada aos aspectos da concha (PEREZ & MINTON, 2008). Essa abordagem taxonômica tradicional acarretou alguns problemas na delimitação das espécies em virtude da grande plasticidade fenotípica das conchas, dificultando a detecção de espécies crípticas (HELLER et al., 2005; HOLOMUZKI & BIGGS, 2006; HERSHLER et al., 2007; PEREZ & MINTON, 2008).

Recentemente, o reconhecimento da ampla presença de espécies crípticas de gastrópodes pulmonados tem revelado a necessidade de obtenção de material para estudos taxonômicos, visando à caracterização morfológica mais detalhada das espécies (PARAENSE, 1986, 1995; PARAENSE & POINTIER, 2003) e confirmação da identidade específica através da utilização de marcadores moleculares (VELASQUEZ et al., 2002; VIDIGAL et al., 2002;

CALDEIRA et al., 2004; AGUIAR-SILVA et al., 2014). Tais abordagens têm possibilitado a redescritção de espécies originalmente caracterizadas com base na morfologia da concha (PARAENSE & POINTIER, 2003; GATES et al., 2013) e descrições de espécies novas (VELASQUEZ et al., 2002), mesmo em localidades amplamente estudadas, cuja fauna de moluscos era considerada definitivamente conhecida (WETHINGTON et al., 2009).

A família Physidae (Fitzinger, 1833) reúne gastrópodes pulmonados dulcícolas caracterizados morfologicamente por apresentarem concha sinistrógira com espira alta, rádula com fileiras de dentes em forma de V, mandíbula simples sem processo lateral, ausência de hemoglobina e pseudobrânquia, além disso a maioria das espécies possui a borda do manto extensa, podendo cobrir a concha parcialmente (WETHINGTON & LYDEARD, 2007). Esses gastrópodes apresentam distribuição holártica que se estende pela América Central e do Sul, mas com diversidade centrada na América do norte (TAYLOR, 2003; WETHINGTON & LYDEARD, 2007).

Desde o séc. XIX surgiram diversas propostas de classificação taxonômica de Physidae, a maioria delas embasadas em caracteres morfoanatômicos (concha e complexo peniano). WALKER (1918) estabeleceu dois gêneros para a família *Aplexa* e *Physa*. Com *Aplexa* diferenciando-se de *Physa* por possuir concha alongada e ausência de digitações no manto. E, também estabeleceu dois gêneros em *Physa*, *Costatella*, caracterizado por apresentar concha com estriações longitudinais e *Physa s.s. (stricto senso)* com ausência de estriações. BAKER (1928) baseando-se nas diferenças em características do manto entre as espécies europeias e norte-americanas, estabeleceu os gêneros *Physella* e *Physa*. Em *Physella* alocou todos os fisídeos norte-americanos e, baseado na morfologia do complexo peniano e em características da concha e columela, estabeleceu os subgêneros, *Physella s.s* e *Physodon*. Já em *Physa* alocou todos os fisídeos europeus. THIELE (1931-1935) E ZILCH (1959-1960) reconheceram apenas os dois gêneros mais antigos na família *Aplexa* e *Physa*. *Aplexa* contendo os subgêneros *Aplexa s.s* e *Stenophysa* e, *Physa* contendo com os subgêneros: *Physa s.s*, *Alampetista*, *Costatella* e *Petrophysa*. STAROBAGATOV (1967) dividiu Physidae nas subfamílias Aplexinae e Physinae.

TE (1978) examinou 85 taxóns de fisídeos (78 espécies nominais e sete que representavam populações que ele considerou como únicas) e estabeleceu agrupamentos primários baseando-se quase que exclusivamente em caracteres do complexo peniano. O grupo *Aplexa* caracterizado por apresentar complexo peniano do “tipo *Aplexa*” (com 6 variações), o grupo *fontinalis* caracterizado por apresentar complexo peniano “*Physa* tipo-a” (sem variações), o grupo *gyrina* caracterizado por apresentar complexo peniano “*Physa* tipo-b” (com 5

variações), o grupo *acuta* caracterizado por apresentar complexo peniano “*Physa* tipo-c” (com 4 variações) e o grupo *cubensis* caracterizado por apresentar complexo peniano “*Physa* tipo-bc” (com 3 variações). Ainda, o autor estabeleceu um sistema de classificação fenética com Physidae apresentando as subfamílias: *Aplexinae*, contendo os gêneros *Aplexa* e *Stenophysa* e *Physinae*, contendo os gêneros *Physa* e *Physella*, esse último com os subgêneros *Physella*, *Petrophysa*, *Costatella*, *Alampetista* e *Costatella*). Posteriormente, Burch e Totenham (1980) e Burch (1988) adotaram a classificação de Te (1978) em guias de identificação de caramujos límnicos da América do Norte.

TAYLOR (2003) estabeleceu um sistema de classificação considerando apenas a morfologia do complexo peniano. Ele considerou que as mudanças no complexo peniano seriam progressivas e classificou a família em grados e clados baseados no fato de o grupo possuir características primitivas ou especializadas. Assim, Taylor considerou que *Physidae* seria formada por duas subfamílias (*Aplexinae* e *Physinae*) subdivididas em tribos e, estas seriam divididas em gêneros muitos deles descritos no trabalho. Em seu trabalho, Taylor apresentou uma proposta de filogenia para a família, que era um diagrama dicotômico, mas não um cladograma.

As relações evolutivas dentro de Physidae foram investigadas usando métodos filogenéticos modernos, no trabalho de WETHINGTON & LYDEARD (2007). Esses autores investigaram as relações evolutivas dentro de Physidae através da análise da porção dos genes mitocondriais 16S rRNA e COI de representantes dos seis grupos morfológicos estabelecidos por TE (1978). A filogenia molecular suportou a monofilia de Physidae, a qual havia sido presumida previamente na combinação de caracteres anatômicos (borda do manto, mandíbula e rádula) e, também, suportou os 6 grupos morfológicos baseados na morfologia do complexo peniano estabelecidos por Te. Os autores também verificaram que o número de espécies de fisídeos na América do Norte tem sido superestimado, pois das 28 espécies nominais incluídas nas análises, 12 representavam linhagens filogenéticas independentes e, uma linhagem representava uma nova espécie.

A partir de então, vários estudos empregando o uso de ferramentas moleculares tem propiciado o esclarecimento de diversas questões envolvendo a diversidade dos fisídeos. WETHINGTON et al. (2009) objetivando caracterizar genética e morfológicamente os fisídeos da Carolina do Sul (EUA), descobriram uma nova espécie, *Physa carolinae* Wethington, Wise & Dillon, 2009, que era críptica e frequentemente identificada como *P. acuta*. GATES et al. (2013), integrando morfologia tradicional e técnicas moleculares, validaram a identidade

taxonômica de *Physa natricina* Taylor, 1988, ameaçada de extinção, que havia sido considerada sinônimo júnior de *P. acuta*. LYDEARD et al. (2016) verificaram através da análise integrada de dados do registro fóssil, morfologia tradicional e sequenciamento genético (genes mitocondriais 16S, rDNA e COI), que a espécie mundialmente distribuída *Physella acuta* (Draparnaud, 1805), considerada nativa da Europa, é na verdade nativa da América do Norte.

YOUNG et al. (2021), empregaram métodos de delimitação de espécies de locus único (mPTP, ASAP e SPN) para resolver as incertezas sobre a diversidade de fisídeos da subfamília Physinae na América do Norte. Os resultados indicaram 18 espécies candidatas, revelando diversidade críptica dentro de táxons reconhecidos e falta de suporte para outros táxons nomeados. Além disso, a delimitação de espécies de um único loco foi um primeiro passo efetivo para entender a diversidade e distribuição de espécies em Physinae e para orientar futuras investigações de amostragem e análises de hipóteses de espécies.

Neste cenário, em que a taxonomia da família Physidae tem sido frequentemente debatida e, considerando as elucidações que as ferramentas e análises de dados moleculares, ecológicos e de distribuição geográfica, disponibilizados por diversas bases de dados biológicos, têm trazido aos estudos de diversos grupos zoológicos, incluindo os fisídeos da América do Norte e, propomos aqui a aplicação dessas metodologias na resolução de problemas relacionados à taxonomia e conservação de fisídeos, com enfoque nas espécies nativas da América do Sul.

2 CAPÍTULO 1: AVALIANDO OS LIMITES DE ESPÉCIES NA FAMÍLIA DE CARAMUJOS DE ÁGUA DOCE PHYSIDAE, USANDO MÉTODOS DE DELIMITAÇÃO BASEADOS EM COALESCÊNCIA

2.1 RESUMO

Um problema comum a várias famílias de caramujos de água doce é o fato de que, para alguns gêneros, os critérios de delimitação das espécies são escassos, sujeitos a variações intraespecíficas e ontogenéticas ou insuficientemente discretos para permitir uma clara distinção entre as espécies. Para esses gêneros, o uso de abordagens moleculares é decisivo no reconhecimento de espécies válidas. Aqui, aplicamos métodos baseados em coalescência para delimitar unidades evolutivas significativas (ESUs) em Physidae, uma família de caramujos de água doce que apresenta diversos problemas relacionados ao reconhecimento dos limites das espécies. Foram utilizadas 496 sequências do gene mitocondrial citocromo oxidase subunidade I (COI) disponíveis no GenBank, atribuídas a seis gêneros e 25 espécies nominais, e aplicados os métodos GMYC (*General Mixed Yule-Coalescent*) com dois critérios (*single-threshold e multiple-threshold*), PTP (*Poisson Tree Process*) e mPTP (*multi-rate Tree Poisson Process*). O método que apresentou melhor desempenho foi o mPTP. Esse método apresentou a maior frequência de recuperação de espécies taxonômicas e delimitou menos ESUs (25 ESUs de um conjunto de dados atribuído a 25 espécies nominais). O uso de métodos de delimitação baseados em coalescência permitiu abordar importantes questões taxonômicas, abrindo novos caminhos para futuras pesquisas na área. Os resultados mostraram que os critérios operacionais morfológicos usados para delimitar várias espécies válidas estão dentro dos limites da variabilidade intraespecífica, demonstrando inflação taxonômica dentro desta família. Nossos resultados demonstraram, ainda, a presença de diversidade críptica sob as espécies nominais *Physella acuta* (Draparnaud, 1805), *Beringophysa jennessi* (Dall, 1919), *Physella pomilia* (Conrado, 1834) e *Physella gyrina* (Say, 1821).

2.2 INTRODUÇÃO

Nas últimas décadas, o campo da taxonomia passou por profundas mudanças impulsionadas pelo refinamento das metodologias baseadas na biologia molecular, juntamente com a aceleração da perda de biodiversidade e a necessidade urgente de estratégias de tomada de decisão relacionadas à conservação das espécies (DAYRAT, 2005; PEREZ & MINTON, 2008; PADIAL et al., 2009, 2010). Essa tendência foi amplamente baseada na percepção de que os taxonomistas deveriam ser capazes de reconhecer a real diversidade das espécies por meio da identificação de linhagens evolutivas independentes (RANNALA, 2015), o que acabou exigindo o aprimoramento dos métodos de delimitação (CARSTENS et al., 2013; FUJISAWA & BARRACLOUGH, 2013; ZHANG et al., 2013).

Em consonância com essas mudanças conceituais, observamos na malacologia de água doce o uso crescente da taxonomia molecular e a busca por abordagens integrativas na tarefa de delimitação das espécies (DILLON & WETHINGTON, 2004; PIP & FRANCK, 2008; WETHINGTON et al., 2009; CORREA et al., 2011; BARGUES et al., 2012; WETHINGTON et al., 2012; GATES et al., 2013; STANDLEY et al., 2013; GREGORIC & de LUCIA, 2016; VINARSKI et al., 2016; CAMPBELL et al., 2017; PALASIO et al., 2017; AKSENOVA et al., 2018; SCHINIEBS et al., 2018; COLLADO et al., 2019, 2020; ALDA et al., 2020; ARIAS et al., 2020; VERHAEGEN & HAASE, 2021). Critérios de delimitação baseados em evidências moleculares são usados principalmente nos casos em que as espécies não são morfologicamente discretas ou claramente reconhecíveis (BARGUES & MAS-COMA, 1997; PIP & FRANCK, 2008; PEPE et al., 2009; WETHINGTON et al., 2009; CORREA et al., 2011; GATES et al., 2013; STANDLEY et al., 2013; PALASIO et al., 2017; AKSENOVA et al., 2018; EBBS et al., 2018; SCHNIEBS et al., 2018; PALASIO et al., 2019; ALDA et al., 2020).

A identificação de diferentes linhagens genéticas tem resultado na detecção de espécies crípticas (WETHINGTON et al., 2009; STANDLEY et al., 2013; CAMPBELL et al., 2017; AKSENOVA et al., 2018) e validação de espécies previamente sinonimizadas com base na morfologia (GATES et al., 2013); por outro lado, o uso dessa abordagem também tem resultado na diminuição do número de espécies nominais aceitas (WETHINGTON & GURALNICK, 2004; DILLON & WETHINGTON, 2006; WETHINGTON & LYDEARD, 2007; ALBRECHT et al., 2009; AKSENOVA et al., 2017; VINARSKI et al., 2020). Isso demonstra que o uso do conceito filogenético de espécie não resulta necessariamente em inflação taxonômica, como

discutido por alguns autores (ISAAC et al., 2004) mas, pelo contrário, pode representar uma forma de resolver essa questão (KNAPP et al., 2005; TENORIO et al., 2020).

A análise fornecida por VINARSKI (2018) mostra que, antigamente, os critérios diagnósticos para a identificação de espécies de caramujos de água doce eram puramente conquiliológicos. Com o tempo, as espécies foram revisitadas e os dados acumulados sobre a anatomia das partes moles permitiram a revisão da validade das espécies, a descrição de novas espécies e a redefinição dos sistemas de classificação (MIQUEL, 1986; PARAENSE, 1986, 1987; PARAENSE & POINTIER, 2003; TAYLOR, 2003; AKSENOVA et al., 2018). No entanto, uma parte considerável das espécies nominais de caramujos de água doce ainda são conhecidas apenas por características da concha (HAYES et al., 2015; VINARSKI, 2018), tornando sua validade questionável.

Os estudos de taxonomia molecular e taxonomia integrativa de caramujos de água doce são principalmente restritos a algumas famílias de Hygrophila, particularmente aquelas famílias de importância médica: Acroloxidae (SHIROKAYA et al., 2012); Chilinidae (GREGORIC et al., 2014; GREGORIC & de LUCIA, 2016); Lymnaeidae (PFENNINGER et al., 2006; BARGUES et al., 2011; CORREA et al., 2011; SCHNIEBS et al., 2011, 2013; STANDLEY et al., 2013; PUJADAS et al., 2015; DAR et al., 2016; VINARSKI et al., 2016; AKSENOVA et al., 2017, 2018; MORNINGSTAR et al., 2018; ALDA et al., 2020; OHARI et al., 2020; PEREIRA et al., 2020); Planorbidae (ESTRADA et al., 2006; PLAM et al., 2008; CALDEIRA et al., 2009, 2016; COLLADO & MENDEZ, 2012; PALASIO et al., 2017, 2019; HABIB et al., 2018; OHLWEILER et al., 2020) e Physidae (WETHINGTON et al., 2009; GATES et al., 2013; NG et al., 2015; LYDEARD et al., 2016; COLLADO et al., 2020). A busca por sequências de nucleotídeos em bancos de dados evidencia essa assimetria [ex.: Planorbidae (450.960 sequências recuperadas do GenBank e 2.681 sequências do Bold Barcode); Lymnaeidae (13.572 e 3.595); Physidae (3.391 e 911); Acroloxidae (354 e 122); Chilinidae (44 e 10) e Latiidae (9 e 0); dados pesquisados em 3 de março de 2021].

Um problema comum a várias famílias de caramujos de água doce é o fato de que, para alguns gêneros, os critérios conquiliológicos e anatômicos potencialmente úteis para a delimitação das espécies são escassos, sujeitos a variações intraespecíficas e ontogenéticas ou insuficientemente discretos para permitir uma distinção clara entre as espécies (BARGUES & MAS-COMA, 1997; BERAN, 2004; SØRENSEN et al., 2005; DILLON & WETHINGTON, 2006; CORREA et al., 2010, 2011; BARGUES et al., 2011; GATES et al., 2013; VINARSKI et al., 2017a; AKSENOVA et al., 2019; PEREIRA et al., 2020). Assim, para esses gêneros, o uso

de abordagens moleculares é um fator decisivo no reconhecimento e validação de espécies (DILLON & WETHINGTON, 2006; WETHINGTON et al., 2009; GATES et al., 2013; ALDA et al., 2020). Considerando os níveis taxonômicos supra específicos, as evidências moleculares têm permitido a reconfiguração dos sistemas de classificação, a partir do reconhecimento da monofilia dos táxons (BARGUES & MAS-COMA, 1997; WETHINGTON & LYDEARD, 2007; CORREA et al., 2010; VINARSKI et al., 2011; BARGUES et al., 2012; CAMPBELL et al., 2017; AKSENOVA et al., 2018; SAITO et al., 2018; SAADI et al., 2020).

Physidae é uma família de caracóis de água doce cuja distribuição é principalmente holártica, estendendo-se ao sul até a América Central e América do Sul (TAYLOR, 2003; WETHINGTON & LYDEARD, 2007; NG et al., 2015). Os principais sistemas de classificação propostos para essa família foram baseados em dados morfológicos (WALKER, 1918; TE, 1980; BURCH, 1982; TAYLOR, 2003). E a história taxonômica da família mostra uma multiplicidade de subespécies, cujas descrições são baseadas em diferenças sutis na coloração da concha, transparência, espessura, dentre outras características (TAYLOR, 2003).

Há ainda um nível considerável de subjetividade no reconhecimento dos limites entre as espécies de fisídeos. Historicamente, até mesmo a informação sobre o local de coleta, comparada com a distribuição geográfica da espécie, tem sido utilizada como único critério de identificação (SAY, 1821; CLENCH, 1925; TURNER & CLENCH, 1974), desconsiderando, por exemplo, o potencial invasivo de algumas espécies de fisídeos (BERAN, 2004; BONY et al., 2008; ALBRECHT et al., 2009; NG et al., 2018; TRIPATHY & SAJAN, 2018; COLLADO et al., 2020).

Assim, os impactos da abordagem molecular aplicada aos estudos sobre fisídeos estão principalmente relacionados à delimitação das espécies (WETHINGTON & LYDEARD, 2007; PIP & FRANCK, 2008; ALBRECHT et al., 2009; WETHINGTON et al., 2009; GATES et al., 2013; GUSTAFSON et al., 2014; NG et al., 2015; COLLADO, 2017; EBBS et al., 2018; COLLADO et al., 2020). Os resultados desses estudos mostram tanto a superestimação do número de espécies quanto a presença de espécies que são irreconhecíveis quando apenas critérios morfológicos são aplicados (espécies crípticas). Os resultados dos estudos moleculares disponíveis para Physidae também sugerem a simplificação da classificação taxonômica nessa família (WETHINGTON & LYDEARD, 2007; PIP & FRANCK, 2008), através da redução dos gêneros válidos (WETHINGTON & LYDEARD, 2007).

Os métodos de delimitação molecular mais utilizados nas últimas décadas são baseados na distância genética (KAPLI et al., 2017); sendo o principal exemplo o DNA barcoding. No

entanto, sua eficácia na delimitação de espécies tem sido questionada (MORITZ & CICERO, 2004; MEYER & PAULAY, 2005; PILGRIM et al., 2011). As principais críticas estão relacionadas à baixa precisão do marcador de DNA mitocondrial (COI) em detectar os limites entre a variabilidade intra e interespecífica em espécies com divergência recente (MEYER & PAULAY, 2005); a dificuldade de conhecer a variabilidade morfológica, comportamental e ecológica das espécies, que passam a ser reconhecidas unicamente por conjuntos de sequências de DNA (BLAXTER, 2004) e, a grande quantidade de parafilias e polifilias recuperadas, devido ao uso de genes mitocondriais, somente (FUNK & OMLAND, 2003).

Nas últimas décadas, o aprimoramento das bases teóricas e técnicas dos métodos de delimitação de espécies resultou no desenvolvimento de algoritmos que superaram as limitações dos métodos baseados em distância genética (FUJISAWA & BARRACLOUGH, 2013; ZHANG et al., 2013; RANNALA, 2015; KAPLI et al., 2017; LUKHTANOV, 2019). O uso de métodos de delimitação de *locus* único, como o GMYC e o PTP e suas implementações, tem ajudado a abordar diversas questões relacionadas à taxonomia em estudos sobre gastrópodes, como a reavaliação de grupos com morfologia ambígua (ZHAO et al., 2020), a corroboração ou rejeição de hipóteses sobre endemismo (VINARSKI et al., 2017a) e a investigação de polimorfismos (PRÉVOT et al., 2013). Esses métodos têm sido frequentemente mais “lumping” do que os sistemas taxonômicos atuais, dependendo das características do conjunto de dados e da história evolutiva do grupo taxonômico abordado (LINSCOTT et al., 2020; ZAHARIAS et al., 2020; ZHAO et al., 2020). Alternativamente, esses métodos também têm sido usados de forma exploratória, sugerindo várias espécies putativas (PRÉVOT et al., 2013; MODICA et al., 2014; PUILLANDRE et al., 2017; ABDELKRIM et al., 2018).

Considerando algumas características da família Physidae, como a presença de espécies com ampla distribuição geográfica devido à introdução em áreas não nativas (ANDERSON, 2003; BONY et al., 2008; LYDEARD et al., 2016; VINARSKI, 2017b; EBBS et al., 2018; LAWTON et al., 2018; NG et al., 2018); um número significativo de espécies que não foram validadas por meio de dados anatômicos e moleculares (TAYLOR, 2003; WETHINGTON & GURALNICK, 2004); a presença de plasticidade ecofenotípica (BRITTON & MCMAHON, 2004; GUSTAFSON et al., 2014; DILLON & JACQUEMIN, 2015); a história da superestimação da diversidade nominal (DILLON et al., 2002, 2005; PARAENSE & POINTIER, 2003; WETHINGTON & GURALNICK, 2004; WETHINGTON & LYDEARD, 2007; LYDEARD et al., 2016); e a disponibilidade de um grande número de sequências de

DNA em bancos de dados públicos (GenBank), essa família pode ser considerada uma candidata adequada para o uso de métodos computacionais de delimitação de espécies.

No presente estudo, aplicamos métodos de delimitação baseados em coalescência a representantes da família Physidae. Tal abordagem nos possibilitou levantar algumas questões taxonômicas importantes, mostrando novos caminhos para futuras pesquisas taxonômicas. Nossos resultados mostraram que os critérios operacionais morfológicos utilizados para delimitar várias espécies válidas, caem nos limites da variabilidade intraespecífica, evidenciando a presença de inflação taxonômica dentro da família. Também evidenciamos a presença de diversidade críptica nas espécies nominais *Physella acuta* (Draparnaud, 1805), *Beringophysa jennessi* (Dall, 1919), *Physella pomilia* (Conrad, 1834) e *Physella gyrina* (Say, 1821).

2.3 MATERIAL E MÉTODOS

2.3.1 Composição do conjunto de dados e reconstrução filogenética

A reconstrução filogenética foi realizada usando um conjunto de dados contendo 496 sequências do gene citocromo oxidase subunidade I (COI) de representantes de seis gêneros e 25 espécies nominais de Physidae disponíveis no GenBank (BENSON et al., 2015) em abril/2019 (Apêndice A). Sequências de *Pseudosuccinea collumela* (Say, 1817) (Hygrophila: Lymnaeidae) foram incluídas como grupo externo.

Optamos por incluir apenas as sequências do gene COI do DNAmT no conjunto de dados porque elas representam 71,3% das sequências disponíveis no GenBank, enquanto outros marcadores representaram apenas 0,18–16,79% das sequências existentes. As sequências do gene COI do DNAmT também foram taxonomicamente mais inclusivas em comparação com os outros marcadores. Além disso, o uso de um único marcador de DNA possibilita acessar um conjunto maior de linhagens sequenciadas disponíveis em bancos de dados públicos e, empregar métodos de análise de locus único, que são computacionalmente menos exigentes, apresentam bom desempenho em grandes conjuntos de dados e, são particularmente importantes em estudos de estimativa de diversidade em famílias e níveis taxonômicos superiores.

Analizamos a saturação de substituições das sequências, com o software DAMBE, um programa do Windows com uma variedade de métodos analíticos para análise de sequência molecular (XIA & LEMAY, 2009), que apontou pouca saturação e suficiência de informações filogenéticas nas sequências incluídas no conjunto de dados.

As sequências foram alinhadas no MAFFT (KATO et al., 2017) com as configurações *default* e depois inspecionadas visualmente. Após a remoção de posições mal alinhadas pelo Gblocks (TALAVERA & CASTRESANA, 2007), obteve-se uma matriz com 657 pb. A filogenia foi conduzida sob uma estrutura de máxima verossimilhança (ML). A topologia ML foi inferida via RAxML (STAMATAKIS, 2014), usando o modelo JC + I (JUKES & CANTOR, 1969), esse modelo foi escolhido por ser o melhor modelo de substituição no JModelTest, implementado no MEGA7 (KUMAR et al., 2016). O suporte do clado foi determinado com o critério de convergência bootstrap do RAxML com 1.000 pseudo-réplicas.

2.3.2 Métodos computacionais de delimitação de espécies

Como a maioria das sequências disponíveis para Physidae se refere ao gene COI, utilizamos metodologias que mostraram bom desempenho e rapidez na delimitação de espécies com base nas informações de um único locus: o GMYC (*General mixed Yule-coalescent*) com dois critérios (*single-threshold e multiple-threshold*), PTP (*Poisson tree process*) e mPTP (*multi-rate Tree Poisson Process*). Esses métodos são baseados no conceito filogenético de espécie (FSC) e definem espécie como um grupo de organismos com padrões de ancestralidade e descendência que diferem de outros grupos (ELDREDGE & CRACRAFT, 1980). Em consonância com essa premissa, algoritmos desenvolvidos recentemente, utilizam modelos baseados em coalescência como base teórica para inferir mudanças intraespecíficas nas linhagens (KINGMAN, 1982). De acordo com esses modelos, as linhagens existentes, que são filogeneticamente relacionadas, coalescem a um ancestral comum mais recente, em um determinado período. Esses métodos aplicam a teoria da coalescência para detectar diferenças significativas entre as relações recuperadas, dentro e entre as espécies, inferindo em uma árvore filogenética, o ponto de transição entre os processos intraespecíficos e os processos interespecíficos, fornecendo limites de divergência específicos aos clados, para delimitar as unidades evolutivas significativas (ESUs) (FUJISAWA & BARRACLOUGH, 2013; ZHANG et al., 2013; KAPLI et al., 2017).

O algoritmo GMYC é baseado no critério de máxima verossimilhança e requer uma árvore ultramétrica para o processo de delimitação. Esse método identifica linhagens evolutivas assumindo uma transição entre os padrões de ramificação dentro das linhagens, refletidos pelo processo de coalescência (KINGMAN, 1982) e, os padrões de ramificação entre linhagens, refletidos pelo processo de especiação (YULE, 1924). Em seguida, ele explora a diferença na taxa de ramificação sob esses dois modelos evolutivos, acessando o ponto de transição de maior verossimilhança. Além disso, o algoritmo implementa dois métodos, o *single threshold*, que considera que a mudança entre eventos de especiação e coalescência é única; e o *multiple threshold*, onde a transição especiação-coalescência varia ao longo da árvore filogenética (MONAGHAN et al., 2009). As estimativas de tempo de divergência para obtenção da árvore ultramétrica, exigidas pelo GMYC, foram realizadas no programa RelTime (TAMURA et al., 2012) a partir da filogenia estimada por máxima verossimilhança, descrita anteriormente. Esse programa utiliza um algoritmo que calcula o tempo de divergência relativo, sem exigir informações temporais. As análises do GMYC foram realizadas no ambiente R (R CORE TEAM 2017) com o pacote SPLITS (<http://r-forge.r-project.org/projects/splits>).

O algoritmo PTP também é baseado na teoria da coalescência e visa encontrar diferenças significativas entre as relações reconstruídas entre e dentro das espécies, refletidas pelo comprimento dos ramos na topologia, mas não precisa de uma árvore ultramétrica para o processo de delimitação. Assim, o comprimento do ramo representa o número médio esperado de substituições por sítio, ou seja, o número de substituições que entre as espécies é maior do que o número de substituições dentro das espécies (ZHANG et al., 2013). A principal melhoria no mPTP, em comparação com o PTP, é o ajuste das divergências intraespecíficas às distintas distribuições exponenciais implementadas pelo mPTP. Isso torna esse método mais flexível e ajustável às características específicas da amostragem (ex.: amostragem desigual com espécies altamente amostradas em um local e espécies amostradas em vários locais) e das populações (número de espécies, número de sequências por espécie e divergência de nucleotídeos) (ZHANG et al., 2013; KAPLI et al., 2017). Os métodos PTP e mPTP foram empregados a partir da filogenia enraizada estimada por máxima verossimilhança, descrita anteriormente. Ambos os métodos foram implementados no Webservice mPTP (<http://mptp.h-its.org/#/tree>), usando as configurações *default*. O grupo externo foi removido antes de todas as análises.

Para verificar as distâncias genéticas intra e interespecíficas para as ESUs delimitadas por cada método, calculamos a matriz de distância usando o modelo Kimura-2-parâmetros. Consideramos como limiar de distância interespecífica o valor de 5% conforme definido por

YOUNG et al. (2021) para Physidae. A análise foi realizada no MEGA 11 (TAMURA et al., 2021).

2.4 RESULTADOS

O desempenho dos métodos de delimitação empregados é apresentado nas Tabelas 1 e 2.

Tabela 1 - Desempenho dos métodos usados para delimitação das Unidades Evolutivas Significativas (ESUs), baseado na quantidade de ESUs, porcentagem de espécies taxonômicas recuperadas (RST) e número de casos splitters, lumpers e matches entre a taxonomia tradicional e as ESUs delimitadas. **Match* = grupo formado por espécies concordantes com a classificação taxonômica. **Lumper* = grupo formado por mais de uma espécie taxonômica. **Splitter* = grupo formado quando espécies definidas taxonomicamente foram recuperadas em diferentes ESUs.

Algoritmos	ESUs	RST %	Match*	Splitter*	Lumper*
PTP	35	0	6	10	9
mPTP	25	0	7	6	12
GMYC-single	131	0	6	17	2
GMYC-multiple	189	0	2	19	4

As matrizes de distância genética geradas para cada método de delimitação mostraram que, das 300 combinações pareadas de ESUs do mPTP, apenas seis (2%) [ou seja, ESU 3 - ESU 4 (4,82%); ESU 8 - ESU 7 (3,98%); ESU 9 - ESU 8 (3,51%); ESU 15 - ESU 16 (3,97%); ESU 15 - ESU 17 (4,08%); ESU 16 - ESU 17 (0,20%)] apresentaram distâncias interespecíficas < 5%, demonstrando que as distâncias genéticas observadas entre a maioria das combinações pareadas de ESUs (98%) podem ser interpretadas como limites interespecíficos e não como variabilidade intraespecífica. Além disso, a variação intraespecífica foi < 5% (Tabela 2).

Tabela 2 - Distância intraespecífica e suporte bootstrap (BS) das unidades evolutivas significativas (ESUs) delimitadas pelo mPTP. A distância intraespecífica é baseada no modelo Kimura-2-parâmetros; um traço indica que a ESU foi representada por uma única sequência ou espécime.

ESU	Intraspecific Distance	BS	ESU	Intraspecific Distance	BS
1	0.15%	100	14	0.77%	100
2	0.33%	100	15	-	46
3	2.02%	61	16	0.10%	46
4	0.17%	98	17	0	97
5	4.97%	100	18	0	100
6	1.73%	97	19	0.82%	100
7	-	92	20	1.18%	99
8	0.27%	89	21	2.55%	83
9	0.75%	79	22	-	30
10	1.06%	100	23	-	90
11	-	94	24	-	80
12	3.50%	77	25	1.93%	74
13	0.54%	100			

Da mesma forma, das 595 combinações pareadas de ESUs do PTP, 28 (4,7%) apresentaram distância interespecífica $< 5\%$, também demonstrando forte suporte para a maioria das ESUs delimitadas por este método e os correspondentes resultados taxonômicos relativos aos limites das espécies.

Das 8.256 combinações pareadas de ESUs do GMYC-*single*, 2.464 (29,84%) apresentaram distâncias interespecíficas $< 5\%$. Similarmente, para o GMYC-*multiple*, observamos que das 17.766 combinações pareadas, 4.516 (25,41%) apresentaram distância $< 5\%$.

As sequências agrupadas em oito ESUs delimitadas pelo mPTP com altos valores de suporte ($BS > 85$) e distâncias genéticas $> 5\%$ foram divididas em várias ESUs pelos outros métodos. Essas ESUs resultantes mostraram distâncias genéticas que se enquadraram nos limites intraespecíficos, conforme descrito a seguir. A ESU 1 (BS: 100; distância: 0,15%) do mPTP (idêntica a ESU 1 do PTP) foi delimitada como ESUs 130 e 131 do GMYC-*single* e ESUs 188 e 189 do GMYC-*multiple*. A ESU 2 (BS: 100; distância: 0,34%) do mPTP (idêntica

a ESU 2 do PTP) foi delimitada como ESUs 125, 126 e 127 do GMYC-*single* e ESUs 183, 184 e 185 do GMYC-*multiple*. A ESU 4 (BS: 98; distância: 0,17%) do mPTP (o mesmo que para ESU 5 do PTP) foi delimitado como três ESUs distintas pelo GMYC-*single* (ESUs 1, 121 e 122) e GMYC-*multiple* (ESUs 55, 179 e 180). A ESU 5 (BS: 100; distância: 4,9%) do mPTP foi delimitada como duas ESUs distintas pelos outros métodos (ou seja, ESUs 128 e 129 do GMYC-*single*, ESUs 186 e 187 do GMYC-*multiple*, ESUs 6 e 7 do PTP). A ESU 6 (BS: 97; distância: 1,73%) do mPTP (idêntica a ESU 8 do PTP) foi delimitada como três ESUs distintas pelo GMYC-*single* (ESUs 2, 60 e 61) e GMYC-*multiple* (ESUs 1, 110 e 111). A ESU 10 (BS: 100; distância: 1,06%) do mPTP (idêntica a ESU 12 de PTP) foi delimitada como dois ESUs distintos por GMYC-*single* (ESUs 118 e 119) e GMYC-*multiple* (ESUs 176 e 177).

A ESU 13 (BS: 100; distância: 0,53%) do mPTP (igual à ESU 16 do PTP) foi delimitada como duas ESUs distintas pelo GMYC-*single* (ESUs 5 e 117) e GMYC-*multiple* (ESUs 2 e 175). A ESU 19 (BS: 100; distância: 0,81%) do mPTP (igual à ESU 22 do PTP) foi delimitada como duas ESUs distintas pelo GMYC-*single* (ESUs 115 e 116) e GMYC-*multiple* (ESUs 173 e 174). A ESU 20 (BS: 99; distância: 1,18%) do mPTP (idêntica a ESU 23 do PTP) foi delimitada como duas ESUs distintas pelo GMYC-*single* (ESUs 9 e 111) e como cinco ESUs pelo GMYC-*multiple* (ESUs 7, 8, 9, 10 e 168).

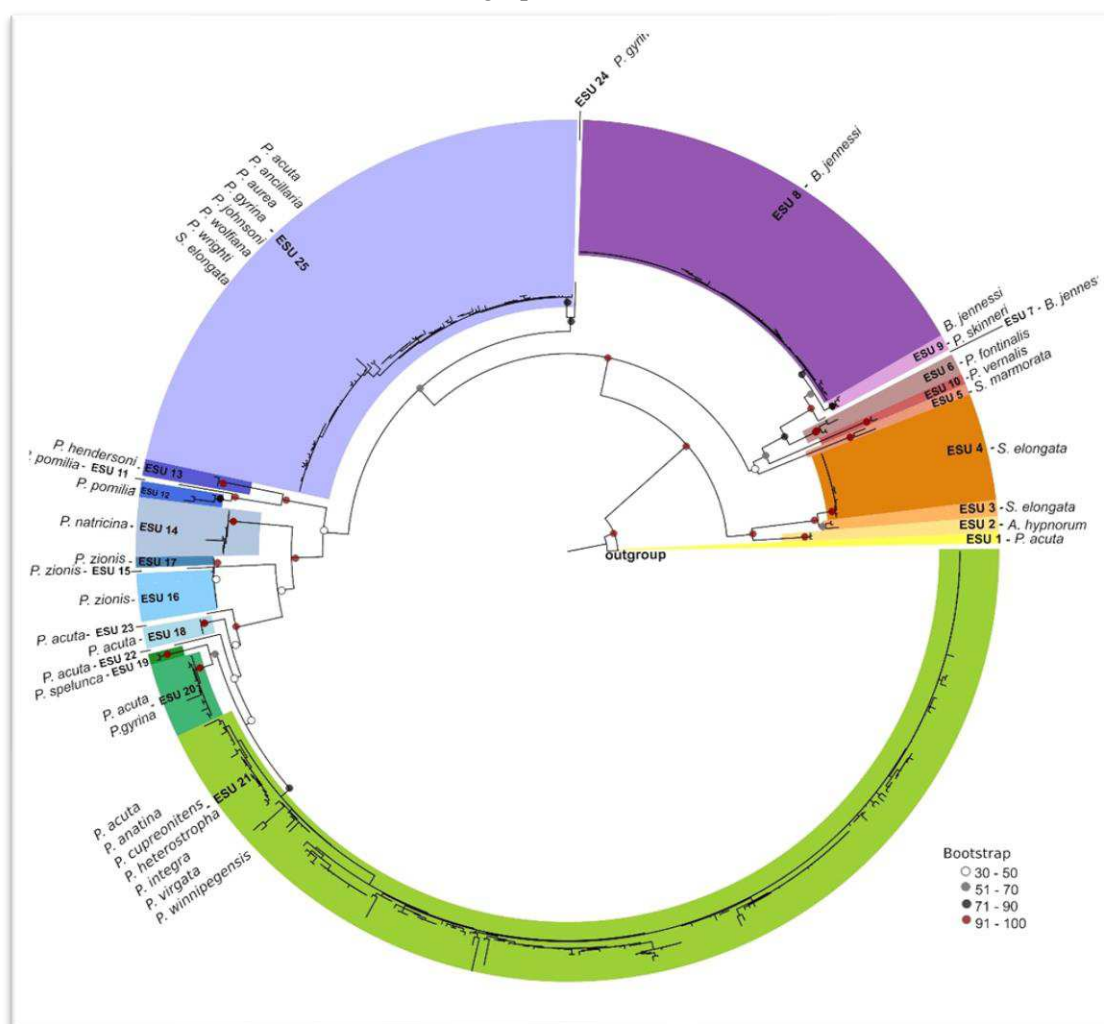
Além disso, duas ESUs delimitadas pelo mPTP com valores de suporte mais baixos (BS: 83 e 74) e distância interespecífica < 5% foram divididas em várias ESUs diferentes pelos outros métodos. A ESU 21 (BS: 83; distância: 2,55%) do mPTP foi subdividida em várias ESUs pelos outros métodos (74 ESUs pelo GMYC-*single*, 93 ESUs pelo GMYC-*multiple*, 9 ESUs pelo PTP), a maioria apresentando distâncias interespecíficas < 5%. A ESU 25 (BS: 74; distância: 1,93%) delimitada pelo mPTP também foi dividida em várias ESUs pelo GMYC-*multiple* e GMYC-*single* (19 e 37 ESUs, respectivamente), várias delas com distâncias interespecíficas < 5%.

Os métodos GMYC-*single* e GMYC-*multiple* apresentaram baixo desempenho devido ao baixo número de casos do tipo *lumper* (dois e quatro, respectivamente), ou seja, grupos com mais de uma espécie definida taxonomicamente sob um único nome. Esses métodos também apresentaram altos números de casos do tipo *splitter*, ou seja, quando espécies definidas taxonomicamente são recuperadas em diferentes ESUs e, conseqüentemente, superestimaram o número de ESUs; 131 ESUs delimitadas pelo GMYC-*single* e 189 ESUs delimitadas pelo GMYC-*multiple*.

Os métodos mPTP e PTP apresentaram alta frequência de casos do tipo *match*, com sete e seis *matches*, respectivamente. O método PTP apresentou mais casos *splitter* (10) e delimitou maior número de ESUs (35) do que o mPTP (25).

O mPTP apresentou o menor número de casos *splitter*, delimitando 25 ESUs de um conjunto de dados atribuído à 25 espécies nominais, mostrando a melhor performance. Por esta razão, apresentamos aqui os resultados deste método. A maioria dos clados recuperados na reconstrução filogenética correspondeu às ESUs delimitadas pelo mPTP, com altos valores de suporte (Figura 1).

Figura 1- Árvore filogenética inferida por máxima verossimilhança com base em 657 pb do gene da subunidade 1 da citocromo oxidase mitocondrial (COI) de espécies de fisídeos. *Pseudosuccinea collumela* foi o grupo externo.



As espécies nominais que corresponderam à ESUs e também foram recuperadas como linhagens filogenéticas independentes com alto valor de suporte foram *Aplexa hypnorum* (Linnaeus, 1758) (ESU 2; Alemanha e Peru; bootstrap: 100), *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758)

(ESU 6; Alemanha, Peru e Holanda; bootstrap: 97), *Physella hendersoni* (Clench, 1925) (ESU 13; EUA; bootstrap: 100), *Physella natricina* D. W. Taylor, 1988 (ESU 14; EUA; bootstrap: 100), *Physa vernalis* Taylor & Jokinen, 1984 (ESU 10; EUA; bootstrap: 100), *Physella spelunca* Turner & Clench, 1974 (ESU 19; EUA; bootstrap: 100) e *Stenophysa marmorata* (Guilding, 1828) (ESU 5; Guadalupe; bootstrap: 100), confirmando o status taxonômico dessas espécies (Figuras 1, 2 e 3).

Figura 2- Casos *match* em Physidae usando o método de delimitação *multi-rate Tree Poisson Process* (mPTP). ESU: Unidade Evolutiva Significativa.

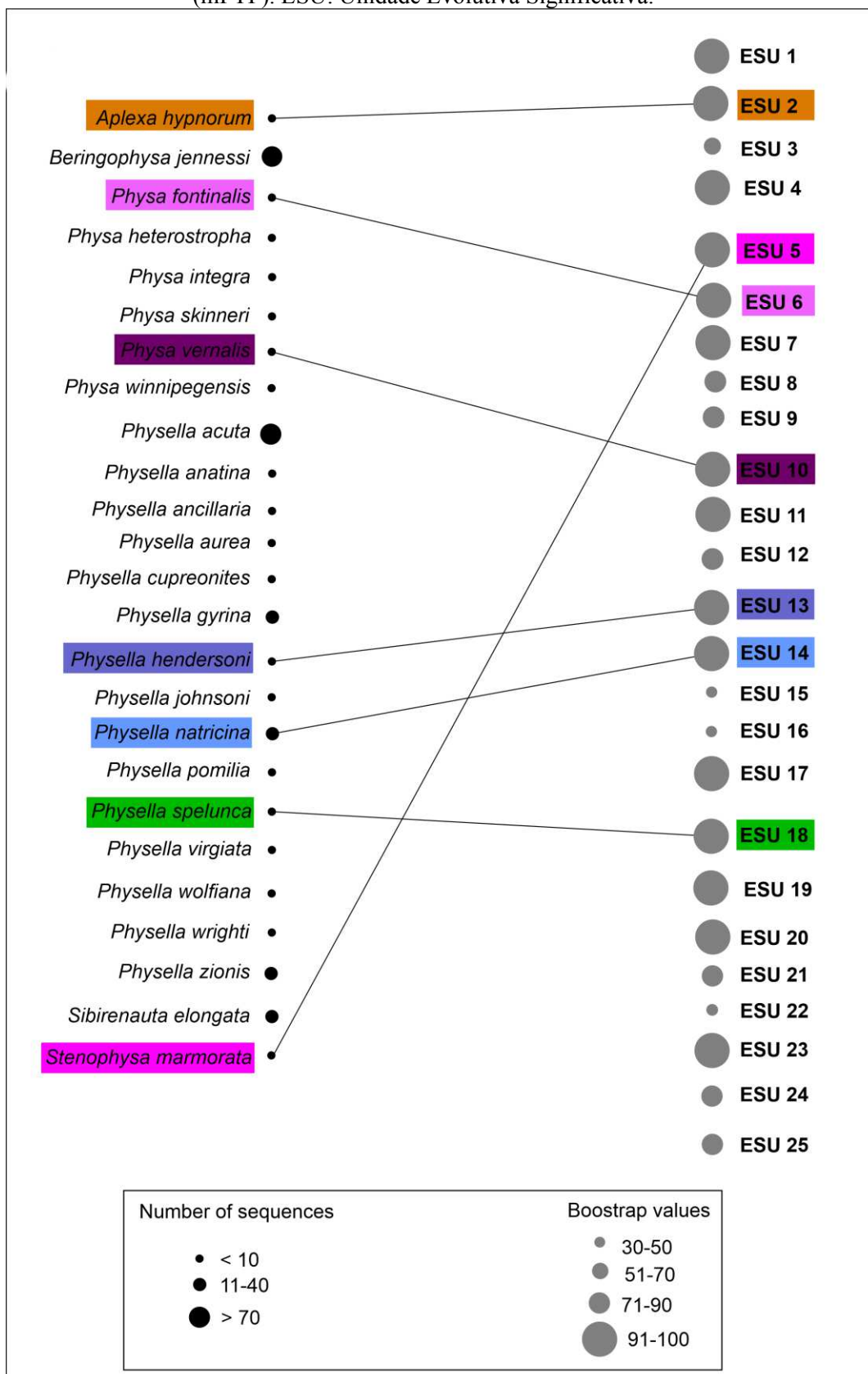
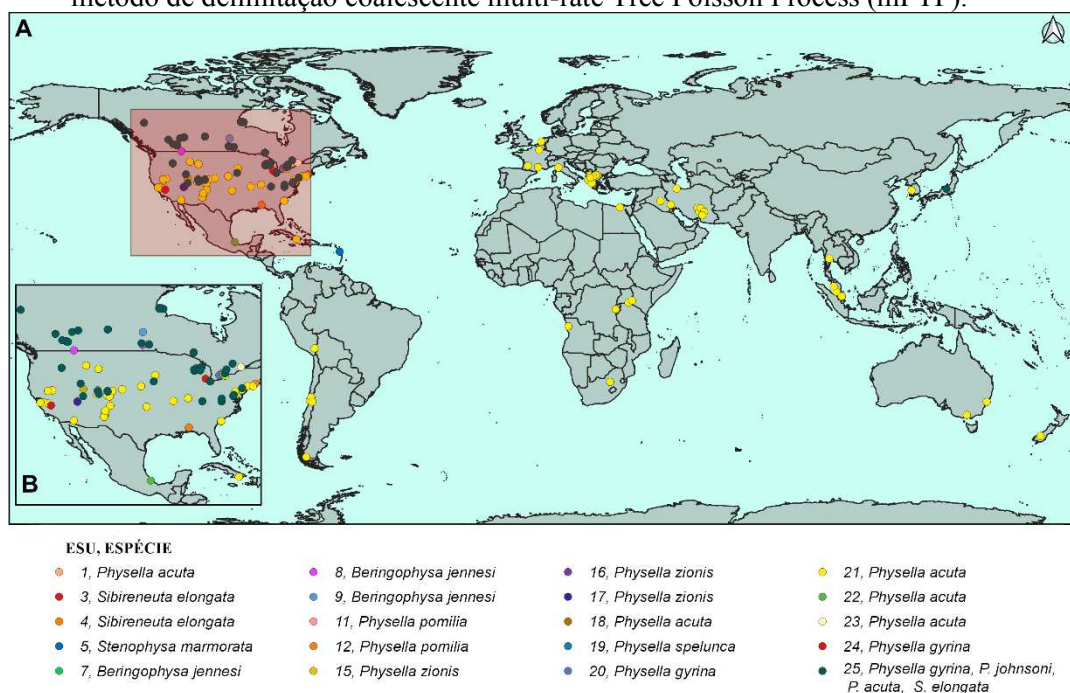


Figura 3-Distribuição geográfica das unidades evolutivas significativas (ESUs) recuperadas usando o método de delimitação coalescente multi-rate Tree Poisson Process (mPTP).



A divisão das seqüências COI atribuídas à *Sibireneuta elongata* (Say, 1821), recuperada na ESU 3 (Canadá e EUA; bootstrap: 61) e ESU 4 (Canadá; bootstrap: 98), bem como *Physella zionis* (Pilsbry, 1926), recuperada na ESU 15 (EUA; bootstrap: 46), ESU 16 (EUA; bootstrap: 46) e ESU 17 (EUA; bootstrap: 97), apresentaram baixo valor de suporte (< 60) (Figuras 1, 3 e 4). As espécies nominais *Beringophysa jennessi*, *Physella pomilia*, *Physella acuta* e *Physella gyrina* não foram recuperadas como grupos monofiléticos na reconstrução filogenética (Figuras 1, 3 e 4). Sequências COI atribuídas à *Beringophysa jennessi* (Canadá) foram recuperadas em três grupos irmãos bem suportados (bootstrap: 92), delimitados como ESU 7 (bootstrap: 92), ESU 8 (bootstrap: 89) e ESU 9 (bootstrap: 79). A ESU 9 também incluiu seqüências COI atribuídas à *Physa skinneri* D. W. Taylor, 1954 (Canadá), além de *B. jennessi* (Figuras 1, 3 e 4). Sequências de COI atribuídas à *Physella pomilia* (EUA) foram recuperadas, com alto valor de suporte (bootstrap: 94), em duas ESUs distintas: ESU 11 (bootstrap: 94) e ESU 12 (bootstrap: 77) (Figuras 1, 3, 4). As seqüências de COI atribuídas à *Physella acuta* foram recuperadas em sete ESUs distintas (ESU 1, 18, 20, 21, 22, 23 e 25; Figuras 1, 3 e 4). O clado delimitado como ESU 1 (bootstrap: 100), contendo seqüências COI do Novo México (EUA), foi o primeiro grupo a divergir na árvore filogenética, evidenciando que essa linhagem apresenta mais substituições ao longo do tempo, e provavelmente é geneticamente mais distante e mais antiga que as outras linhagens. A ESU 18 incluiu seqüências COI atribuídas a *Physella acuta* de Angola, formando

também um clado distinto (bootstrap: 100), geneticamente distante dos outros clados que recuperaram sequências dessa espécie (Figuras 1, 3 e 4).

A ESU 21 apresentou alto valor de suporte (bootstrap: 83) e incluiu 201 sequências COI atribuídas a *Physella acuta* de 22 países da América, Europa e Ásia, juntamente a sequências atribuídas a *Physa anatina* I. Lea, 1864, *Physa cupreonitens* Cockerell, 1889, *Physa heterostropha* (Say, 1817), *Physella integra* (Haldeman, 1841) e *Physa winnipegensis* (Pip, 2004) dos Estados Unidos, e *Physella virgata* Gould, 1855, do Canadá (Figuras 1, 3 e 5). Outras três ESUs incluíram sequências COI atribuídas a *Physella acuta*, ou seja, ESU 22 (México), delimitada com baixo suporte (bootstrap: 30), ESU 23 (Canadá; bootstrap: 90) e ESU 25 (Japão; bootstrap: 74).

As sequências de COI atribuídas à espécie nominal *Physella gyrina* foram recuperadas em três grupos distintos, delimitados como três ESUs: ESU 20 (Canadá e EUA, bootstrap: 99), ESU 24 (EUA; bootstrap: 80) e ESU 25 (Canadá e EUA; bootstrap: 74). Além das sequências de *Physella gyrina*, a ESU 20 também incluiu uma sequência atribuída a *Physella acuta* (EUA) (Figuras 1, 3 e 5).

Para as análises de delimitação, usamos 496 sequências de COI atribuídas a 25 espécies nominais. Após verificar o status taxonômico dessas espécies nominais na MOLLUSCABASE (2021), observamos que algumas delas foram sinonimizadas e, assim, as sequências foram atribuídas a 15 espécies válidas. Os resultados do mPTP confirmaram o status de sinônimos de algumas dessas espécies nominais e são descritos abaixo.

A ESU 25 incluiu sequências COI atribuídas a *Physella gyrina* (Canadá e EUA), *Physa aurea* I. Lea, 1838 (EUA), *Physa wolfiana* I. Lea, 1869 (EUA) e *Physella wrighti* Te & A. H. Clarke, 1985 (Canadá) (sinônimos de *Physella gyrina* de acordo com MOLLUSCABASE, 2021), além de sequências de *Physella johnsoni* (Clench, 1926) (Canadá e EUA), *Physella ancillaria* (Say, 1825) (Canadá e EUA), *Physella acuta* (Japão) e *Sibirenauta elongata* (Canadá) (Figuras 1, 3 e 5). A ESU 21 incluiu sequências de COI atribuídas à *Physella acuta* (de 22 países na América, Europa e Ásia) e seus sinônimos *Physella integra* (Canadá), *Physa anatina* (EUA), *Physa cupreonitens* (EUA), *Physa heterostropha* (EUA), *Physella virgata* (EUA) e *Physa winnipegensis* (Canadá) (Figuras 1, 3 e 5).

Figura 4 - Casos *splitter* em Physidae usando o método de *delimitação multi-rate Tree Poisson Process* (mPTP). ESU: Unidade evolutiva Significativa.

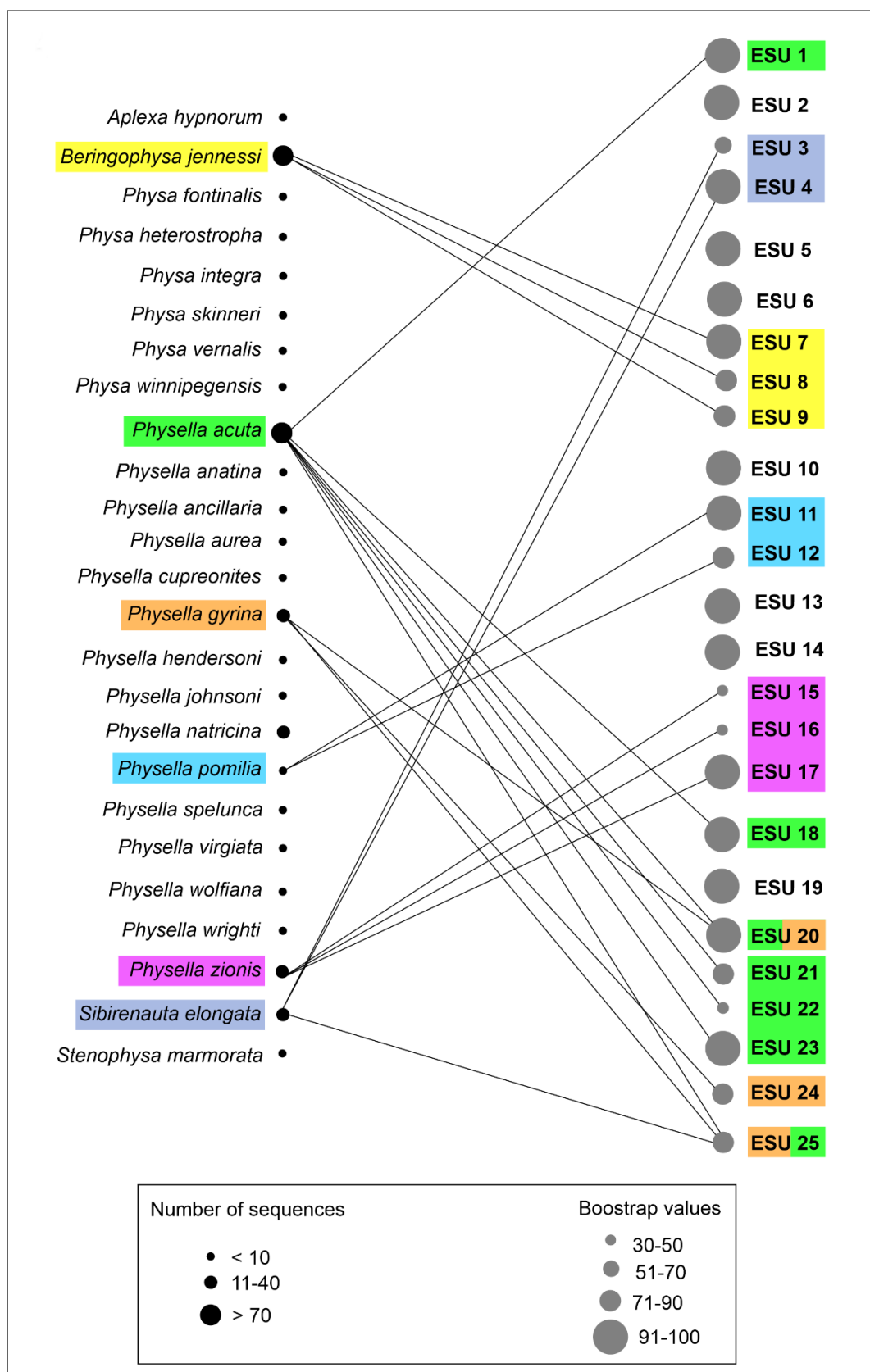
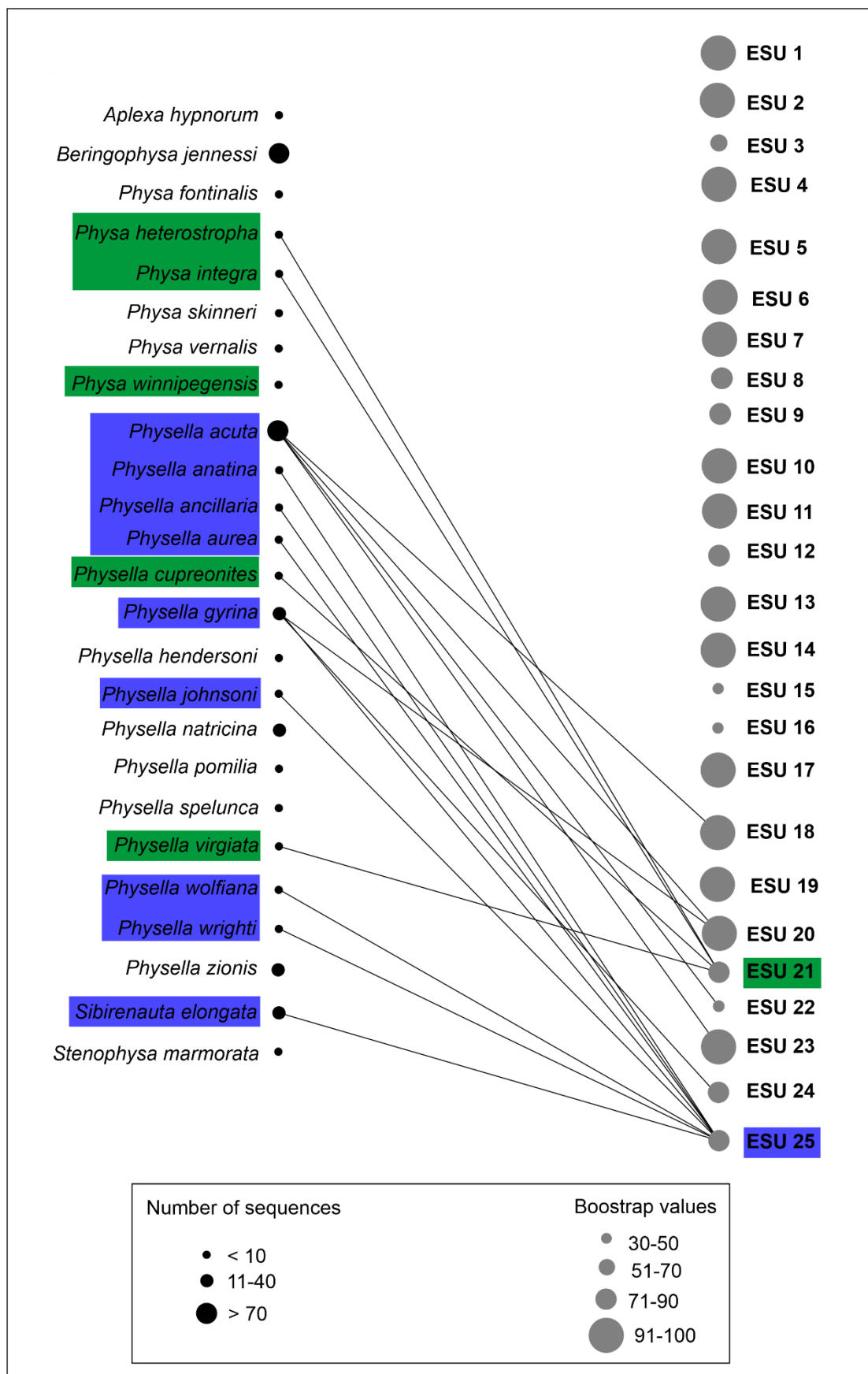


Figura 5- Casos *lumper* em Physidae utilizando o método de delimitação *multi-rateTree Poisson Process* (mPTP). ESU: Unidade Evolutiva Significativa.



Os resultados dos métodos mPTP e PTP foram congruentes. Ambos os métodos recuperaram unidades evolutivas significativas que incluíram todas as sequências atribuídas a *Physella hendersoni*; esses métodos também foram congruentes na delimitação de uma mesma ESU, incluindo sequências atribuídas a *Physella gyrina*, *Physa aurea*, *Physella wrighti*, *Physa wolfiana*, *Physella ancillaria* e *Physella johnsoni*. Em relação à ESU 21 do mPTP, sua composição é praticamente a mesma da ESU 31 delimitada pelo PTP, exceto pela inclusão de sequências atribuídas à *Physa cupreonitens*. Os dois métodos também recuperaram, como ESUs, as espécies nominais *Aplexa hypnorum*, *Physa fontinalis*, *Physa vernalis*, *Physella hendersoni*, *Physella natricina* e *Physella espelunca*; e dividiram no mesmo número de ESUs diferentes, com a mesma composição de sequências, a espécie *Beringophysa jennessi*, *Physella pomilia* e *Physella zionis*. Similaridade na composição também foi observada para a ESU 18 do mPTP e ESU 21 do PTP (*Physella acuta*); e para ESU 20 do mPTP e ESU 23 do PTP (*Physella acuta* + *Physella gyrina*).

Nossa análise filogenética recuperou três gêneros como grupos monofiléticos, com altos valores de suporte: *Aplexa* J. Fleming, 1820 (BS: 100, uma espécie representada por três sequências), *Sibirenauta* Starobogatov & Streletzkaia, 1967 (BS: 100, uma espécie representada por 23 sequências) e *Beringophysa* Starobogatov & Budnikova, 1976 (BS: 92, uma espécie representada por 82 sequências). *Stenophysa* E. von Martens, 1898 foi recuperada com baixo suporte (BS: 31, uma espécie representada por duas sequências). *Physa* Draparnaud, 1801 foi recuperada como um grupo polifilético (nove espécies representadas por 28 sequências) e *Physella* Haldeman, 1842 foi recuperado como um grupo parafilético (10 espécies representadas por 357 sequências).

2.5 DISCUSSÃO

O presente estudo permitiu afirmar que o *multi-rate Poisson Tree Processes* (mPTP) foi o método de delimitação que representou uma alternativa mais precisa para resolver inconsistências no reconhecimento e delimitação de unidades evolutivas significativas em Physidae. A maioria das inferências de ESUs usando o mPTP mostrou alto suporte de bootstrap. As matrizes de distância genética geradas para o mPTP mostraram que a maioria das combinações pareadas de ESUs apresentou distância interespecífica $> 5\%$, considerada como o limiar de distância interespecífica para Physidae (YOUNG et al., 2021). O mPTP apresentou a maior frequência de casos *matches* e apresentou o menor número de casos *splitter*. Algumas ESUs delimitadas pelo mPTP com altos valores de suporte e distâncias genéticas intraespecíficas $< 5\%$ foram divididas em diferentes ESUs pelos outros métodos, com baixo suporte. Todos estes resultados demonstram o forte suporte para a maioria das ESUs delimitadas por mPTP e as correspondências taxonômicas relativas aos limites de espécies.

Considerando nosso conjunto de dados, a quantidade de sequências geográficas do gene COI do DNAmT disponíveis foi maior para algumas espécies do que para outras. Esse é o resultado da distribuição mais restrita de algumas espécies, do menor número de sequências disponíveis para outras e da introdução em áreas não nativas, como é o caso de *Physella acuta*, para a qual existem sequências de espécimes coletados em 22 países diferentes. Nosso conjunto de dados também apresentou um número assimétrico de sequências disponíveis por espécie. Essas assimetrias, no entanto, não influenciam no resultado das análises de delimitação das espécies. As melhorias metodológicas presentes no mPTP, particularmente o ajuste das divergências intraespecíficas a distribuições exponenciais distintas, tornam este método flexível e ajustável às características específicas da amostragem (como: amostragem desigual com espécies altamente amostradas em um local e espécies amostradas em vários locais) e populações (como: número de espécies, número de sequências por espécie e divergência de nucleotídeos) (ZHANG et al., 2013; KAPLI et al., 2017). O mPTP é uma versão do PTP que melhora a estimativa em filogenias que apresentam diferentes taxas inter e intraespecíficas. A taxa de especiação pode ser constante entre espécies irmãs, mas a taxa de coalescência intraespecífica e a distância genética podem variar significativamente, mesmo entre espécies irmãs; assim, o mPTP é responsável pelas diferentes taxas de eventos de ramificação em cada espécie delimitada (KAPLI et al., 2017). Quando uma espécie nominal apresenta limites evolutivos bem delimitados, o algoritmo a considera como uma ESU.

Por outro lado, espécies nominais filogeneticamente relacionadas podem compor uma única ESU (modelo *lumper*), ou sequências de diferentes espécies nominais podem ser separadas em várias ESUs (modelo *splitter*).

O uso de sequências de DNA disponíveis em bancos de dados públicos pode ocasionar alguns problemas relacionados à rotulagem das sequências quando os dados não estão publicados, ou quando os critérios utilizados para identificação dos espécimes não são mencionados nos estudos associados. Erros na identificação das espécies e, a consequente rotulagem incorreta das sequências podem levar a erros na interpretação das reconstruções filogenéticas. Esse problema, no entanto, pode ser mitigado com o uso de sequências obtidas de espécimes identificados com base em critérios operacionais reconhecidos para o grupo taxonômico em análise. Todas as sequências utilizadas no presente estudo, foram originalmente rotuladas com base na identificação morfológica e/ou molecular das espécies. A maioria das sequências estava associada a estudos disponíveis e, dentre essas sequências, 56% foram rotuladas com base na identificação morfológica, 32% foram rotulados com base na identificação molecular e 12% foram rotulados com base em ambos os tipos de identificação de espécies (morfológica e molecular).

A interpretação dos nossos resultados foi baseada nas informações sobre o método de identificação das espécies para cada sequência do gene COI do DNAm. Na maioria dos casos, a rotulagem das sequências foi congruente com o agrupamento em ESUs que recuperaram espécies nominal e ESUs que incluíram sequências atribuídas a espécies nominais consideradas sinônimas em estudos moleculares anteriores. A rotulagem incorreta foi detectada para apenas três sequências, que foram KM612096, erroneamente atribuídas à *Physa* (agora *Beringophysa*) *jennessi* e incluídas na ESU 9 (PIP & FRANCK, 2008); LC429395 atribuída à *Physella acuta* do Japão, incluída na ESU 25); e MG421132 atribuída à *Sibirenauta elongata*, incluída na ESU 25.

Os resultados da delimitação das ESUs do mPTP revelam três cenários. O primeiro foi a recuperação de espécies nominais como unidades evolutivas significativas (casos *match*); o segundo foi a recuperação de ESUs formadas por diferentes espécies nominais (casos *lumper*) e, no terceiro cenário espécies nominais foram divididas em diferentes ESUs (caso *splitter*). Esses cenários são discutidos abaixo.

Sete espécies nominais foram recuperadas como ESUs únicas, ou seja, a taxonomia atual foi consistente com a delimitação das ESUs (*Aplexa hypnorum*, *Stenophysa marmorata*, *Physa fontinalis*, *Physa vernalis*, *Physella natricina*, *Physella spelunca*, *Physella hendersoni*).

Além disso, *Sibirenauta elongata* e *Physella zionis* foram recuperadas em diferentes ESUs, porém, com baixo suporte. Assim, nossos resultados corroboram linhas de evidência anteriores que sustentam a validade dessas nove espécies. Todas essas espécies foram recuperadas como clados monofiléticos bem suportados em estudos anteriores: *Physella natricina* (GATES et al., 2013; YOUNG et al., 2021), *Physella spelunca* (WETHINGTON & GURALNICK, 2004; YOUNG et al., 2021), *A. hypnorum* (VINARSKI et al., 2011), *Stenophysa marmorata* (WETHINGTON & LYDEARD, 2007; YOUNG et al., 2021), *Physa fontinalis* (WETHINGTON & LYDEARD, 2007; ALBRECHT et al., 2009; YOUNG et al., 2021), *Physa vernalis* (WETHINGTON & LYDEARD, 2007; YOUNG et al., 2021), *Sibirenauta elongata* (WETHINGTON & LYDEARD, 2007) e *Physella zionis* (WETHINGTON & LYDEARD, 2007; YOUNG et al., 2021).

A validade de *Physella natricina* e *Physella spelunca* foi questionada por GATES et al. (2013). Usando a morfologia e filogenia molecular com os marcadores mitocondriais COI e 16S, esses autores observaram que a distância genética entre *Physella natricina* e outros grupos era significativamente maior do que a distância genética dentro de *Physella natricina*. Ainda, ambas as espécies foram delimitadas como espécies candidatas por YOUNG et al. (2021), usando mPTP e dois métodos de delimitação baseados em distância (ASAP e SPN).

Embora tenhamos recuperado *Stenophysa marmorata* como uma única ESU, não podemos descartar a possibilidade de diversidade críptica nessa espécie nominal. Historicamente, *Stenophysa marmorata* é considerada de distribuição neotropical, tendo sua ocorrência sido registrada em diversas localidades da América Central e América do Sul (TAYLOR, 2003; BONY et al., 2008). TAYLOR (2003), no entanto, propôs que a distribuição nativa de *Stenophysa marmorata* é restrita à sua localidade-tipo no Caribe, sendo a presença dessa espécie na América do Sul explicada pela introdução humana ou, mais provavelmente, por erros de identificação taxonômica. No presente estudo, apenas as sequências COI de *Stenophysa marmorata* de Guadalupe estavam disponíveis. Assim, a real diversidade de fisídeos nos neotrópicos permanece desconhecida, como demonstrado pela escassez de sequências de DNA de espécies de fisídeos nativos da América do Sul depositadas em bancos de dados e estudos moleculares publicados.

A ESU 21 do mPTP incluiu sequências atribuídas à espécie *Physella acuta* e seus sinônimos *Physa anatina*, *Physa heterostropha*, *Physella integra*, *Physella virgata*, *Physa winnipegensis* e *Physa cupreonitens*, confirmando que essas espécies nominais poderiam de fato ser uma espécie filogenética. DILLON et al. (2002) mostraram que *Physa heterostropha* e

Physella integra não são isoladas reprodutivamente de *Physella acuta*, e sugeriram que o nome *Physella acuta* deveria ser usado para as populações dessas espécies que ocorrem na Europa. ANDERSON (2003) mostrou que a anatomia interna de *Physella acuta* e *Physa heterostropha* é indistinguível. Ainda, DILLON et al. (2005) demonstraram ausência de isolamento reprodutivo entre *Physella virgata* e *Physella acuta*. E, WETHINGTON & LYDEARD (2007) não encontraram evidências de monofilia para as espécies nominais *Physella acuta*, *Physa heterostropha*, *Physella virgata* e *Physella integra*.

Physa winnipegensis é considerada sinônimo de *Physella acuta*, segundo MOLLUSCABASE (2021). A análise filogenética de PIP & FRANCK (2008) recuperou *Physa winnipegensis* como um clado distinto dentro do grupo *Physella acuta*, e a análise fornecida pelo *Centre and the Arctic Research Division of Fisheries and Oceans Canada (DFO)* sugere que esse resultado se enquadra na variabilidade genética de *Physella acuta*. Assim, *Physella winnipegensis* não deve ser considerada uma espécie válida, mas um sinônimo de *Physella acuta*, o que está de acordo com as conclusões de WETHINGTON et al. (2009). Além disso, evidências de pequena distância genética entre *Physella acuta* e *Physa anatina* foram fornecidas anteriormente por GATES et al. (2013). E, similarmente, nossos resultados indicam que as populações das espécies nominais *Physella integra* (Europa e Canadá), *Physa heterostropha* (Europa e EUA), *Physa anatina* (EUA), *Physa cupreonitens* (EUA) e *Physa winnipegensis* (Canadá) devem ser atribuídas à espécie *Physella acuta*. Assim, as evidências fornecidas pelo presente estudo, aliadas aos resultados de autores anteriores, corroboram a hipótese de que essas espécies nominais representam sinônimos de *Physella acuta*.

A ESU 20 do mPTP incluiu sequências atribuídas à *Physella acuta* (uma sequência do Canadá) e *Physella gyrina* (12 sequências do Canadá e uma sequência dos EUA). Ambas as espécies são consideradas válidas (MOLLUSCABASE, 2021). *Physella gyrina* é uma espécie comum, com uma ampla distribuição nativa que inclui o sudeste do Alasca e Canadá e a maior parte dos Estados Unidos, sobrepondo-se em algumas áreas com a distribuição de *Physella acuta* (TAYLOR, 2003). O agrupamento dessas duas espécies nominais em uma mesma ESU pode ser explicado por um erro de atribuição taxonômica. Dentre as sequências atribuídas à *Physella gyrina*, 12 foram obtidas por TELFER et al. (2015) durante uma rápida pesquisa de diversidade em uma reserva natural no Canadá, usando DNA barcoding. A outra sequência foi fornecida por RUDKO et al. (2018) e atribuída à *Physella gyrina* por apresentar 68,5% de similaridade com uma sequência atribuída à *Physella gyrina* por TELFER et al. (2015). A sequência atribuída à *Physella acuta* foi fornecida por WETHINGTON & LYDEARD (2007)

e veio de um espécime identificado morfológicamente. Assim, este resultado não deve ser interpretado como sinonímia entre *Physella gyrina* e *Physella acuta*, considerando os resultados de DILLON & WETHINGTON (2004), que demonstraram isolamento reprodutivo pós-acasalamento entre *Physella acuta* e *Physella gyrina* e, DILLON et al. (2011), que observaram isolamento sexual entre *Physella gyrina*, *Physella pomilia* e *Physella carolinae* (WETHINGTON et al., 2009), bem como *Physella acuta*. Tendo em vista os resultados do presente estudo, com a inclusão de sequências de DNA atribuídas a *Physella acuta* em três ESUs bem suportadas e relacionadas (20, 21 e 23), a ESU 20 pode representar uma espécie críptica, que deve ser melhor investigada através da integração de análises moleculares e morfológicas.

A ESU 9 inclui duas sequências de *Physa skinneri* e uma de *Beringophysa jennessi*. As sequências atribuídas à *Physa skinneri* são do estudo de PIP & FRANCK (2008) e a sequência KM612096 atribuída a *B. jennessi* são de um projeto de DNA barcoding. A atribuição dessa sequência à *B. jennessi* pode representar um erro de identificação, pois aqui ela foi recuperada na ESU 8, formada exclusivamente por 80 sequências de *B. jennessi*, com alto suporte. YOUNG et al. (2021) também considerou a sequência KM612096 como um caso de erro de identificação. A ESU 7 foi bem suportada e incluiu apenas uma sequência de *B. jennessi*, sendo ainda necessário investigar se existe diversidade críptica associada a essa espécie nominal.

A ESU 25 incluiu todas as sequências disponíveis de *Physella ancillaria* (Canadá e EUA; 70 sequências), *Physa aurea* (EUA; duas sequências), *Physella johnsoni* (Canadá e EUA; sete sequências), *Physa wolfiana* (EUA; uma sequência), *Physella wrighti* (Canadá; duas sequências), *Physella acuta* (Japão; uma sequência), *Sibirenauta elongata* (Canadá; uma sequência) e *Physella gyrina* (Canadá e EUA; 26 sequências). Dentre essas espécies nominais, pelo menos três já foram sugeridas como sinônimos de *Physella gyrina*. A análise molecular também sugeriu que *Physella johnsoni* e *Physella gyrina* representam ecofenótipos da mesma espécie (REMIGIO et al., 2001). TAYLOR (2003) também considerou *Physella johnsoni* como sinônimo de *Physella gyrina*. WETHINGTON & GURALNICK (2004) observaram que a distância genética entre *Physella wrighti*, *Physa aurea* e *Physella gyrina* foi < 6%, indicando que essas três espécies nominais representam uma única espécie filogenética. DILLON & WETHINGTON (2004) verificaram a ausência de isolamento reprodutivo entre *Physa aurea* e *Physella gyrina*. *Physella ancillaria* foi considerada uma espécie válida por TAYLOR (2003); no entanto, esse autor destacou que as informações sobre a distribuição dessa espécie são escassas, assim como a disponibilidade de espécimes preservados em coleções malacológicas.

Entre as sequências de *Physella gyrina* incluídas na ESU 25, 16 (61,5% do total) foram obtidas de espécimes identificados por meio da anatomia peniana (REMIGIO et al., 2001; WETHINGTON & GURALNICK, 2004; GATES et al., 2013). Em relação a *Physella ancillaria*, 21,4% das sequências (sendo 15 sequências do estudo de WETHINGTON & LYDEARD, 2007) vieram de espécimes identificados com base na anatomia peniana. As sequências atribuídas à *Physa aurea* e *Physa wolfiana* também vieram de espécimes identificados pela anatomia peniana (WETHINGTON & GURALNICK, 2004), enquanto a identificação dos espécimes associados às sequências de *Physella johnsoni* e *Physella wrighti* foram baseadas na morfologia da concha (REMIGIO et al., 2001; WETHINGTON & GURALNICK, 2004). O fato de sequências de diferentes espécies nominais, validadas por identificação morfológica, terem sido agrupadas em uma mesma ESU demonstra a dificuldade em estabelecer fronteiras interespecíficas. Isso porque as diferenças morfológicas entre as espécies nominais, tomadas como critérios diagnósticos, poderiam de fato refletir a variabilidade intraespecífica. A inclusão nessa ESU, de uma única sequência de *Physella acuta* coletada no Japão e uma de *Sibirenauta elongata* coletada no Canadá pode representar erros de identificação. A sequência de *Physella acuta* foi utilizada como grupo externo no trabalho de SAITO et al. (2018). Segundo esses autores, a identificação específica dos espécimes de *Hygrophila* incluídos no grupo externo estava fora do escopo de seu estudo, sendo a atribuição das espécies baseada em catálogos e listas de espécies. A sequência atribuída à *Sibirenauta elongata* foi derivada de um estudo de DNA barcoding, sem publicação associada, razão que impossibilitou a verificação dos critérios utilizados na identificação específica.

No presente estudo, as sequências de COI atribuídas às espécies nominais *Physella acuta* (ESUs 1, 18, 20, 21, 23 e 25), *Beringophysa jennessi* (ESUs 7, 8 e 9), *Physella pomilia* (ESUs 11 e 12) e *Physella gyrina* (ESUs 20, 24 e 25) foram separadas em mais de uma ESU, com alto suporte, podem indicar a presença de espécies crípticas. Todas as sequências de *B. jennessi* eram do Canadá, as sequências agrupadas na ESU 8 eram de Manitoba e Alberta, e as sequências delimitadas na ESU 7 eram de Ontário (Pukaskwa National Park, Hattie Enseada). É necessário, portanto, investigar se essas duas entidades apresentam distribuição geográfica restrita a essas áreas.

As sequências de COI atribuídas à *Physella acuta* foram recuperadas em quatro ESUs bem suportadas [ESU 1 (BS:100), ESU 18 (BS:100), ESU 20 (BS:99) e ESU 23 (BS: 90)], assim como as ESUs 24 e 25 delimitadas com baixo suporte. É interessante notar que *Physella acuta* é uma espécie cosmopolita invasiva, capaz de se reproduzir por autofecundação e

estabelecida em áreas não nativas por muito tempo (ALBRECHT et al., 2009; NG et al., 2015, 2018; VINARSKI, 2017b; EBBS et al., 2018). Apesar da ampla distribuição de *Physella acuta* em áreas não nativas ao redor do mundo, a presença de estruturação genética, bem como diversidade críptica nessas populações nunca foi investigada. No entanto, mesmo dentro de sua distribuição nativa na América do Norte, há evidências de estruturação genética em populações do oeste e nordeste dos Estados Unidos (EBBS et al., 2018). A ocorrência de *Physella acuta* foi registrada em vários ambientes de água doce na África (BOURGUIGNAT, 1864; BROWN, 1967; ITAGAKI et al., 1975; PARAENSE & POINTIER, 2003; ALLAN et al., 2017; LAWTON et al., 2018; KOUDENOUKPO et al., 2020), sendo a história de introdução mais longa em alguns países do que em outros. Aqui, a ESU 18 recuperou exclusivamente sequências atribuídas à *Physella acuta* correspondentes a espécimes de Angola. LAWTON et al. (2018) compararam sequências do gene mitocondrial COI entre isolados de *Physella acuta* de Angola, Burundi e África do Sul. E sua reconstrução filogenética mostrou um clado formado exclusivamente por sequências de *Physella acuta* de Angola, embora a análise de distância genética, não tenha mostrado divergência significativa entre os isolados dessas diferentes localidades e entre as populações de *Physella acuta* da África e de outros países.

Incluimos as sequências COI de *Physella acuta* do estudo de LAWTON et al. (2018) em nosso conjunto de dados. Quatro sequências de *Physella acuta* de Angola foram recuperadas na ESU 18. As outras 14 sequências de *Physella acuta* de Angola, bem como quatro sequências de Burundi e oito sequências da África do Sul, foram recuperadas na ESU 21. A recuperação da ESU 18, altamente suportada e geneticamente distante dos demais clados que agrupavam sequências de *Physella acuta*, demonstrou a presença de diversidade críptica em uma população de fisídeos de Angola identificada como *Physella acuta*.

Devido às semelhanças na anatomia do complexo peniano (DILLON et al., 2007), *Physella hendersoni* foi anteriormente considerada sinônimo de *Physella pomilia*. No entanto, DILLON (2009) observou isolamento reprodutivo entre as duas espécies, que também foram recuperadas como grupos monofiléticos na análise fornecida por WETHINGTON & LYDEARD (2007). Aqui, o agrupamento das sequências atribuídas à *Physella hendersoni* em uma única unidade evolutivamente significativa (ESU 13), rejeita o status da sinonímia de *Physella pomilia*. Tanto as sequências atribuídas à *Physella hendersoni*, incluídas na ESU 13, como as sequências atribuídas à *Physella pomilia*, incluída na ESU 12, são provenientes de espécimes identificados pela anatomia do complexo peniano por WETHINGTON & GURALNICK (2004) e WETHINGTON & LYDEARD (2007), respectivamente, mostrando

que, nesse caso, as duas espécies podem ser delimitadas tanto por critérios morfológicos quanto moleculares.

Observamos uma sobreposição na distribuição das ESUs 21 e 25, que correspondem a *Physella acuta* e *Physella gyrina* e ESUs 3, 8 e 11, que correspondem a *Sibirenauta elongata*, *Beringophysa jennessi*, e uma espécie críptica sob o nome de *Physella pomilia*, respectivamente. Tanto *Physella gyrina* quanto *Physella acuta* são conhecidas por serem amplamente distribuídas na América do Norte, sobrepondo em alguns casos, a distribuição de outras espécies nativas. A sobreposição e coocorrência de distribuição geográfica são bem conhecidas para espécies de fisídeos e podem ocorrer devido às características intrínsecas das espécies ou à introdução de espécies. Nos Estados Unidos, *Aplexa hypnorum*, *Physella gyrina* e *Physella acuta* são conhecidas por sobrepor suas distribuições no estado de Michigan (DILLON & WETHINGTON, 2004); e acredita-se que *Physella natricina*, *Physella gyrina*, *Physella acuta* coexistam no Rio Snake, Idaho (GATES et al., 2013).

A coocorrência de espécies morfológicamente semelhantes em Physidae é um problema para a identificação das espécies, pois pode ocultar a diversidade de espécies. O uso de métodos moleculares para evidenciar os limites das espécies é essencial nos casos em que as espécies crípticas coexistem com espécies comuns, taxonomicamente próximas e espécies morfológicamente semelhantes (YOUNG et al., 2021). A abordagem molecular mais tradicional - usando a distância genética como o único critério para definir limites interespecíficos - pode trazer boa resolução em alguns casos (REMIGIO et al., 2001; WETHINGTON & GURALNICK, 2004). No entanto, para alguns espécies nominais coocorrentes, as dúvidas sobre a validade das espécies persistem quando os valores de distância genética são relativamente baixos. Integramos três critérios para acessar os limites intra e interespecíficos: a coalescência, valores de suporte para os clados recuperados na reconstrução filogenética e a distância genética no valor de 5% de proposto por YOUNG et al. (2021).

No presente estudo, não pretendemos resolver as relações supra específicas e os sistemas de classificação disponíveis para Physidae. Porém, nossos resultados referentes aos gêneros fisídeos corroboram estudos filogenéticos anteriores disponíveis para Physidae. Segundo a classificação proposta por TE (1980), baseada na morfologia da concha e nas características do complexo peniano, Physidae inclui as subfamílias Aplexinae e Physinae. Aplexinae inclui os gêneros *Aplexa* e *Stenophysa* e Physinae inclui *Physa* e *Physella*. Mais recentemente, TAYLOR (2003) propôs um novo arranjo taxonômico compreendendo 15 tribos e 15 gêneros atribuídos às subfamílias propostas por TE (1980). A informação filogenética disponível para Physidae,

no entanto, sugere um arranjo taxonômico mais simples baseado na monofilia dos gêneros nominais (WETHINGTHON & LYDEARD, 2007; PIP & FRANK, 2008).

Nossa análise filogenética recuperou apenas *Aplexa*, *Sibirenauta* e *Beringophysa* como grupos monofiléticos, enquanto *Physa* foi recuperado como um grupo polifilético e *Physella* como um grupo parafilético. Além disso, os baixos valores de suporte que separam *Stenophysa marmorata* de outras espécies de Physidae corroboram os resultados de WETHINGTHON & LYDEARD (2007) que propuseram que *Stenophysa marmorata*, único representante do gênero *Stenophysa* E. von Martens, 1898, deva ser atribuído ao gênero *Physa* (Physinae), com a ausência da glândula prepucial sendo uma plesiomorfia, e não uma sinapomorfia com representantes de Aplexinae como previamente sugerido por TE (1980). A separação dos gêneros *Physa* (Europa) e *Physella* (América) foi baseada em diferenças nas características do manto (presença de digitações e manto cobrindo parcialmente a concha) (BAKER, 1928). Nossa análise filogenética não recuperou esses dois gêneros como grupos monofiléticos, demonstrando que essas características morfológicas não refletem as relações evolutivas entre as espécies atribuídas aos dois gêneros.

Considerando as limitações dos critérios morfológicos para delimitar as espécies em Physidae, o uso de uma abordagem que considere o conceito filogenético de espécie (HAUSDORF, 2011) e a integração de dados de múltiplas fontes (DAYRAT, 2005; PADIAL et al., 2010; PANTE et al., 2015) é agora atribuído à confiabilidade das descrições de novas espécies e à resolução de complexos de espécies crípticas. Por uma questão prática, os resultados de muitos estudos que visam quantificar a biodiversidade limitam-se à indicação de unidades taxonômicas operacionais (OTUs) (TELFER et al., 2015; DOPHEIDE et al., 2019). Entretanto, quando há interesse em delimitar e descrever espécies crípticas, a mera indicação de uma OTU é considerada insuficiente, pois sua validação permanece indeterminada. A recuperação aqui de ESUs que mostram diversidade críptica pode constituir o primeiro passo em um processo de taxonomia reversa (MICHALOUDI et al., 2018; YOUNG et al., 2021), incluindo uma fase subsequente, na qual várias fontes de evidência devam ser reunidas para esclarecer a identidade da espécie ou justificar a descrição de uma nova espécie.

Concluindo, a baixa sensibilidade dos métodos baseados em distância genética aos limites de similaridade intraespecífica pode dificultar a delimitação molecular de espécies de moluscos de água doce. A abordagem de *DNA barcoding* tem sido amplamente utilizada para detectar novas linhagens, mas ainda são necessários critérios padronizados para inferir melhor os limites das espécies. Os algoritmos PTP e mPTP que usamos são baseados no conceito

filogenético de espécie (PSC) que define uma espécie como um agrupamento de organismos com padrões de ancestralidade e descendência, que diferem de outros agrupamentos (ELDREDGE & CRACRAFT, 1980). E, os algoritmos agrupam linhagens que têm histórias evolutivas semelhantes e que não tiveram tempo suficiente para acumular substituições de nucleotídeos. Consequentemente, as ESUS recuperadas são linhagens que compartilham histórias evolutivas semelhantes e que diferem significativamente de outras linhagens. Métodos baseados em coalescência, portanto, parecem promissores para resolver divergências taxonômicas compartilhadas por várias famílias de caramujos de água doce, porque eles fornecem uma delimitação mais precisa de linhagens evolutivas independentes, que podem, em última instância, orientar os processos de validação de espécies. O número de linhagens de gastrópodes representadas em bancos de dados públicos está crescendo exponencialmente. Os gastrópodes representam excelentes modelos de estudo para algoritmos de delimitação baseados no PSC, pois apresentam abundantes sequências de DNA de genes com altas taxas de mutação das mesmas morfoespécies, disponíveis em bancos de dados públicos.

3 CAPÍTULO 2: Desvendando a distribuição geográfica de *Stenophysa marmorata* e outras espécies pouco conhecidas de Physidae (Gastropoda: Hygrophila) na América do Sul, usando a abordagem de busca intensiva de dados.

3.1 RESUMO

A distribuição dos caramujos fisídeos é principalmente holártica, estendendo-se até a América Central e do Sul. As muitas lacunas no conhecimento sobre a distribuição, taxonomia e morfologia dos fisídeos neotropicais levaram à incerteza histórica sobre a validade das espécies. Aqui, usando a abordagem de busca intensiva de dados, atualizamos o conhecimento sobre o número de registros de *Stenophysa marmorata* e outras 12 espécies de fisídeos sul-americanos, que provavelmente foram sistematicamente confundidos com *S. marmorata*. Mapas de distribuição das espécies foram gerados a partir de 815 registros georreferenciados e as distribuições dessas espécies foram sobrepostas com camadas de limites geopolíticos, bacias e redes hidrológicas da América do Sul. As áreas de distribuição de fisídeos estenderam-se da Venezuela ao Chile. A espécie *Stenophysa marmorata* apresentou o maior número de registros (727), seguida por *Physa rivalis minor* (40), *Afrophysa brasiliensis* (14), *Mexinauta peruvianus* (9), *Physa rivalis* (8), *Mayabina carolita* (7), *Physa aspii* (4) e *Physella venustula* (4). As espécies *Aplexa venezuelensis*, *Mayabina spiculata*, *Physella osculans*, *Physella papaveroi* e *Physa loosii* tiveram apenas um registro. A ampla distribuição de *S. marmorata*, incluindo várias bacias hidrológicas isoladas, e a coocorrência de espécimes atribuídos a *S. marmorata* e outras espécies em cinco bacias indicam a possibilidade de erros de identificação das espécies, bem como, a necessidade de reavaliar a distribuição dos fisídeos sul-americanos utilizando critérios operacionais alternativos para a delimitação das espécies.

3.2 INTRODUÇÃO

Uma das principais contribuições da pesquisa em biodiversidade é fornecer os conjuntos de dados necessários para identificar e prever padrões de distribuição de espécies (SU, 2018). No entanto, coletar dados para testar hipóteses sobre esse assunto pode ser desafiador, pois muitas vezes, é necessário que os registros de ocorrência das espécies cubram longos períodos

e grandes escalas espaciais (GRAHAM et al., 2008; BOAKES et al., 2010). Essas limitações, associadas a disponibilidade de um grande volume de dados científicos em repositórios de biodiversidade, apontaram a ciência de busca intensiva de dados como uma nova via para estudos de biodiversidade (KELLING et al., 2009; WÜEST et al., 2020). Nesse cenário, as coleções malacológicas se destacam, pois reúnem numerosos espécimes, abrangendo grandes escalas temporais e espaciais, permitindo a compilação de conjuntos de dados de ocorrência que são representativos tanto geográfica quanto historicamente, para reconstruir a distribuição das espécies (BOAKES et al., 2010; RAWLINGS et al., 2011; VINARSKI, 2017).

Tradicionalmente, estudos sobre padrões de distribuição de espécies de caramujos de água doce têm acessado fatores químicos, físicos e biológicos que determinam a composição e abundância das espécies (LODGE et al., 1987), o estado ecológico dos corpos d'água (HOANG & TONG, 2015), o risco de transmissão de doenças parasitárias (POINTIER et al., 2009; OLOYEDE et al., 2016; RUMI et al., 2017; RABONE et al., 2019), a distribuição espacial de espécies ameaçadas (COLLADO & FUENTEALBA, 2020) e a disseminação de espécies invasoras (FERNANDEZ et al., 2003; KOCK & WOLMARANS, 2007). Esses estudos são mais frequentemente baseados em pesquisas malacológicas intensivas e, por esse motivo, são espacialmente limitados a uma região de interesse (POINTIER et al., 2009; OLOYEDE et al., 2016). Estudos baseados em pesquisas de campo para avaliar a distribuição de espécies de caramujos de água doce em escalas espaciais mais amplas são escassos (ALLAN et al., 2017), devido as restrições logísticas e financeiras inerentes. Essas dificuldades estimularam a busca de novas abordagens, como o uso de dados de ocorrência de coleções malacológicas (FERNANDEZ et al., 2003), bases de dados bibliográficas (ALONSO et al., 2019), bem como a identificação de *proxies* ambientais da abundância de caramujos estimados com drones e imagens de satélite (WOOD et al., 2019).

Physidae Fitzinger, 1833 é uma família de gastrópodes de água doce que apresenta distribuição mundial, parcialmente ocasionada por introduções intensivas e invasões subsequentes (TAYLOR, 2003; ALBRECHT et al., 2009). A maioria das espécies de fisídeos tem faixas de distribuição estreitas (TAYLOR, 2003), embora alguns possam ocorrer em áreas não nativas como espécies introduzidas (MARTIN, 2001; BOUSSET et al., 2014; NG et al., 2015, 2018; COLLADO et al., 2020). Duas espécies, *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) e *Stenophysa marmorata* (Guilding, 1828), têm faixas de distribuição notavelmente amplas, ocorrendo em vários países, de pelo menos três continentes (APPLETON & DANA, 2005; MAHMOUD et al., 2013). *Physella acuta* é reconhecida como uma espécie globalmente

invasiva (ALLAN et al., 2017; EBBS et al., 2018), sendo sua identidade frequentemente confirmada por meio de estudos anatômicos (PARAENSE, 2003, 2004, 2005) e moleculares durante pesquisas malacológicas (NG et al., 2015; COLLADO, 2017, 2020; LAWTON et al., 2018). *Stenophysa marmorata*, cuja localidade-tipo é a Ilha Saint Vincent (Grandes Antilhas), foi introduzida na África (APPLETON, 2003; DANA & APPLETON, 2007; BONY et al., 2008; CAMARA et al., 2012; MANSOURI et al., 2013; IBIKOUNLÉ et al., 2014) e Europa (MAHMOUD et al., 2013). Muitos autores mencionam a ocorrência dessa espécie na América do Sul (RUMI et al., 2004, 2008; PARAENSE, 2005), mas seu status como espécie invasora ou nativa nesse continente não está claro (APPLETON, 2003; TAYLOR, 2003).

O número de estudos disponíveis sobre as espécies de fisídeos da América Central e do Sul é muito menor, quando comparado com espécies com distribuição holártica (DILLON & WETHINGTON, 2006; WETHINGTON et al., 2009). Assim, existem muitas lacunas no conhecimento sobre a distribuição geográfica, a diversidade molecular e a anatomia dos fisídeos em regiões tropicais e subtropicais das Américas (TAYLOR, 2003; NÚÑEZ, 2011; COLLADO et al., 2020). As estimativas do número de espécies em Physidae variam de acordo com diferentes autores. TE (1978) argumentou que o número total de espécies válidas é 40, enquanto TAYLOR (2003) considerou 81 espécies. POINTIER (2008) argumentou que o número real de espécies nessa família era 15 ou 20, um número justificado pela presença de sinonímias evidenciadas por dados moleculares (DILLON & WETHINGTON, 2006; WETHINGTON & LYDEARD, 2007; WETHINGTON et al., 2009) e por isolamento reprodutivo (WETHINGTON & LYDEARD, 2007).

O emprego de critérios moleculares ou mesmo anatômicos para a identificação de *S. marmorata* é incomum e, essa espécie provavelmente tem sido sistematicamente confundida com outras espécies no Brasil e na Argentina (TAYLOR, 2003, 2004). Apesar da grande dimensão geográfica do Brasil, juntamente com seus vastos recursos hídricos, incluindo 12 bacias hidrológicas e seis diferentes ecorregiões, apenas quatro espécies nominais de fisídeos são consideradas nativas nesse país: *Afrophysa brasiliensis* (Küster, 1844), *Physa papaveroi* Leme, 1966, *Physa rivalis* Potiez & Michaud, 1838 e *S. marmorata*. A distribuição dessas espécies no Brasil nunca foi avaliada antes, e a espécie mais frequentemente relatada em levantamentos malacológicos publicados é *S. marmorata*. Da mesma forma, muitos estudos mencionaram *S. marmorata* como uma espécie da malacofauna argentina (RUMI et al., 2004, 2008; GREGORIC et al., 2006). No entanto, esse nome provavelmente pode revelar uma diversidade oculta de espécies de fisídeos em ambos os países (MARTIN, 2001; PARAENSE,

2005). Neste estudo, utilizando a abordagem de busca intensiva de dados, ferramentas de georreferenciamento e várias fontes de registros de ocorrência, atualizamos o conhecimento sobre a distribuição de *S. marmorata*, bem como de várias outras espécies de fisídeos sul-americanos, que provavelmente têm sido sistematicamente confundidas com *S. marmorata*.

3.3 MATERIAL E MÉTODOS

3.3.1 DADOS DE OCORRÊNCIA DA ESPÉCIE

Buscamos registros de ocorrência de *Stenophysa marmorata* (Guilding, 1828) e sinônimas propostas por TAYLOR (2003) e, também de outras espécies de fisídeos citadas para a América do Sul: *Afrophysa brasiliensis* (Küster, 1844), *Aplexa venezuelensis* (von Martens, 1859), *Mayabina carolita* (Jousseume , 1887), *Mayabina spiculata* (Morelet, 1849), *Mexinauta peruvianus* (Gray, 1828), *Physa aspii* Holmberg, 1909, *Physa loosii* Holmberg, 1909, *Physella osculans* (Haldeman, 1841), *Physa papaveroi* Leme, 1966, *Physa rivalis* Potiez & Michaud, 1838 (*non* Maton & Rackett, 1807), *Physa rivalis minor* d'Orbigny, 1841 e *Physella venustula* (A. Gould, 1847). Para determinar as espécies válidas, atualmente aceitas e coletar informações sobre a distribuição geográfica consultamos a base de dados taxonômicos MolluscaBase (<http://www.molluscabase.org>) (Tabela 1).

Tabela 1 - Espécies nominais registradas na América do Sul com informações sobre localidade-tipo, combinação original, situação taxonômica atual e países onde há registros de ocorrência.

Nome da espécie	Combinação original	Localidade tipo	Status taxonômico (MolluscaBase)	Países
<i>Mayabina carolita</i> (Jousseume, 1887)	<i>Aplecta carolita</i> Jousseume, 1887	San Nicolás, Cantón Mejía, Equador	Aceito	Equador, Peru, Colômbia
<i>Mayabina spiculata</i> (Morelet, 1849)	<i>Physa spiculata</i> Morelet, 1849	Campeche, México	Aceito	México, Equador
<i>Stenophysa marmorata</i> (Guilding, 1828)	<i>Physa marmorata</i> Guilding, 1828	St. Vincent, Pequenas Antilhas	Aceito	Índias Ocidentais, Porto Rico, Grandes Antilhas, Pequenas Antilhas, oeste do Caribe, Costa Rica, Panamá, Venezuela, Brasil, Argentina
<i>Afrophysa brasiliensis</i> (Küster, 1844)	<i>Physa brasiliensis</i> Küster, 1844	Brasil	Aceito	Brasil, Gana, Nigéria, África do Sul
<i>Physella venustula</i> (Gould, 1847)	<i>Physa venustula</i> Gould, 1847	Lima	Aceito	Peru, Argentina
<i>Aplexa venezuelensis</i> (Martens, 1859)	<i>Physa venezuelensis</i> Martens, 1859	Mérida, Venezuela	Aceito	Venezuela
<i>Physa aspíi</i> Holmberg, 1909	<i>Physa aspíi</i> Holmberg, 1909	Laguna de los Murciélagos, Prov. Formosa, Argentina	<i>taxon inquirendum</i>	Argentina
<i>Physa loosii</i> Holmberg, 1909	<i>Physa loosii</i> Holmberg, 1909	Pântano ao pé do Cerro de Pie de Palo, Prov. San Juan, Argentina	<i>Nomem dubium</i>	Argentina
<i>Physa rivalis minor</i> d'Orbigny, 1837	<i>Physa rivalis minor</i> d'Orbigny, 1837	Montevideo, Uruguai	<i>Nomem dubium</i>	Uruguai, Argentina
<i>Physa papaveroi</i> Leme, 1966	<i>Physa papaveroi</i> Leme, 1966	Parque Dom Pedro II, São Paulo, Brasil	<i>Nomem dubium</i>	Brasil
<i>Mexinauta peruvianus</i> (Gray, 1828)	<i>Physa peruviana</i> Gray, 1828	Pântanos entre Lima e Peru	Aceito	Equador, Peru
<i>Physa rivalis</i> Sowerby, 1822	<i>Limnea (Physa) rivalis</i> Sowerby, 1822	Guadalupe	Não aceito	Brasil, Uruguai, Argentina

Os dados utilizados nessa avaliação foram obtidos nos bancos de dados de biodiversidade *online*: *SpeciesLink* (<https://specieslink.net/>), Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira – SiBBr (<https://www.sibbr.gov.br/>) e *Global Biodiversity Information Facility* – GBIF (<https://www.gbif.org/>); em coleções malacológicas com acesso *online*: *Natural History Museum*, Londres (NHMUK), *Museum of Comparative Zoology, Harvard University* (MCZ) e *Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"-Invertebrates National Collection* (MACNIn); e na literatura após pesquisa nas bases de dados bibliográficas *Web of Science*, *SciELO*, Periódicos Capes, *Biodiversity Heritage Library* (BHL), *Google Scholar*, *Scopus*, sem restrição de ano de publicação.

As palavras-chave usadas nas buscas foram aplicadas da seguinte forma: “Physidae” ou “*Afrophysa brasiliensis*” ou “*Physa brasiliensis*” ou “*Aplecta carolita*” ou “*Mayabina carolita*” ou “*Aplecta gualbertoi*” ou “*Aplexa marmorata*” ou “*Physa marmorata*” ou “*Stenophysa marmorata*” ou “*Physa nodulosa*” ou “*Physa osculans*” ou “*Physa papaveroi*” ou “*Aplexa peruviana*” ou “*Mexinauta peruvianus*” ou “*Physa porteri*” ou “*Aplexa rivalis*” ou “*Physa rivalis*” ou “*Physa rivalis minor*” ou “*Aplexa simoni*” ou “*Stenophysa simoni*” ou “*Mayabina spiculata*” ou “*Physa sowerbiana*” ou “*Aplexa venezuelensis*” ou “*Physa venezuelensis*” ou “*Physella venustula*” ou “*Physa aspui*” ou “*Physa loosii*” ou “*Physa porteri*” ou “*Physa nodulosa*” E “Brazil” ou “South America”. Selecionamos artigos publicados, bem como teses e dissertações, contendo a descrição das localidades de coleta e/ou coordenadas geográficas. Utilizamos o *GEOLocate* (<https://www.geo-locate.org/>) para obter as coordenadas geográficas de cada localidade, quando essa informação não estava disponível, e a Calculadora Geográfica (<http://www.dpi.inpe.br/calcula/>) para converter as coordenadas em graus decimais. Também obtivemos registros adicionais, indisponíveis *online*, cedidos pelos curadores das coleções malacológicas do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP), Instituto Oswaldo Cruz (FioCruz) e Instituto de Pesquisas da Amazônia (INPA). Após essas etapas, os dados foram organizados por espécies e revisados para exclusão de duplicatas.

3.3.2 MAPAS DE DISTRIBUIÇÃO

Todos os mapas apresentados nesse trabalho foram gerados pelo software livre Q-GIS 3.16.10 Hannover (<http://www.qgis.org>). As distribuições das espécies foram traçadas e sobrepostas com camadas de áreas de fronteira geopolítica da América do Sul obtidas no DIVA (<http://www.diva-gis.org/gdata>) e *Natural Earth* (naturalearthdata.com/downloads/), juntamente a camadas das principais bacias e redes hidrológicas da América do Sul obtidas do *WWF HydroSHEDS* (www.hydrosheds.org/page/hydrobasins) e (www.hydrosheds.org/page/hydrorivers).

Os complexos de bacia aqui incluídos são baseados na Ecorregiões Mundiais de Água Doce (FEOW) (ABELL et al., 2008), agrupados por unidades hidrológicas e biogeográficas. Todas as camadas foram recortadas para a América do Sul usando o Qgis e, todas as camadas vetoriais tiveram como sistemas de referência de coordenadas o *World Geodetic System 1984* e o EPSG 4326.

Os mapas foram elaborados a partir dos registros de ocorrências georreferenciados na América do Sul. Os dados que não puderam ser georreferenciados devido à falta de informações específicas sobre as localidades de coleta foram excluídos.

3.4 RESULTADOS

Obtivemos 816 registros de ocorrência georreferenciados das 13 espécies nominais. De todas as fontes pesquisadas, 49,21% dos registros eram provenientes de dados da literatura, 36,63% dos registros eram provenientes de bancos de dados de biodiversidade e 14,16% dos registros eram provenientes de material depositado em coleções malacológicas.

A distribuição recuperada das espécies de fisídeos sul-americanos estendeu-se da Venezuela (6,4238° N 66,5897° W) ao Chile (35,6751° S 71,543° W). As espécies nominais com maior número de registros de ocorrência foram *S. marmorata* (727 registros), seguida de *P. rivalis minor* (40), *A. brasiliensis* (14), *Mexinauta peruvianus* (9), *P. rivalis* (8), *M. carolita* (7), *P. aspui* (4) e *P. venustula* (4). As espécies *A. venezuelensis*, *M. spiculata*, *P. papaveroi* e *P. loosii* tiveram apenas um registro, cada. O número de registros por espécie em cada bacia hidrológica, bem como suas distribuições por país estão descritos na Tabela 2 e ilustrados nas Figuras 1 e 2. Em alguns casos, esses registros correspondem apenas ao material-tipo (*P.*

papaveroi, *P. loosii*, *P. aspui* e *P. venezuelensis*) depositados em coleções malacológicas da América do Sul. Encontramos apenas um registro disponível para *P. osculans*. No entanto, devido às informações inconsistentes sobre a precisão do local de coleta, decidimos excluí-lo da análise.

Das 25 bacias hidrológicas da América do Sul, encontramos registros de ocorrência para 16. A bacia Uruguai-Brasil, Costa do Atlântico Sul foi o sistema hidrográfico com maior número de registros (428), seguida pela bacia do Prata (159) (Figura 1, Tabela 2). Os sistemas hidrográficos Costa do Caribe; Colômbia-Ecuador, Costa do Pacífico; Magdalena; Norte do Chile, Costa do Pacífico e Região dos Pampas contabilizaram apenas um registro cada (Tabela 2, Figura 1).

Tabela 2 - Número de registros físicos por países e bacias hidrográficas da América do Sul.

Espécies	País (Número de registros)	Bacias hidrográficas (Número de registros)
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	Argentina (1)	La Plata (9)
	Brasil (12)	Peru, Costa do Pacífico (1)
	Chile (1)	Uruguai- Brasil, Costa do Atlântico Sul (4)
<i>Mayabina carolita</i>	Peru (5)	Amazônica (1)
	Colômbia (1)	Colômbia - Equador, Costa do Pacífico (1)
	Equador (1)	Sul do Chile, Costa do Pacífico (1) Peru, Costa do Pacífico (4)
<i>Mexinauta peruvianus</i>	Equador (1)	Amazônica (3)
	Peru (8)	Colômbia - Equador, Costa do Pacífico (1) Peru, Costa do Pacífico (5)
<i>Physa rivalis</i>	Argentina (2)	La Plata (5)
	Brasil (4)	São Francisco (1)
	Peru (1)	Peru, Costa do Pacífico (1)
	Uruguai (1)	Uruguai- Brasil, Costa do Atlântico Sul (1)
<i>Physa rivalis minor</i>		La Plata (31)
	Brasil (1)	Mar Chiquita (3)
	Argentina (27)	Norte da Argentina, Costa do Atlântico Sul (3)
	Uruguai (12)	Região dos Pampas (1) Uruguai - Brasil, Costa do Atlântico Sul (2)
<i>Stenophysa marmorata</i>		Amazônica (21)
		Costa do Caribe (4)
	Argentina (5)	Leste do Brasil, Costa do Atlântico Sul (22)
	Brasil (707)	La Plata (123)
	Colômbia (8)	Magdalena (3)
	Peru (1)	Norte do Brasil, Costa do Atlântico Sul (41)
	Uruguai (1)	Orinoco (2)
Venezuela (4)	São Francisco (32) Tocantins (59) Uruguai - Brasil, Costa do Atlântico Sul (421)	
<i>Aplexa venezuelensis</i>	Venezuela (1)	Orinoco (1)
<i>Mayabina spiculata</i>	Equador (1)	Colômbia - Equador, Costa do Pacífico (1)
<i>Physa aspilii</i>	Argentina (4)	La Plata (4)
<i>Physa loosii</i>	Argentina (1)	La Plata (1)
<i>Physa papaveroi</i>	Brasil (1)	Uruguai - Brasil, Costa do Atlântico Sul (1)
<i>Physella venustula</i>	Chile (1)	Norte do Chile, Costa do Pacífico (1)

Figura 1 - Número de registros de fisídeos por bacias hidrográficas na América do Sul.

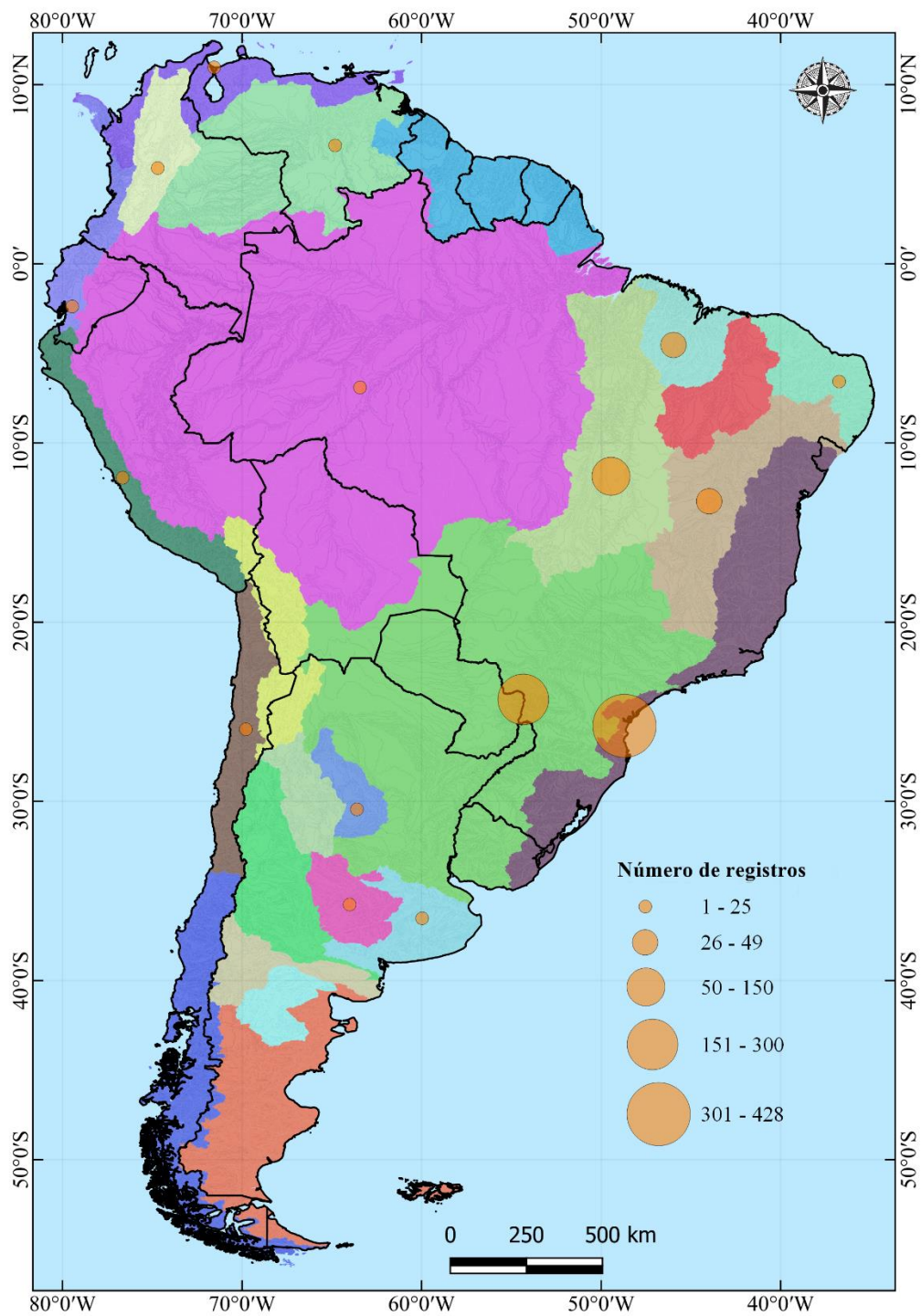
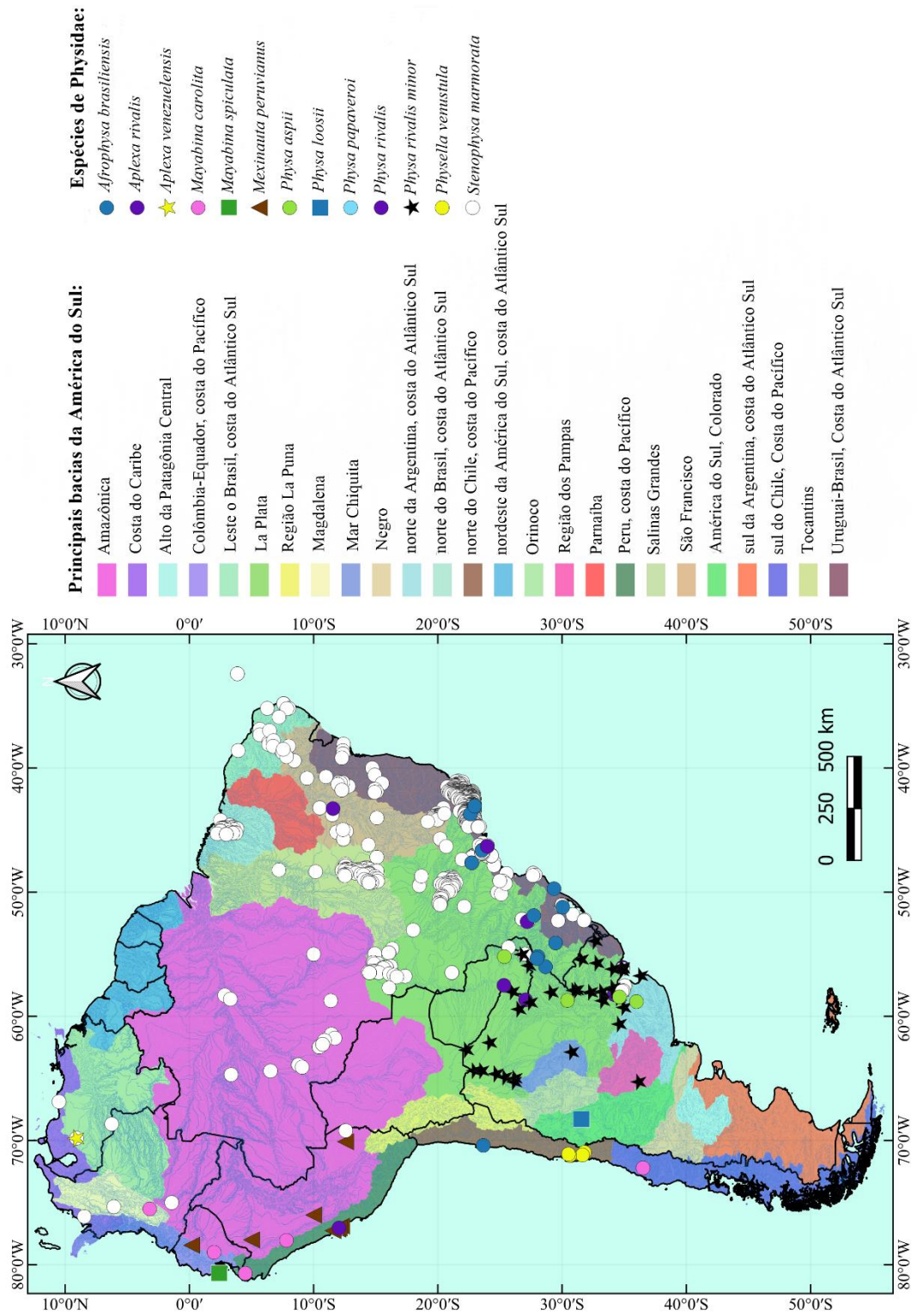


Figura 2 - Distribuição das espécies de fisídeos nas bacias hidrográficas da América do Sul.



Duas ou mais espécies foram registradas na bacia Amazônica; Colômbia-Ecuador, Costa do Pacífico; La Plata; Orinoco; Peru, Costa do Pacífico; São Francisco e Uruguai-Brasi, Costa do Atlântico Sul (Tabela 2). *Afrophysa brasiliensis*, *M. carolita*, *M. peruvianus*, *P. rivalis*, *P. rivalis minor* e *S. marmorata* foram registradas em mais de uma bacia, enquanto as demais espécies (*A. venezuelensis*, *P. aspui*, *P. loosii*, *P. papaveroi*, *P. venustula* e *P. spiculata*) ocorreram em apenas uma bacia (Tabela 2).

De acordo com os registros de ocorrência compilados, *Stenophysa marmorata* apresentou a distribuição geográfica mais ampla na América do Sul, ocorrendo em seis dos doze países sul-americanos (Argentina, Brasil, Colômbia, Peru, Uruguai e Venezuela) e 10 bacias hidrológicas (Amazônica; Costa do Caribe; Leste do Brasil, Costa do Atlântico Sul; La Plata; Magdalena; Norte do Brasil, Costa do Atlântico Sul; Orinoco; São Francisco; Tocantins; Uruguai-Brasil, Costa do Atlântico Sul) (Figuras 2 e 3, Tabela 2). A maioria dos registros dessa espécie foi para o Brasil, incluindo 19 dos 27 estados brasileiros.

Afrophysa brasiliensis foi registrada em três países (Brasil, Argentina e Chile) e em três bacias hidrológicas (La Plata; Norte do Chile, Costa do Pacífico; Uruguai-Brasil, Costa do Atlântico Sul). A maioria dos registros era para o Brasil, em três estados nas regiões Sudeste e Sul (Rio de Janeiro, São Paulo e Rio Grande do Sul), além de dois registros para Argentina e Chile, nas províncias de Misiones e Antofagasta, respectivamente.

Para *P. rivalis*, encontramos registros de ocorrência em quatro países (Argentina, Brasil, Peru e Uruguai) e em quatro bacias hidrológicas (La Plata; São Francisco; Peru, Costa Pacífico e Uruguai-Brasil, Costa do Atlântico Sul).

Encontramos registros de ocorrência de *P. rivalis minor* em três países (Brasil, Argentina e Uruguai) e cinco bacias hidrológicas (La Plata; Mar Chiquita; Norte da Argentina, Costa do Atlântico Sul; Região dos Pampas e Uruguai- Brasil, Costa do Atlântico Sul) (Figuras 2 e 3, Tabela 2).

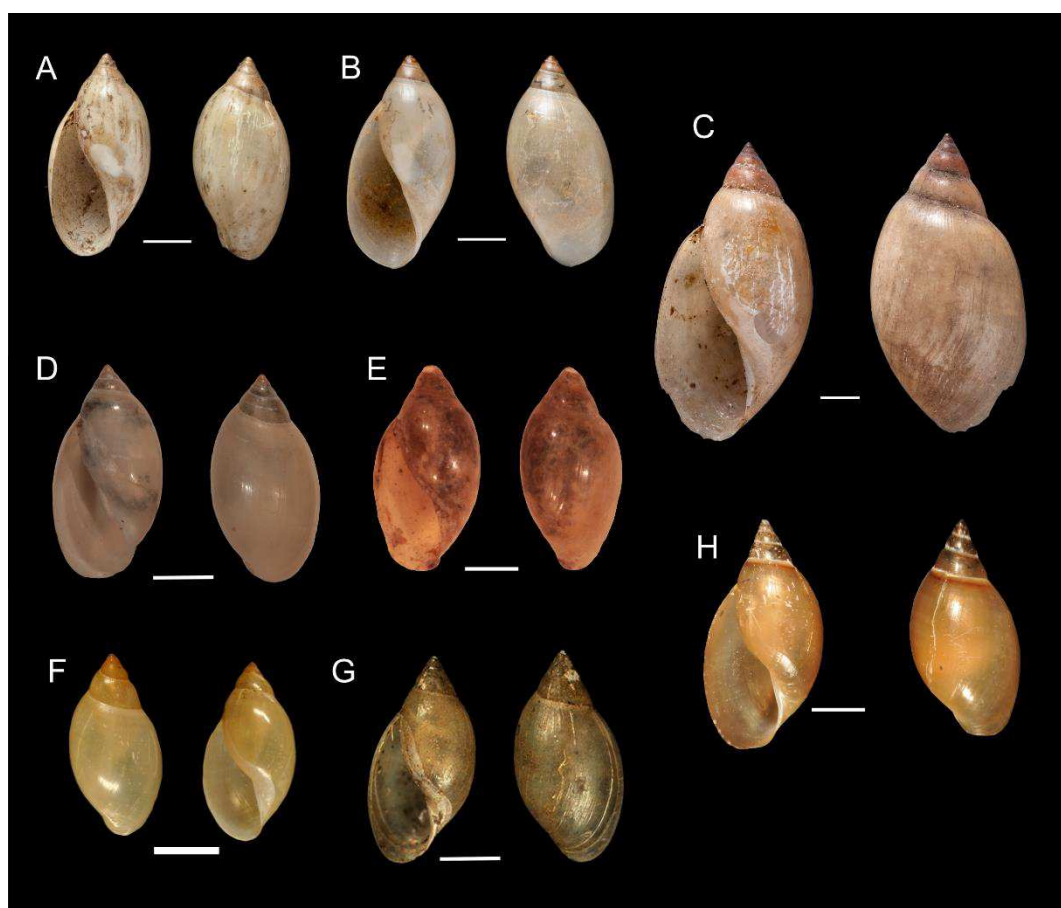
Mayabina carolita foi registrada em três países (Colômbia, Ecuador e Peru) e em quatro bacias hidrológicas (Colômbia-Ecuador, Costa do Pacífico; Peru, Costa do Pacífico; Sul do Chile, Costa do Pacífico e Amazônica) (Figuras 2 e 3, Tabela 2).

Encontramos registros de ocorrência de *Mexinauta peruvianus* no Peru e no Ecuador e em três bacias hidrológicas (Amazônica; Peru, Costa do Pacífico; Colômbia-Ecuador, Costa do Pacífico) (Figura 2, Tabela 2).

Physa papaveroi, *P. loosii*, *A. venezuelensis*, *M. spiculata* apresentaram distribuição mais restrita. Encontramos apenas um registro de *P. papaveroi* para o Brasil no estado de São

Paulo, na bacia Uruguai-Brasil, Costa do Atlântico Sul; um registro de ocorrência de *A. venezuelensis* na Venezuela, bacia do Orinoco; um registro de ocorrência de *P. loosii* na Argentina, bacia La Plata; um registro de ocorrência de *M. spiculata* no Equador, bacia Colômbia-Ecuador, Costa do Pacífico, e um registro de ocorrência de *P. osculans* na Bolívia, bacia da Região de La Puna. Outras espécies restritas a apenas um país foram *P. aspui*, para a qual encontramos registros de ocorrência na Argentina, bacia hidrológica de La Plata e *P. venustula* no Chile, bacia Norte do Chile, Costa Pacífico (Figuras 2 e 3, Tabela 2).

Figura 3- A. Síntipos de *Mexinauta peruvianus*. Barra de escala: 3 mm. Fonte: NHMUK 1950.5.24.3-6. B. Síntipos de *Physa sowerbyana* (= *Stenophysa marmorata*). Barra de escala: 3mm. Fonte: NHMUK 1854.10.4.111-112; C. Topótipo de *Stenophysa marmorata*. Barra de escala: 5 mm. Fonte: Laboratório de Referência Nacional em Malacologia Médica - IOC-Fiocruz, Rio de Janeiro, Brasil. D. Síntipos de *Physa loosii*. Barra de escala: 2 mm. Fonte: MACN 1404; E. Síntipos de *Physa aspui*. Barra de escala: 2 mm. Fonte: MACN 1407; F. *Mayabina carolita*; G. Provavelmente síntipos de *Physa rivalis major* (= *Mexinauta peruvianus*). Barra de escala: 3 mm. Fonte: NHMUK 1854.12.4.259. H. Possíveis síntipos de *Physa rivalis minor*. Barra de escala: 3 mm. Fonte: NHMUK 1854.12.4.256a.



3.5 DISCUSSÃO

Apesar de nossos esforços na compilação dos dados, encontramos poucos registros para as espécies nominais *A. brasiliensis*, *A. venezuelensis*, *M. carolita*, *M. spiculata*, *M. peruvianus*, *P. papaveroi*, *P. rivalis*, *P. rivalis minor* e *P. venustula*. A escassez ou ausência de registros em coleções malacológicas pode indicar que essas espécies não foram recoletadas ao longo do tempo. Alternativamente, a falta de registros pode refletir impedimento taxonômico, devido à insuficiência de critérios operacionais para a delimitação das espécies, bem como à escassez de especialistas em malacologia de água doce (LYDEARD et al., 2004; LYSNE et al., 2008; BÖHM et al., 2021).

Os estudos sobre espécies de fisídeos no Neotrópico estão principalmente focados na espécie invasora *P. acuta*, e na espécie nativa amplamente distribuída, *S. marmorata* (SOUZA et al., 1998; THIENGO et al., 1998, 2001, 2002a, 2002b, 2004, 2006; QUEIROZ et al., 2002; TELES et al., 2002; ITUARTE et al., 2008; MORENO, 2008; EL-KOUBA et al., 2009; LEÓN, 2011; NÚÑEZ, 2011; CORTÉS-GUZMÁN & LINARES, 2016; COLLADO et al., 2020). Várias espécies nominais nunca foram revisitadas após suas descrições (TAYLOR, 2003). Conseqüentemente, os critérios operacionais utilizados para delimitar essas espécies permanecem em grande parte baseados apenas na morfologia da concha, dificultando a estimativa da diversidade e distribuição das espécies, uma vez que as conchas dos fisídeos sul-americanos, com poucas exceções, são muito semelhantes.

No presente estudo, os registros de espécies de fisídeos compilados para o Brasil, tanto em coleções malacológicas quanto na literatura, contabilizaram a presença de duas espécies descritas no país, *A. brasiliensis* (sem localidade específica), *P. papaveroi* (estado de São Paulo) e duas espécies consideradas nativas da América do Sul, também consideradas sinônimas, *P. rivalis* e *S. marmorata* (localidade-tipo Saint Vicent, Grandes Antilhas), além da exótica *P. acuta* (SANTOS et al., 2016). Não está claro se a área de distribuição nativa de *S. marmorata* também inclui localidades no sul da América do Sul. CLENCH (1930) argumentou que essa espécie parecia estar amplamente distribuída, ocorrendo em várias localidades das Pequenas Antilhas e no nordeste da América do Sul, incluindo os estados brasileiros do Pará e Ceará. Esse padrão de distribuição observado por CLENCH (1930) concorda com a opinião de TAYLOR (2003), segundo o qual a distribuição de *S. marmorata* não se estende para o sul da América do Sul.

Stenophysa marmorata apresentou ampla distribuição no Brasil, ocorrendo em 19 dos 27 estados brasileiros. As outras espécies nativas aparentemente têm distribuições mais restritas; esse resultado, entretanto, pode ser devido ao baixo número de registros de *A. brasiliensis*, *P. papaveroi* e *P. rivalis* tanto na literatura quanto nas bases de dados de coleções. Embora *A. brasiliensis* possa ter sido sistematicamente confundida com *S. marmorata*, é possível que espécimes de *P. papaveroi* tenham sido atribuídos à espécie invasora *P. acuta* (LEME, 1966). *Physa papaveroi* foi descrita com base na morfologia da concha, rádula e anatomia das partes moles (ovotestis e complexo peniano); devido às semelhanças com *P. acuta*, *P. papaveroi* é considerada *nomen dubium* (MOLLUSCABASE, 2022) e seu status taxonômico só poderá ser resolvido com o emprego de ferramentas moleculares.

Todos os 364 registros de fisídeos no Brasil, obtidos da literatura (levantamentos malacológicos e listas de espécies, publicados entre 1986 e 2018) corresponderam à *S. marmorata*, o que pode ser devido a erros de identificação. Grande parte dos estudos não informa os critérios utilizados para a identificação das espécies (COIMBRA JÚNIOR & SANTOS, 1986; VAZ et al., 1992; CARVALHO et al., 2001; MEDEIROS et al., 2002; MALDONADO et al., 2003; GIOVANELLI et al., 2005; HENRIQUES-DE-OLIVEIRA et al., 2007; AGUDO-PADRÓN, 2008; MORENO, 2008; NÚÑEZ, 2010, 2011; AGUDO-PADRÓN & LENHARD, 2011; PINTO & MELO, 2012; FERNANDEZ et al., 2014). Considerando os estudos em que são descritos os critérios operacionais para delimitação, a identificação de *S. marmorata* foi baseada na anatomia das partes moles (SOUZA et al., 1998; THIENGO et al., 1998, 2001, 2002a, 2002b, 2004, 2006; QUEIROZ et al., 2002; TELES et al., 2002; EL-KOUBA et al., 2009) ou na combinação de anatomia e morfologia da concha (SOUZA et al., 2006; BARBOSA, 2011; LEÓN, 2011; MOTA et al., 2012; SOUZA & MELO, 2012; OHLWEILER et al., 2013; CANTANHEDE et al., 2014). No entanto, apenas a microanatomia do complexo peniano pode revelar características diagnósticas para distinguir entre *S. marmorata* e *A. brasiliensis* (TAYLOR, 2003). Além disso, a anatomia das demais espécies ocorrentes no Brasil ainda é desconhecida. Assim, a identificação das espécies de fisídeos no país pode ter sido prejudicada pela insuficiência dos critérios operacionais tradicionalmente empregados, mesmo no cenário favorável em que se combinam a anatomia das partes moles e a morfologia da concha. Como resultado, a identidade da espécie tem sido largamente atribuída a supostamente difundida *S. marmorata*, ocultando a presença de espécies morfologicamente crípticas com distribuições mais restritas.

Stenophysa marmorata também está distribuída na América Central e no Caribe, onde foi registrada anteriormente em 11 países [Antígua e Barbuda, Barbados, Dominica, Guadalupe, Jamaica, Martinica, Montserrat (território ultramarino britânico), Saint Kitts & Nevis, Santa Lúcia, Trinidad & Tobago e Ilhas Virgens Americanas] (Taylor, 2003). Essa espécie também ocorre em áreas não nativas na África (Costa do Marfim, África do Sul, Nigéria, Benin, Moçambique e Argélia) e Europa (Alemanha e França) (GBIF, 2022).

Os registros de espécies de fisídeos compilados no Peru contabilizaram a presença de quatro espécies nativas da América do Sul: *M. peruvianus*, *M. carolita*, *S. marmorata* e *P. rivalis*. *Mexinauta peruvianus* (*Physa peruviana* Gray, 1828, combinação original) foi descrita para o Peru, “habitando pântanos entre Lima e Callao” (GRAY, 1828). É possível que *M. peruvianus* apresente área de distribuição restrita e esteja em perigo de extinção. LARREA et al. (1990) encontraram essa espécie em alguns pontos de coleta no Departamento de Lima e, PARAENSE (2003) encontrou apenas espécimes de *P. acuta* durante três buscas na localidade tipo de *M. peruvianus*. O autor teve acesso a três espécimes de outra localidade (Balneario Las Delicias, Trujillo), e os atribuiu, com dúvida, à *M. peruvianus*. Ao contrário de nossos resultados para o Brasil, houve apenas um registro de *S. marmorata* no Peru. O baixo número de registros de ocorrência de espécies, a maioria deles recuperados de bancos de dados de coleções, bem como a recuperação de apenas um artigo científico com duas localidades especificadas (LARREA et al., 1990), evidencia a escassez de estudos sobre fisídeos no Peru.

Encontramos poucos registros para Colômbia e Equador. Para a Colômbia, recuperamos um número semelhante de registros da literatura e dos bancos de dados e as únicas espécies registradas foram *M. carolita* e *S. marmorata*. Para o Equador, obtivemos registros para as espécies *M. carolita*, *M. spiculata* e *M. peruvianus* provenientes apenas de bancos de dados. *Mayabina spiculata* foi descrita na Guatemala e, posteriormente, registrada em novas localidades daquele país e no México (FISCHER & CROSSE, 1870-1878; MARTENS, 1890-1901; BAKER, 1922). CLENCH (1930) considerou *Physa rivalis* Potiez & Michaud, 1838 (*non* Maton & Rackett, 1807) como sinônimo de *M. peruvianus* argumentando que as imagens da concha de ambas as espécies dadas por GRAY (1828) e POTIEZ & MICHAUD (1838) eram “praticamente iguais”. Ambas as espécies nominais são válidas de acordo com a MOLLUSCABASE (2022). Em nossa opinião, o status taxonômico de *P. rivalis* e da grande maioria das espécies de fisídeos sul-americanos só pode ser resolvido através da integração de abordagens anatômicas e moleculares.

Para a Argentina, os registros das espécies nativas *P. aspii* e *P. loosii* foram muito escassos. FERNÁNDEZ (1981) mencionou novas localidades para *Physa aspii* no noroeste da Argentina (na província de Salta), sem especificar a localidade e *Physa loosii* para a província do Chaco, informação repetida por autores posteriores (NÚÑEZ & PELICHOTTI, 2003; RUMI et al., 2008). O status taxonômico de ambas as espécies é considerado incerto (TAYLOR, 2003). Na MOLLUSCABASE (2022) *P. aspii* é considerado como *taxon inquirendum* e *P. loosii* é considerado como *nomen dubium*, enquanto TAYLOR (2003) considerou ambas as espécies como *incertae sedis*. Existe a hipótese de que *P. loosii* e *P. aspii* sejam variedades de *M. peruvianus*, porém a ausência de espécimes-tipo preservados e a imprecisão da localidade-tipo dificulta o estudo anatômico comparativo dessas espécies, ambas descritas apenas com base na morfologia da concha (FERNÁNDEZ, 1981; NÚÑEZ, 2011). Outras espécies registradas para o país foram *A. brasiliensis*, *P. rivalis*, *P. rivalis minor* e *S. marmorata*. No entanto, TAYLOR (2003, 2004) argumentou que a distribuição de *S. marmorata* não inclui o território argentino e, portanto, os espécimes atribuídos à *S. marmorata* na Argentina podem pertencer à outra espécie.

Encontramos registros de ocorrência de *A. brasiliensis* e *P. venustula* no Chile. *Physella venustula* foi originalmente descrita para o Peru (GOULD, 1847) e é considerada uma espécie válida de acordo com MOLLUSCABASE (2022). TAYLOR (2003), no entanto, examinou espécimes do Peru e concluiu que a concha de *P. venustula* não é distinguível da difundida *Haitia mexicana* (Philippi in Küster, 1841), agora aceita como sinônimo de *P. acuta* (MOLLUSCABASE, 2022). Aqui, consideramos o status de espécie válida para *P. venustula*, pois a concha não é um bom critério operacional para distinguir espécies de fisídeos.

O número exato de espécies de fisídeos válidas no Chile é controverso. As espécies registradas para este país foram *Physa chilensis* Clessin 1886, *Physa porteri* Germain, 1913, *Physa nodulosa* Biese, 1949, considerada nativa, além de *Physa rivalis* Sowerby, 1874 (VALDOVINOS, 2006). Entre essas espécies, *P. chilensis* (localidade tipo: "Chile") é considerada *incertae sedis* por TAYLOR (2003) e *nomen dubium* por MOLLUSCABASE (2022) e *Physa nodulosa* (localidade tipo: província de Coquimbo, Chile) é considerada sinônimo de *P. venustula* (TAYLOR, 2003; MOLLUSCABASE, 2022). A possibilidade de *Physa porteri* (localidade-tipo: província de Antofagasta, Chile) ser sinônimo de *P. venustula* também foi considerada por TAYLOR (2003). Recentemente, estudos morfológicos e moleculares em populações de fisídeos no Chile reforçaram as dúvidas sobre a validade de *P.*

chilensis e *P. nodulosa*, pois espécimes coletados nas localidades-tipo e arredores foram identificados como *P. acuta* (COLLADO, 2017; COLLADO et al., 2020).

Para a Venezuela encontramos registros de ocorrência de *A. venezuelensis* e *S. marmorata*. TAYLOR (2003) mencionou a ocorrência de duas espécies nativas de Physidae para este país, *Stenophysa simoni* (Jousseau, 1889) (*Aplexa simoni*, combinação original) (localidade-tipo: Caracas, Venezuela) e *A. venezuelensis*, ambas descritas com base em características da concha. Segundo TAYLOR (2003), *S. simoni* pode ser, na verdade, *S. marmorata*.

Para o Uruguai, encontramos registros de *P. rivalis*, *P. rivalis minor* e *S. marmorata*. Alguns erros taxonômicos relativos aos fisídeos neotropicais levaram a erros na atribuição de espécies, fomentados pela insuficiência dos critérios operacionais para delimitá-las, resultando em uma incerteza histórica sobre a validade nominal delas (NÚÑEZ, 2010). A espécie nominal *P. rivalis* é um bom exemplo de ambiguidade gerada pelo impedimento taxonômico. SOWERBY (1822) apresentou o primeiro registro de *P. rivalis* Maton & Rackett, 1807 na região neotropical (Guadalupe). Depois disso, alguns autores atribuíram a Sowerby a autoria de *P. rivalis* da região neotropical. Quando d'ORBIGNY (1835) mencionou *Physa rivalis* Sowerby, 1822 para a América do Sul (Uruguai, Chile, Argentina e Peru), iniciou-se aí uma grande polêmica sobre a identidade dos fisídeos presentes nesses países. O nome da espécie de Sowerby estava pré-ocupado com *Bulla rivalis* Turton, 1807 (= *Physa rivalis*) e *Physa rivalis* Maton & Rackett, 1807. CLENCH (1930) argumentou que *P. rivalis* Sowerby (*non* Turton *nec* Maton & Rackett) era de fato *S. marmorata*. d'ORBIGNY (1837-1841) descreveu duas variedades de *P. rivalis* (*major* e *minor*) para a América do Sul, atribuindo a variedade *major* à *P. peruviana* Gray, 1828. Mais tarde, d'ORBIGNY (1837-1841) descreveu *Physa sowerbyana* baseado em material de Cuba e considerou *P. rivalis* Sowerby e *P. peruviana* como sinônimos de *P. sowerbyana*. PARODIZ (1956) assumiu a controvérsia sobre *Physa rivalis* e espécies relacionadas, e propôs que *P. rivalis major* seria encontrada apenas no Peru, enquanto *P. rivalis minor*, ocorreria no norte do Brasil. Segundo PARODIZ, no Rio Prata haveria outra espécie diferente das subespécies de *P. rivalis* e *S. marmorata*. Atualmente *P. sowerbyana* é considerada sinônimo de *S. marmorata* de acordo com a MOLLUSCABASE (2022), *Physa rivalis* (Maton & Rackett, 1807) é considerada sinônimo de *P. acuta* (TAYLOR, 2003; MOLLUSCABASE, 2022) e *P. rivalis* Potiez & Michaud, 1838, é considerado *incertae sedis* (TAYLOR, 2003).

Vale ressaltar que todos esses atos taxonômicos foram baseados apenas no exame da morfologia da concha, que é pouco informativa em espécies de fisídeos com conchas

semelhantes a Aplexinae (Figura 3). Assim, o status dessas espécies nominais só poderá ser esclarecido quando dados anatômicos e moleculares estiverem disponíveis.

Afrophysa brasiliensis é um bom exemplo da necessidade de aplicação de novos critérios operacionais para delimitação de espécies em fisídeos neotropicais. Essa espécie foi descrita com base na morfologia da concha. O holótipo, depositado no Museu Senckenberg em Frankfurt, Alemanha, foi destruído durante a Segunda Guerra Mundial. A localidade-tipo é atribuída ao sul do Brasil (KÜSTER, 1844; TAYLOR, 2003). TAYLOR (2003) obteve espécimes do sul do Brasil (Porto Alegre, estado do Rio Grande do Sul), identificou-os como *A. brasiliensis*, e comparou a microanatomia e morfologia da concha de *A. brasiliensis* e *S. marmorata*. A concha de ambas as espécies não pode ser distinguida. No entanto, a análise anatômica realizada por TAYLOR (2003) revelou que o gênero *Afrophysa* pode ser diferenciado de *Physa* e *Stenophysa* pelas características da bainha peniana e posição do canal peniano.

Registramos *S. marmorata* em dez bacias hidrológicas geograficamente isoladas; esse padrão de distribuição pode ser atribuído a alguns mecanismos de dispersão ou, alternativamente, a erros de identificação das espécies. As distribuições generalizadas de espécies de caramujos de água doce têm sido atribuídas principalmente à introdução por atividades humanas (HAYES et al., 2008) e zoocorismo por aves aquáticas (VAN LEUWEN & VAN DER VELDE, 2012). O transporte de caramujos por aves migratórias pode ocorrer por endo ou ectozoocorismo (VAN LEEUWEN & VAN DER VELDE, 2012; VAN LEEUWEN et al., 2012; FLOCK et al., 2018), o que foi previamente observado para caramujos do gênero *Physa*, aderidos às penas do Whitefaced Glossy Ibis em Utah, EUA (ROSCOE, 1955). Entretanto, a extensão dos registros de ocorrência de *S. marmorata* na América do Sul, incluindo várias bacias hidrológicas isoladas e a coocorrência de espécimes atribuídos a *S. marmorata* e a outras espécies de fisídeos em uma mesma bacia hidrológica (Amazônica, La Plata, Orinoco, São Francisco e Uruguai-Brasil, Costa do Atlântico Sul) indicam a possibilidade de erros de identificação de espécies e a necessidade de reavaliar a distribuição dos fisídeos sul-americanos usando outros critérios operacionais além da morfologia da concha, incluindo o uso de abordagens moleculares.

4 CAPÍTULO 3: DIVERGÊNCIA DE NICHOS COMO EVIDÊNCIA DE DIVERSIDADE CRÍPTICA EM UM CARAMUJO DE ÁGUA DOCE AMPLAMENTE DISTRIBUÍDO NA AMÉRICA DO SUL

4.1 RESUMO

A distribuição da maioria das espécies de fisídeos neotropicais é desconhecida, gerando incertezas sobre endemismos e conservação das espécies. Para a maioria das espécies há poucos registros de ocorrência disponíveis em bancos de dados de biodiversidade e na literatura. E, muitos espécimes depositados em coleções malacológicas não estão identificados. Além disso, para grande parte das espécies descritas, a única informação disponível para a identificação específica está limitada ao conjunto de características conchiliológicas presentes nas descrições originais. As semelhanças interespecíficas na morfologia das conchas e a escassez de outros critérios operacionais, dificultam a delimitação e identificação. Fazendo com que muitas das vezes um espécime seja identificado como a espécie mais difundida conhecida, com base em semelhanças superficiais de algumas características. Entre as espécies de fisídeos que ocorrem na América Central e do Sul, *Stenophysa marmorata* é supostamente a mais difundida, possuindo registros de ocorrência em várias bacias hidrológicas isoladas cobrindo quase todos os países da América do Sul. Tal padrão de distribuição é questionável devido à baixa eficiência de dispersão desses organismos. Assim, considerando as incertezas sobre as distribuições geográficas da maioria das espécies nominais de fisídeos em regiões neotropicais e a ineficiência dos critérios operacionais existentes para o reconhecimento das espécies, aplicamos a modelagem de nicho ecológico e os testes de sobreposição e identidade de nicho a nove táxons de fisídeos sul-americanos. Nossos resultados revelaram que os processos de identificação dos fisídeos neotropicais e o conhecimento de sua distribuição geográfica foram prejudicados por impedimentos taxonômicos, sendo necessário trabalhos futuros para validação das espécies candidatas apontadas pelas análises, a fim de se obter o real conhecimento sobre a diversidade e conservação dos fisídeos na América do Sul.

4.2 INTRODUÇÃO

A maioria das espécies de fisídeos neotropicais apresenta distribuições pouco conhecidas (TAYLOR, 2003; NÚÑEZ & PELICHOTTI, 2003; NÚÑEZ, 2011). A ausência de definição sobre a extensão de suas distribuições geográficas gera incertezas sobre os endemismos e o status de conservação. A principal causa da deficiência de informações sobre a distribuição das espécies pode ser devido ao impedimento taxonômico. Os poucos registros de ocorrência para a maioria das espécies de fisídeos neotropicais disponíveis em bancos de dados de biodiversidade e na literatura podem indicar que eles não foram recoletados ao longo do tempo (SPECIESLINK, 2022; GBIF, 2022, SIBBR, 2022). Alternativamente, o grande número de espécimes não identificados em coleções malacológicas pode indicar a existência de alguns impedimentos para pesquisadores e curadores na realização da identificação em nível de espécie.

Um grande problema é o fato de a maioria das espécies nunca ter sido revisitada, e a única informação que possa ser utilizada na identificação estar limitada ao conjunto de características das conchas nas descrições originais (TAYLOR, 2003; NÚÑEZ, 2011). Dadas as semelhanças na morfologia das conchas entre as espécies de fisídeos neotropicais, a escassez de outros critérios operacionais baseados na anatomia das partes moles e dados moleculares explicam as dificuldades em delimitar e rotular as espécies. Além dessas lacunas na rotulagem, o impedimento taxonômico também pode levar a erros de identificação das espécies. Frequentemente, para grupos de organismos com taxonomia conhecida e histórico de falta de especialistas em escalas geográficas e temporais, a identificação das espécies cai no princípio do menor esforço; ou seja, a busca de informações cessa assim que resultados minimamente aceitáveis são encontrados. Em outras palavras, um espécime é identificado como a espécie mais difundida conhecida, com base em semelhanças superficiais de alguns traços (SAY, 1821; TURNER & CLENCH, 1974). Este pode ser o caso das espécies de fisídeos neotropicais.

Entre as espécies de fisídeos que ocorrem na América Central e do Sul, *Stenophysa marmorata* é supostamente a mais difundida, com registros de ocorrência em várias bacias hidrológicas isoladas, cobrindo praticamente todos os países da América do Sul (exceto o Chile), além de várias localidades do Caribe (THIENGO et al., 2006; REEVES et al., 2008; NÚÑEZ, 2011; LEÓN, 2011; CANTANHEDE et al., 2014; FERNANDEZ et al., 2014; CORTES-GUZMAN & LINARES, 2016; DUBART et al., 2019; GBIF, 2022). Esse padrão de distribuição é questionável, considerando que os caramujos de água doce não são tão eficientes

na dispersão entre diferentes bacias hidrológicas isoladas por extensas áreas de terra firme (KAPPES & HAASE, 2012). Apesar das escassas evidências de zoocorismo envolvendo caramujos de água doce (VAN LEEUWEN & VAN DER VALDER, 2012; VAN LEEUWEN et al., 2012) e da possibilidade de introdução em áreas não nativas por meio de atividades humanas (ALBRECHT et al., 2009; HAVEL et al., 2014), a maioria das espécies de Physidae apresenta distribuição restrita. Assim, é provável que várias populações reconhecidas como *S. marmorata* em regiões neotropicais pertençam de fato a outras espécies.

Considerando as incertezas sobre as distribuições geográficas da maioria das espécies nominais de fisídeos em regiões neotropicais e, a ineficiência dos critérios operacionais existentes para o reconhecimento das espécies, a modelagem de nicho ecológico surge como uma ferramenta útil para indicar potenciais espécies candidatas (CSs) a serem validadas por meio de taxonomia reversa (RAXWORTHY et al., 2007; ALVARADO-SERRANO & KNOWLES, 2014; JADIN et al., 2021). A modelagem de nicho ecológico tem sido utilizada com sucesso para detectar nichos ecológicos divergentes entre CSs em vários grupos taxonômicos, acelerando a descoberta de novas espécies (WIENS & GRAHAM, 2005; RAXWORTHY et al., 2007). O uso dessa abordagem em combinação com a taxonomia reversa é particularmente útil para grupos taxonômicos que apresentam baixa vagilidade e distribuições pouco conhecidas (RAXWORTHY et al., 2007), como é o caso dos fisídeos.

No presente estudo construímos modelos de nicho ecológico para nove táxons de fisídeos (duas espécies nominais e sete CSs) e comparamos a existência de superposição de nicho ecológico de oito pares de táxons. Para avaliar o nível de conservadorismo de nicho ecológico foram utilizados dois testes, um avaliando a equivalência de nicho e outro testando a similaridade de nicho entre as espécies. Nossos resultados revelaram que o conhecimento sobre a identidade e a distribuição geográfica das espécies de fisídeos provavelmente está afetado por impedimentos taxonômicos e, conseqüentemente, a diversidade de espécies pode ter sido subestimada na América do Sul.

4.3 MATERIAL E MÉTODOS

4.3.1 ÁREA DE ESTUDO

O continente sul-americano abrange cerca de 18×10^6 km² e a distribuição de suas terras em diferentes latitudes, aliadas às variadas formas de relevo, propicia a atuação de diferentes sistemas atmosféricos promovendo heterogeneidade climática (REBOITA et al., 2009). A massa continental tem formato aproximadamente triangular, sendo mais larga em direção ao norte, onde se estende por mais de 5.000 km de leste a oeste, logo ao sul do Equador, estreitando-se ao sul do continente (ORME, 2007). Três quartos da América do Sul estão dentro de latitudes tropicais e sob a influência da Zona de Convergência Intertropical e sistemas de circulação relacionados, criando diversos padrões de tempo, clima e variabilidade climática. Mais ao norte, não existe tal barreira e, atraídos pela convecção sazonal profunda sobre a Amazônia, os ventos úmidos da superfície do Atlântico equatorial penetram no interior em direção aos Andes, trazendo muitas nuvens e chuva para a base oriental da cordilheira (ORME, 2007).

Três grandes bacias de água doce dominam o continente sul-americano: a Amazônica, Orinoco e Paraná-Paraguai (também chamada de La Plata), em conjunto elas abrangem 11.300.000 km². Quatro elementos estruturais são relevantes para o formato e comportamento dessas três bacias: (1) os Andes; (2) as bacias subandinas que se estendem do leste dos Andes ao sul da foz do Orinoco, até a bacia Chaco-Paraná; (3) os escudos brasileiros e das guianas refletindo crátons pré-cambrianos e cinturões orogênicos de rochas metamórficas e (4) a Bacia Central Amazônica, uma grande subsidência flexural cratônica com algumas estruturas de *graben* que datam do início do período paleozóico conectando as sub-bacias a oeste com o *graben* onde se localiza o estuário amazônico na costa atlântica (DUNNE & MERTES, 2007). A Bacia Amazônica é a maior e mais diversificada bacia de água doce do mundo, localizada na parte norte da América do Sul, compreende uma área de 6,8 milhões de km² (WITTMANN & JUNK, 2016). Essa bacia se estende por sete países (Brasil, Bolívia, Peru, Colômbia, Equador, Venezuela e Guiana) (BARTHEM et al., 2017). As principais nascentes estão localizadas na Cordilheira dos Andes, em territórios bolivianos, peruanos, equatorianos e colombianos, estando a mais espetacular planície de inundação situada no Brasil (REIS et al., 2016; BARTHEM et al., 2017). A Bacia do Prata ou Paraná-Paraguai situa-se no extremo norte do cone sul do continente e é a segunda maior bacia hidrológica da América do Sul estendendo-se

por cinco países: Argentina, Bolívia, Brasil, Paraguai e Uruguai (COLLISCHONN et al., 2016). Esta bacia possui a segunda maior área úmida do continente, o Pantanal brasileiro, na fronteira do Brasil com o Paraguai (REIS et al., 2016). A bacia do rio Orinoco abrange um enorme e heterogêneo sistema de ecossistemas de água doce, incluindo riachos que drenam a Cordilheira dos Andes, piemontes, vastas savanas e várzeas, o Escudo das Guianas e ambientes deltaicos que margeiam sua foz, que deságua no Oceano Atlântico (LASSO et al., 2016).

4.3.2 REGISTROS DE OCORRÊNCIA

Compilamos, em julho de 2021, os registros de ocorrência de fisídeos sul-americanos de coleções de museus, de base de dados de biodiversidade e de literatura. As coleções malacológicas do IBN (*Instituto de Biodiversidad Neotropical, Tucumán, Argentina*), MACN-In (*Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina*) e MLP (*Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina*) foram revisadas em período anterior a elaboração desse trabalho. Registros adicionais, indisponíveis online, cedidos pelos curadores das coleções malacológicas do Brasil, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZB/RS), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul e Instituto Oswaldo Cruz (FioCruz) foram incluídos. Outras fontes de informação foram os bancos de dados eletrônicos *SpeciesLink*, Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira – SiBBr, *Global Biodiversity Information Facility* – GBIF, *Smithsonian National Museum of Natural History* (NMNH), *Natural of History Museum, Reino Unido* (NHMUK), *Academy of Natural Sciences of Drexel University* – ANSP. Além disso, foram realizadas buscas em bases de dados bibliográficas como *Web of Science* (<https://publons.com/search/>), *Scielo* (<https://www.scielo.org/>), Periódicos Capes (<https://www-periodicos-capes-gov-br.ez25.periodicos.capes.gov.br/>), *Biodiversity Heritage Library* - BHL (<https://www.biodiversitylibrary.org/>), *Google Scholar* (<https://scholar.google.com/>) e *Scopus* (<https://www.scopus.com/>), sem restrição de ano de publicação. A fórmula usada nas buscas foram (“Physidae” or “*Afrophysa brasiliensis*” or “*Physa brasiliensis*” or “*Aplexa marmorata*” or “*Physa marmorata*” or “*Stenophysa marmorata*” or “*Aplexa rivalis*” or “*Physa rivalis*” or “*Physa rivalis var. minor*” e (“nome do país” ou “South America” ou “Central America”).

Locais sem coordenadas geográficas especificadas foram georreferenciados usando o *Geolocate* (<https://geo-locate.org/web/WebGeoref.aspx>) e quando necessário as coordenadas obtidas foram convertidas para o formato de graus decimais usando a calculadora geográfica do INPE (<http://www.dpi.inpe.br/calcula/>). Do número total de registros obtidos, após a remoção de duplicatas e registros dúbios, trabalhamos com um conjunto final de 782 registros únicos, contendo informações geográficas confiáveis (Tabela S1).

4.3.3 ESPÉCIES CANDIDATAS

Considerando a hipótese de que a ampla distribuição conhecida para *S. marmorata* na América do Sul é provavelmente um efeito de impedimento taxonômico e de erros de identificação das espécies, projetamos na América do Sul, os modelos de nicho ecológico obtidos para *S. marmorata* na região do Caribe. Os dados de ocorrência de *S. marmorata* foram compilados na América Central e no Caribe (Antígua e Barbuda, Barbados, Dominica, Guadalupe, Jamaica, Martinica, Montserrat (território ultramarino britânico), Saint Kitts & Nevis, Santa Lúcia, Trinidad & Tobago e Ilhas Virgens Americanas) (Tabela S1) (Fig.2a, b).

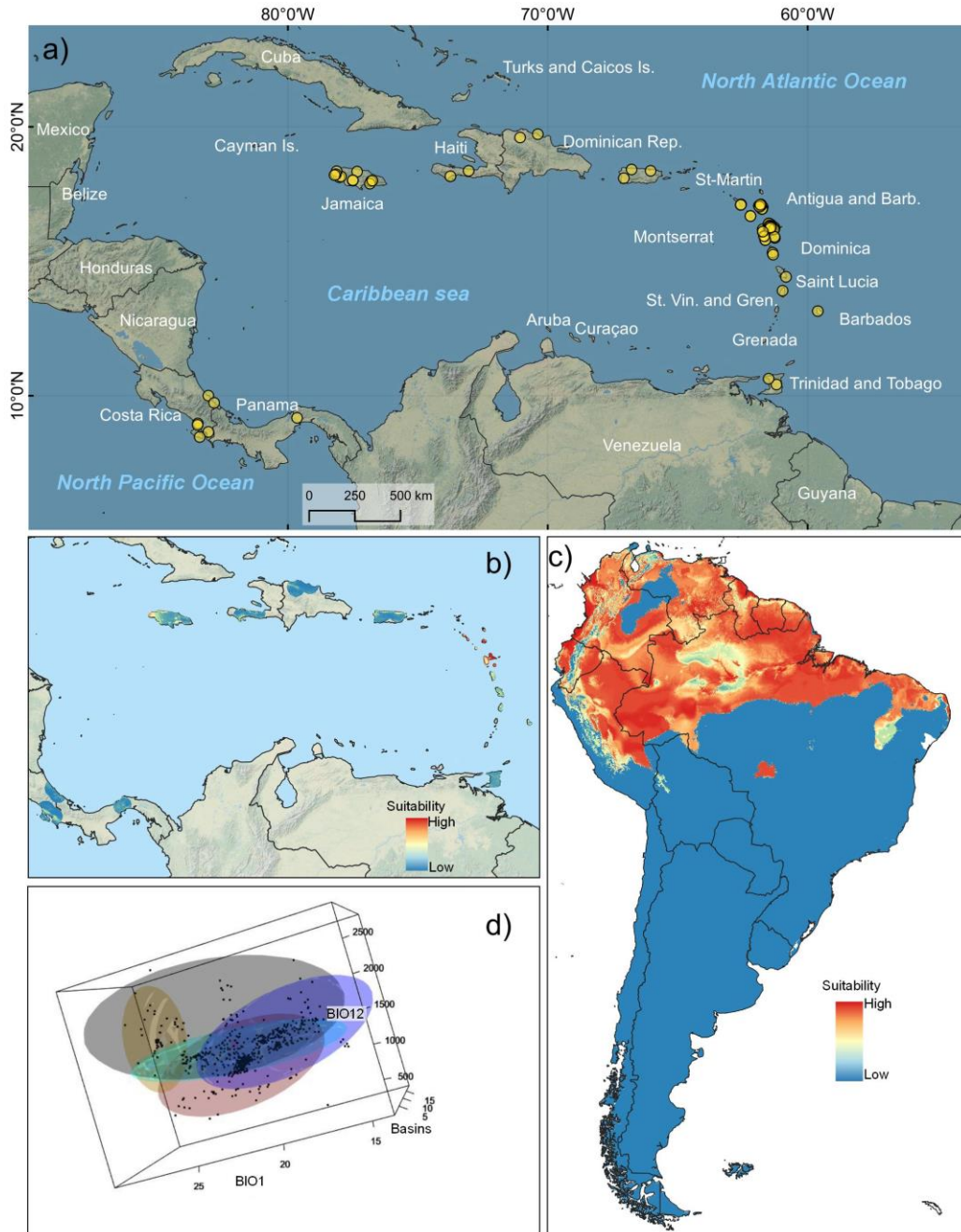
Para área de distribuição nativa de *S. marmorata*, foram delimitados polígonos em todos os pontos periféricos de ocorrência conforme proposta de ROMERO-ALVAREZ et al. (2017) utilizando o software QGIS. As camadas ambientais usadas na projeção foram as mesmas usadas para modelar o CS com a resolução de ~ 1 km², mascaramos as variáveis para criar as camadas ambientais que representam a área de calibração usando a função “Raster Toolbox” (ferramenta “r.mask .vec”) do QGIS.

Os resultados desta análise mostraram que as áreas de adequabilidade para *S. marmorata* na América do Sul estão restritas à parte noroeste do continente (principalmente as bacias do Orinoco e do Amazonas) (Figura 1c), corroborando a premissa de que as populações atribuídas à *S. marmorata* ocorrendo ao sul da América do Sul podem pertencer a uma ou a várias espécies diferentes.

A partir desse resultado, aplicamos a função “Niche clustering” do “ntbox package” (OSORIO-OLVERA et al., 2020) sobre todos os registros de ocorrência da América do Sul identificados como “*S. marmorata*” para verificar a possível formação de grupos (Figura 1d). Para a análise selecionamos duas variáveis relacionadas a alterações nos ciclos hidrológicos: BIO1 (temperatura média anual), BIO12 (precipitação anual) também selecionamos como variável a camada de bacias hidrológicas da América do Sul. A análise resultou na formação

de sete grupos que consideramos como sete espécies candidatas: espécie candidata 1 (CS 1) da bacia Uruguai-Brasil; espécie candidata 2 (CS 2) da bacia do São Francisco; espécie candidata 3 (CS 3) da bacia do Prata; espécie candidata 4 (CS 4) da bacia do Leste do Brasil; espécie candidata 5 (CS 5) da bacia do Amazonas; espécie candidata 6 (CS 6) da bacia do Tocantins e espécie candidata 7 (CS 7) da bacia hidrológica do Norte do Brasil. As demais bacias não puderam ser incluídas devido ao baixo número de registros de ocorrência disponíveis (<10).

Figura 1 - Mapa de probabilidade do modelo ajustado aos dados de distribuição de *S. marmorata* na região do Caribe projetados para a América do Sul.



4.3.4 MODELAGEM DO NICHU CLIMÁTICO

Dezenove variáveis bioclimáticas foram baixadas do banco de dados WorldClim (FICK & HIJMANS et al., 2017) em resolução espacial de 30 arco segundos ($\sim 1 \text{ km}^2$). Para representar as condições de relevo, usamos os dados de elevação SRTM da *Shuttle Radar Topography Mission* (www2.jpl.nasa.gov/srtm/southAmerica.htm) na mesma resolução das variáveis bioclimáticas. As camadas das principais bacias e redes hidrológicas da América do Sul foram obtidas do *WWF HydroSHEDS* (www.hydrosheds.org/page/hydrobasin) e (www.hydrosheds.org/page/hydrorivers).

Os complexos de bacia incluídos aqui estão baseados nas ecorregiões de água doce do mundo (ABELL et al., 2008) agrupadas por unidades hidrológicas e biogeográficas. Todas as camadas foram cortadas para os limites da América do Sul e Guadalupe utilizando o QGIS (versão 3.18). A correlação entre os pares de variáveis ambientais foi verificada pelo teste de correlação de Pearson, utilizando o programa *NTbox* (OSORIO-OLVERA et al., 2020), sendo eliminada uma variável por par de variáveis altamente correlacionadas ($r \geq 0,85$). Resultando na seleção de doze variáveis bioclimáticas que foram utilizadas na execução das análises subsequentes: bacias hidrológicas, altitude, BIO1 (temperatura média anual), BIO 2 (intervalo médio diurno - Média mensal (max temp - min temp)), BIO3 (isotermalidade), BIO4 (sazonalidade da temperatura), BIO7 (intervalo da temperatura anual), BIO12 (precipitação anual), BIO13 (precipitação do mês mais frio), BIO14 (precipitação do mês mais seco), BIO18 (precipitação do trimestre mais quente) e BIO19 (precipitação do trimestre mais frio). Os modelos de distribuição de espécies (MDEs) foram gerados usando o método *Maximum Entropy* (MaxEnt versão 3.4.4) (PHILLIPS et al., 2020). Usamos as configurações *default* do MaxEnt com um máximo de 500 iterações, um limite de convergência de 10^{-5} e 10^5 localidades de *background* geradas aleatoriamente. Cada modelo foi replicado 100 vezes e os dados de ocorrência foram divididos aleatoriamente em um subconjunto de treinamento (75%) e um de teste (25%). O modelo foi computado como “logístico”. Essa saída retorna um mapa contínuo com uma probabilidade estimada de presença entre 0 (nenhuma probabilidade de presença da espécie) e 1 (alta probabilidade de presença), permitindo distinções finas entre a adequação das diferentes áreas modeladas (GIOVANELLI et al., 2008). Para avaliar o desempenho do modelo, consideramos a métrica AUC derivada da curva ROC (Receiver Operating Characteristic) (PETERSON et al., 2008). A AUC representa a probabilidade de o modelo pontuar um local de presença (localidade de teste) maior do que um local de *background* (ELITH et al., 2006;

PHILLIPS et al., 2006) e tornou-se uma ferramenta dominante na avaliação da precisão dos modelos em prever a distribuição das espécies (PETERSON et al., 2008). Essa métrica avalia a relação entre o erro de omissão para registros de presença independentes (aqui, ocorrências das espécies de interesse que ficaram fora de sua área nativa) e a proporção da área estimada como adequada para a espécie, mas apenas sob condições de baixo erro de omissão (PETERSON et al., 2008). O teste ROC parcial foi calculado com base nos modelos de adequação contínua e nos registros de presença das espécies focais da área de invasão (dados de avaliação) (CASTAÑO-QUINTERO et al., 2020); permitimos um erro de omissão de 2,5% a 5% e definimos um bootstrap para 50% dos dados de avaliação e 500 iterações, para avaliar a significância estatística dos valores de razão AUC com o pacote *nTbox*. A contribuição percentual das variáveis individuais para cada modelo foi estimada com o teste *jackknife* calculado no MaxEnt.

4.3.5 MEDINDO A SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS

Os modelos de nicho ecológico foram gerados para as duas espécies nominais, *Afrophysa brasiliensis* e *Physa rivalis minor* e as sete espécies candidatas (CSs), conforme descrito acima. Essas duas espécies foram incluídas no presente estudo porque entre todas as espécies de fisídeos da América do Sul encontramos registros de ocorrência em quantidade suficiente para efetuar a modelagem de nicho, apenas para as duas espécies, além de *S. marmorata*. Além disso, embora *A. brasiliensis* e *P. rivalis minor* sejam formalmente aceitas como espécies válidas, ainda há dúvidas se são sinônimas de *S. marmorata*.

Para avaliar a diferenciação de nicho para cada par de espécies, foram realizados os testes de identidade e de sobreposição de nicho no programa ENMTools 1.3 (WARREN et al., 2010) utilizando as pontuações de adequabilidade de hábitat, geradas durante a modelagem da distribuição das espécies. O ENMTools quantifica a similaridade de nicho usando duas medidas: *D de Schoener* e uma medida derivada da distância de Hellinger chamada *I*. A sobreposição de nicho dentro das espécies nominais e CSs foram medidas pelo *D de Schoener* diretamente do espaço de nicho ecológico (WARREN et al., 2008). O *D de Schoener* mede a sobreposição ou similaridade da área de adequabilidade prevista pelo MaxEnt para os pares de espécies (considerando as probabilidades logísticas dos pixels) e varia de 0 (sem sobreposição) a 1

(sobreposição). Foram realizadas comparações entre todas as espécies e as CSs consideradas. Além disso, o teste de identidade foi aplicado para estimar se os nichos ecológicos de cada espécie eram significativamente diferentes e se os dois espaços de nicho eram intercambiáveis (WARREN et al. 2010). Este teste randomiza as ocorrências para as duas espécies, criando as pseudopopulações, e compara os nichos ambientais para esses conjuntos de dados, criando valores D e I permutados. Quando os valores D e I observados são significativamente menores do que aqueles calculados pelos dados permutados, os nichos são interpretados como diferentes (WARREN et al. 2008).

4.4 RESULTADOS

4.4.1 MODELAGEM DA DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES

A avaliação da qualidade dos modelos foi verificada analisando os valores de AUC (onde $AUC > 0.9$ indica que o modelo é excelente e $0.8 > AUC < 0.9$ indica que o modelo é considerado bom), a comparação entre os valores de AUC de treino e AUC de teste (onde $AUC_{\text{treino}} > AUC_{\text{teste}}$ indica boa qualidade do modelo), taxa de omissão ($> 25\%$ indica que o modelo é considerado bom) e o teste ROC-parcial (quando $\cong 2$, indica que o modelo é considerado bom). Todos os modelos de nicho ecológico gerados apresentaram alto poder discriminativo ($AUC > 0.8$), com AUC de treino superior a 0.9 para quase todos os modelos, exceto para *Afrophysa brasiliensis* e CS5, para as quais a AUC de treino foi 0.811 e 0.864, respectivamente. A AUC de treino também foi ligeiramente superior à AUC de teste em quase todos os modelos, exceto para CS7, em que a AUC de teste e a AUC de treino foram iguais (0.998) e CS6, para o qual a AUC de treino foi menor que a AUC de teste. As taxas de omissão dos modelos variaram de 0.095 a 0.404 (Tabela 1).

Tabela 1. Valores de AUC e taxas de omissão. A taxa de omissão corresponde a “Percentil 10 de presença de treino” nos resultados do Maxent.

Espécies/Entidades	AUC (Treino)	AUC (Teste)	Taxa de omissão
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	0.941	0.811	0.404
<i>Physa rivalis minor</i>	0.986	0.976	0.181
CS1	0.991	0.988	0.122
CS2	0.994	0.985	0.095
CS3	0.981	0.969	0.185
CS4	0.998	0.987	0.197
CS5	0.941	0.810	0.180
CS6	0.991	0.996	0.133
CS7	0.998	0.998	0.187

Os testes ROC parciais indicaram uma capacidade preditiva significativa para todos os modelos de nicho ecológicos ($p < 0.001$). Os valores médios para quase todas as espécies/CSs foram próximos a 2 (1,80-1,98), exceto para *A. brasiliensis* (1,56), *P. rivalis minor* (1,59) e CS5 (Apêndice C).

As porcentagens de contribuição de cada variável para a construção de cada modelo são apresentadas na Tabela 2. Nenhuma variável bioclimática em comum foi observada para todas as espécies, houve grande influência da sazonalidade da temperatura e da precipitação do trimestre mais quente sobre as variáveis preditoras mais importantes para a construção de modelos para cada espécie enquanto as variáveis de altitude e bacia hidrológica foram importantes em pelo menos uma das espécies (Tabela 2).

Tabela 2. Contribuição das variáveis na construção do modelo para cada espécie nominal/candidata. As variáveis de maior contribuição estão marcadas em negrito.

Variáveis	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	<i>Physa rivalis minor</i>	CS 1	CS 2	CS 3	CS 4	CS 5	CS 6	CS 7
Altitude	16.4	6.1	10.3	0.5	1.2	3.5	35.3	1.6	29.3
Bacias	0.7	4	18	0.4	36.1	7.4	2.9	9.9	4.3
Bio1	4.6	8.7	7	1.5	0.2	15.5	0.2	0.2	0.4
Bio2	3	2.3	1.3	0	1.5	0.8	0.2	6.7	0.4
Bio3	47	51.8	2.7	0.1	0.2	0	1.6	6.1	3.1
Bio4	0.6	19.5	0.3	4.7	3.7	0.8	56.8	5.7	12
Bio7	0.5	0.1	41.7	2.1	1.7	35.2	1	0	0
Bio12	0.2	0.2	0	0	0.2	7.2	0.2	15.7	0.4
Bio13	1.5	1.1	0.5	10.6	3.9	0.5	0.6	3.9	0.6
Bio14	5.5	1.1	7	0.6	1.9	17.7	0.6	21.6	0.6
Bio18	17.3	2.9	8.5	1.5	45.3	8.8	0.2	4.1	28.5
Bio19	2.7	2.4	2.7	77.9	4.1	2.6	0.4	24.5	20.5

Para CS1, pequenas áreas de maior adequabilidade estão situadas na bacia Uruguai-Brasil, bacia da Costa do Atlântico Sul, na região costeira que corresponde aos estados do Rio de Janeiro e Espírito Santo, no sentido longitudinal (Figura 2a). As variáveis BIO4 (sazonalidade da temperatura), bacias e altitude foram as de maior contribuição para o modelo (Tabela 2).

Para a espécie candidata CS2 as áreas de maior adequabilidade estão à jusante da bacia do São Francisco no estado de Minas Gerais (Figura 2b). As variáveis BIO19 (precipitação do trimestre mais frio), BIO13 (precipitação do mês mais frio) e BIO4 (sazonalidade da temperatura) foram as de maior contribuição para o modelo (Tabela 2).

Para CS 3, as áreas de maior adequabilidade estão na bacia do Prata, em território brasileiro (na região do estado de São Paulo) e na porção média da bacia Uruguai-Brasil (Figura 2c). As variáveis BIO18 (precipitação do trimestre mais quente), bacias e BIO19 (precipitação do trimestre mais frio) foram as de maior contribuição para o modelo (Tabela 2).

A CS 4 apresentou áreas de maior adequabilidade na bacia do Atlântico Leste-Brasil, estendendo-se ao longo da costa do Atlântico Sul na região costeira dos estados do Ceará, Espírito Santo, Rio Grande do Norte e Paraíba (Figura 2d). As variáveis BIO7 (intervalo da temperatura anual), BIO14 (precipitação do mês mais seco) e BIO1 (temperatura média anual) foram as de maior contribuição para o modelo (Tabela 2).

As áreas de adequabilidade da CS5 podem ser observadas na parte média da bacia amazônica, no território brasileiro (região do estado do Amazonas). No entanto, outras áreas de

adequabilidade estendem-se para a bacia do Nordeste da América do Sul, Costa do Atlântico Sul ao norte da América do Sul, na região costeira da Guiana Francesa e do Suriname (Figura 2e). As variáveis BIO4 (sazonalidade da temperatura), altitude e bacias foram as de maior contribuição para o modelo (Tabela 2).

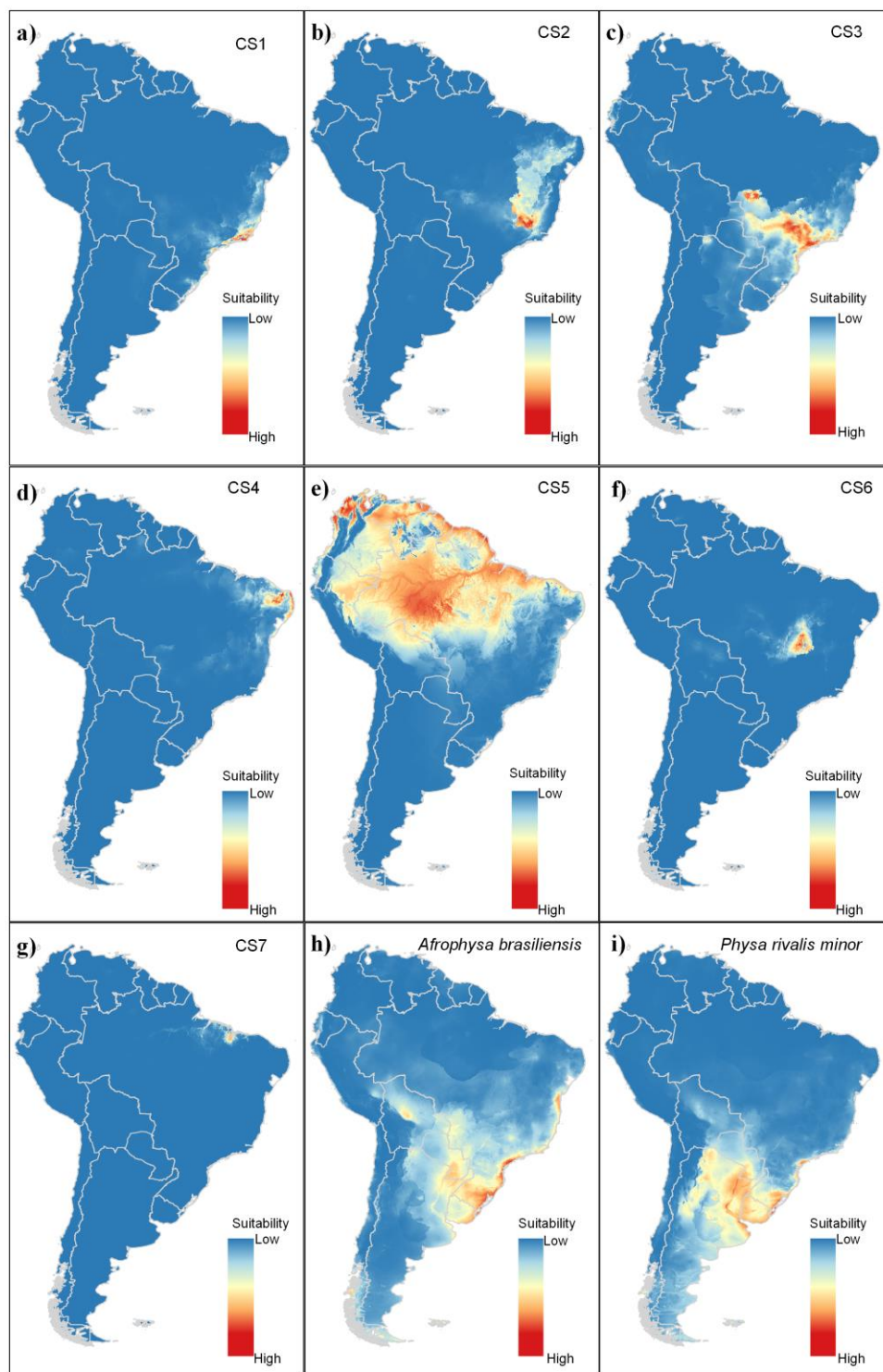
Para CS 6, as áreas de alta adequabilidade estão concentradas na parte leste do meio da Bacia do Tocantins, na região do estado do Tocantins (Figura 2f). As variáveis BIO19 (precipitação do trimestre mais frio), BIO14 (precipitação do mês mais seco) e BIO12 (precipitação anual) foram as de maior contribuição para o modelo (Tabela 2).

A CS 7 apresentou áreas de adequabilidade muito alta, no extremo norte do estado do Maranhão (Figura 2g). As variáveis altitude, BIO18 (precipitação no trimestre mais quente) e BIO19 (precipitação do trimestre mais frio) foram as de maior contribuição para o modelo (Tabela 2).

Para *Afrophysa brasiliensis*, as condições de maior adequabilidade estão situadas principalmente na bacia Uruguai-Brasil e na bacia da costa do Atlântico Sul, no litoral sul (estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná) e parte do sudeste do Brasil (estado de São Paulo). No entanto, pequenas áreas de condições de adequabilidade ocorrem no Paraguai (perto da fronteira com a Argentina) e no centro da Bolívia (Figura 2h). As variáveis BIO3 (isotermalidade), BIO18 (precipitação no trimestre mais quente) e altitude foram as de maior contribuição para o modelo (Tabela 2).

Para *Physa rivalis minor* as áreas de maior adequabilidade estão situadas na bacia Uruguai-Brasil e bacia da costa do Atlântico Sul, na região costeira do sul (estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná), parte do sudeste do Brasil (estado de São Paulo) e região costeira do Uruguai e nordeste da Argentina, abrangendo regiões da bacia do Prata em territórios brasileiro, argentino e uruguaio (Figura 2i). As variáveis que agregaram maior valor preditivo ao modelo foram BIO3 (isotermalidade), BIO4 (sazonalidade da temperatura) e BIO1 (temperatura média anual) (Tabela 2).

Figura 2. Modelos de distribuição potencial obtidos para as espécies de fisídeos na América do Sul. a) CS1, b) CS2, c) CS3, d) CS4, e) CS5, f) CS6, g) CS7, h) *Afrophysa brasiliensis*, i) *Physa rivalis minor*.



4.4.2 TESTE DE SIMILARIDADE DE NICHOS

Os resultados da sobreposição de nicho e teste de identidade são apresentados na Tabela 3. O teste de identidade revelou que alguns pares de modelos de nicho ecológico – ENMs – não eram equivalentes. Para os pares CS5-CS4, CS5-CS7, CS2-CS6 e CS3-CS1, o valor observado de I (sobreposição de nicho) foi menor que o esperado pela distribuição nula do teste de identidade e o D mostrou que os valores esperados foram maiores que os valores observados. Dessa forma, a hipótese nula de que os nichos desses pares são equivalentes foi rejeitada, sugerindo que as espécies de cada um desses pares ocupam nichos ecológicos consideravelmente diferentes. A verdadeira sobreposição de nicho calculada para todos esses pares de espécies ficou fora do intervalo de confiança de 95% da hipótese nula (Apêndice D), confirmando que essas espécies representam diferentes entidades ecológicas. O resultado do teste de identidade de nicho mostrou que ENMs previstos para CS 1, CS 5, CS 4, CS 6 e CS 7 foram completamente separados (Apêndice D).

Para os pares *Afrophysa brasiliensis* – *Physa rivalis minor*, *Afrophysa brasiliensis* – CS3, *Afrophysa brasiliensis* – CS1 e *Physa rivalis minor* – CS2, os valores esperados para D e I (sobreposição de nicho), foram semelhantes aos valores observados do teste de identidade, mostrando um alto nível de conservadorismo de nicho entre esses pares, indicando que tais pares podem ser uma mesma entidade. Uma sobreposição significativa de nicho foi observada entre *Afrophysa brasiliensis* e CS 3 (I=0.743, D = 0.432) e entre *Physa rivalis minor* e CS 2 (I = 0.692, D=0.422), o que reforça a hipótese de que essas espécies correspondem a uma única entidade ecológica.

Tabela 3 - Análises de sobreposição e identidade de nicho com base na modelagem de nicho ecológico das espécies nominais e espécies candidatas (CSs) de fisídeos na América do Sul.

Pares espécies-CSs	I (Sobreposição de nicho)	I (Teste de identidade) P=0.05	D (Sobreposição de nicho)	D (Teste de identidade) P=0.05
<i>Afrophysa brasiliensis</i> - <i>Physa rivalis minor</i>	0.639	0.637	0.323	0.372
<i>Afrophysa brasiliensis</i> – CS3	0.743	0.730	0.432	0.455
<i>Afrophysa brasiliensis</i> – CS1	0.639	0.799	0.335	0.545
<i>Physa rivalis minor</i> – CS2	0.692	0.702	0.422	0.429
CS5 – CS4	0.452	0.527	0.185	0.761
CS5 – CS7	0.364	0.758	0.144	0.472
CS2 – CS6	0.310	0.749	0.092	0.492
CS3 – CS1	0.739	0.854	0.413	0.597

4.5 DISCUSSÃO

No presente estudo, utilizando ferramentas de modelagem de nicho ecológico, fornecemos evidências de que as populações atribuídas à espécie nominal *Stenophysa marmorata* ocupando sete diferentes bacias hidrológicas na América do Sul representam diferentes entidades, ou espécies candidatas (CSs) a serem investigadas por meio de uma abordagem da taxonomia reversa. A projeção dos modelos de distribuição de *S. marmorata* das Antilhas Menores para a América do Sul, mostrou a parte norte desse subcontinente como uma área com melhores condições previstas para essa espécie, sendo provável que *S. marmorata* esteja restrita a localidades da América Central e Caribe, corroborando a visão hipótese de Taylor (2003). Assim, os registros de ocorrência mais meridionais atribuídos a *S. marmorata* na América do Sul podem de fato corresponder a diferentes espécies de Physidae, evidenciado também pela baixa sobreposição de nicho entre as CSs testadas. As espécies candidatas CS 5 da bacia do rio Amazonas, CS 4 da bacia do leste do Brasil na costa do Atlântico, CS 7 da bacia do norte do Brasil, CS 1 da bacia Uruguai-Brasil na costa do Atlântico e CS 6 da bacia do rio Tocantins podem corresponder a espécies já descritas, mas identificadas erroneamente devido a impedimentos taxonômicos, ou podem ser novas para a ciência. Por outro lado, as espécies nominais *Afrophysa brasiliensis*, *Physa rivalis minor* e CS3 (da bacia do Rio da Prata) apresentaram sobreposição de seus nichos indicando que poderiam ser a mesma entidade.

Nas últimas décadas, foi demonstrado para as famílias de caramujos de água doce Physidae e Lymnaeidae que as espécies nominais baseadas no conceito morfológico de espécie, ou seja, delimitação de espécies com base em diferenças nas características da concha ou anatomia das partes moles, frequentemente não correspondem a linhagens filogenéticas independentes apontadas por estudos moleculares (CLEWING et al., 2016; YOUNG et al., 2021; ALDA et al., 2021; SARTINI et al., 2022). Como os caracteres morfológicos tradicionalmente empregados como critérios operacionais para a delimitação de espécies têm se mostrado pouco informativos para esses grupos taxonômicos, a taxonomia molecular surgiu como uma forma alternativa de avaliar os limites das espécies e, conseqüentemente, a real diversidade contida nessas famílias (WETHINGTON & LYDEARD, 2007; BARGUES et al., 2007; CORREA et al., 2011; STANDLEY et al., 2013; VINARSKI et al., 2017; YOUNG et al., 2021; CARVALHO et al., 2022). A taxonomia molecular tem sido extensivamente aplicada a fisídeos e limneídeos do Hemisfério Norte (REMIGIO et al., 2001; WETHINGTON & GURALNICK, 2004; DILLON & WETHINGTON, 2006; WETHINGTON & LYDEARD, 2007; PIP & FRANCK, 2008; WETHINGTON et al., 2009; GATES et al., 2013; MOORE et al., 2015; CAMPBELL et al., 2017; MORNINGSTAR et al., 2017; YOUNG et al., 2021). As espécies neotropicais, por outro lado, estão sub representadas ou não representadas em estudos moleculares e bancos de dados moleculares (CORREA et al., 2011; SARTINI et al., 2022, GENBANK, 2022), e por isso, entre outras razões, o conhecimento sobre a diversidade e distribuição de espécies no Neotrópico tem sido prejudicada pelo impedimento taxonômico.

A prática taxonômica baseada no conceito filogenético de espécie aplicada a essas duas famílias de moluscos de água doce permitiu identificar linhagens evolutivamente independentes que apresentam diferenças na suscetibilidade às infecções parasitárias (BARGUES et al., 2007; MERA Y SIERRA et al., 2009; CORREA et al., 2010; ARTIGAS et al., 2011; BARGUES et al., 2012; STANDLEY et al., 2013; FERREIRA et al., 2021) e que são localmente adaptadas às condições ecológicas (QUINTELA et al., 2014). Esses resultados mostram que abordar os limites de espécies nesses grupos ultrapassa os problemas taxonômicos, sendo importante também para a conservação das espécies e para a epidemiologia de doenças parasitárias envolvendo caramujos como hospedeiros intermediários. A crescente importância da Biologia da Conservação em tempos de perda acelerada da biodiversidade influenciou muito essa mudança na prática taxonômica (GIANGRANDE, 2003; MACE, 2004; CAMARGO & SITES, 2013; VOGEL ELY et al., 2017), a identificação de linhagens adaptadas localmente e capazes de responder às mudanças nas condições ecológicas, especialmente às mudanças climáticas,

tornando-se ainda mais importante do que identificar entidades que se encaixam em alguns critérios operacionais para serem consideradas como uma espécie “boa”. Assim, os taxonomistas têm sido desafiados não apenas a apresentar um melhor retrato da biodiversidade global, mas também a adotar outros meios de apontar espécies candidatas, considerando o potencial evolutivo, adaptação às condições ecológicas locais e os serviços ecossistêmicos fornecidos por diferentes linhagens (WIENS, 2004; DIAZ et al., 2013; COATES et al., 2018).

A taxonomia reversa é uma das abordagens recentes utilizadas no contexto mencionado acima; revelando espécies candidatas usando delimitação molecular e modelagem de nicho ecológico para a detecção de nichos ecológicos divergentes a serem posteriormente validados e formalmente descritos (RAXWORTHY et al., 2007; RISSLER & APODACA, 2007; WARREN et al., 2008, ALVARADO-SERRANO & KNOWLES, 2014; NEWTON et al., 2020; JADIN et al., 2021).

A dispersão em caramujos de água doce é principalmente passiva (HOVERMAN et al., 2011). Embora a possibilidade de dispersão de caramujos de água doce entre bacias hidrológicas por meio de transporte passivo, em aves migratórias, tenha sido demonstrada para limneídeos e planorbídeos (ROSCOE, 1955, MALONE, 1965; BARBOZA et al., 2022), ocorrência de *S. marmorata* em sete áreas hidrológicas separadas em toda a América do Sul é improvável. Esses caramujos têm um ciclo de vida totalmente aquático (NUÑEZ, 2010), sendo incapazes de se mover entre águas não integradas. E, mesmo em sistemas aquáticos conectados, a propagação de fisídeos pode ser limitada por seu modo de desenvolvimento direto, baixa vagilidade e restrição ao fluxo de água. Similarmente, o uso da abordagem molecular para investigar a diversidade críptica em caramujos de água doce demonstrou consistentemente, que várias espécies nominais de ampla distribuição correspondem de fato a linhagens geograficamente restritas, e que as barreiras terrestres ao fluxo gênico são o principal fator de diversificação (LIU et al., 2003; WETHINGTON et al., 2009; STANDLEY et al., 2013; MORNINGSTAR et al., 2017; OHARI et al., 2020). Physidae inclui uma espécie globalmente invasiva, *Physella acuta*, mas a maioria das espécies desta família parece apresentar distribuições relativamente restritas (TAYLOR et al., 2003; WETHINGTON & GURALNICK, 2004; PIP & FRANCK, 2008; NÚÑEZ, 2011). Acredita-se que *Stenophysa marmorata* tenha uma ampla distribuição na América do Sul e seja introduzida em cerca de seis países da África (BONY et al., 2008). No entanto, os espécimes atribuídos à *S. marmorata* da África, embora comparados com espécimes topotípicos, podem corresponder a outras espécies, pois foi demonstrado que apenas a microanatomia do complexo peniano permite distinguir *S.*

marmorata de outras espécies sul-americanas (TAYLOR, 2003). Da mesma forma, este critério nunca foi aplicado para comparar espécimes sul-americanos atribuídos à *S. marmorata*, de diferentes áreas. Além disso, o potencial invasivo dessa espécie nunca foi evidenciado como foi exaustivamente demonstrado para *P. acuta*, que apresenta características que podem aumentar sua capacidade invasiva, como grande sucesso de eclosão, alto potencial reprodutivo, maturidade precoce e capacidade de ocorrer em densidades muito altas (ALBRECHT et al., 2009; NUÑEZ, 2010; NG et al., 2015; SPYRA et al., 2019). E, outras características relacionadas a respostas imunológicas, diversidade genética e mecanismos de desintoxicação (BOUSSET et al., 2014; EBBS et al., 2018; ALONSO-TRUJILLO et al., 2020).

Nesse estudo, baseamos nossa abordagem no conceito desenvolvido por RAXWORTHY et al. (2007) segundo a qual a modelagem de espécies candidatas separadamente, produz modelos que melhor se ajustam à distribuição real, evitando áreas excessivas de super predição; também consideramos que a divergência de nicho e a diversificação de espécies podem estar relacionadas (RAXWORTHY et al., 2007; MARTINEZ-CABRERA et al., 2012; SAITO et al., 2021), e que a distribuição das espécies pode ser modulada por seus nichos climáticos (SAITO et al., 2021) trazemos evidências de que a distribuição geográfica de *S. marmorata* pode ter sido superestimada e, que se as CSs aqui analisadas são novas para a ciência, a diversidade de espécies de fisídeos na América do Sul pode ter sido subestimada. Nossos resultados mostraram que a sobreposição de nicho calculada para todos os pares de CSs ficou fora do intervalo de confiança de 95% da hipótese nula, confirmando que elas ocupam nichos ecológicos diferentes. Assim, nossa análise forneceu evidências que sustentam essas cinco CSs como entidades separadas, considerando seus nichos ecológicos divergentes e que o fluxo gênico entre as sete diferentes bacias hidrográficas onde elas ocorrem é improvável. O isolamento geográfico pela presença de uma barreira desempenha um papel importante na especiação (WIENS, 2004) e isso pode ser influenciado pela mudança climática entre duas regiões geograficamente isoladas (WEBB et al. 2002). Em território brasileiro, as Serras da Mantiqueira e do Mar representam barreiras geográficas entre as bacias hidrográficas da Costa do Atlântico prejudicando a dispersão da biota de água doce (RIBEIRO et al. 2006). A vertente oeste da Serra da Mantiqueira deságua na bacia do Rio Paraná (parte do sistema de bacias do Rio da Prata), enquanto a vertente oposta, assim como a vertente oeste da Serra do Mar, deságua na bacia do Paraíba do Rio Sul. A encosta leste da Serra do Mar é formada por várias bacias menores isoladas, cujas cabeceiras se encontram a poucas dezenas ou centenas de quilômetros da costa, onde desembocam diretamente no Atlântico (parte do

sistema de bacias hidrográficas Uruguai-Brasil do Atlântico Sul). Outra barreira entre bacias sul-americanas é a Cordilheira dos Andes, que desempenhou um papel significativo na evolução e na biogeografia da flora neotropical, devido ao seu papel na formação do clima, na direção do fluxo dos principais rios e como uma barreira de dispersão (ANTONELLI et al. 2009). A orientação norte-sul dos Andes isolou a estreita planície costeira do Pacífico, no lado ocidental do continente, das vastas planícies a leste. Além do possível papel das barreiras terrestres no isolamento geográfico dos CSs (EBBS et al. 2018), as barreiras climáticas também podem ser importantes na limitação da dispersão de caramujos e do fluxo gênico. Transições de distribuição sobre zonas climáticas demonstraram ser difíceis para vários grupos de organismos, incluindo caracóis de água doce (SAITO et al. 2021).

Nossos modelos de nicho ecológico mostraram que as áreas de adequabilidade das espécies de Physidae foram definidas por variáveis bioclimáticas relacionadas principalmente a variações da temperatura (BIO1, BIO3, BIO4 e BIO7) e a variações da pluviosidade (BIO12, BIO 13, BIO 14, BIO 18 e BIO 19). A temperatura do ar é um fator que pode restringir as faixas de distribuição de moluscos de água doce habitantes de águas rasas (CORDELLIER et al. 2012, SAITO et al. 2021), para fisídeos, o aumento da temperatura pode promover desnaturação de proteínas, perda da estabilidade da membrana e disfunção neuronal limitando a tolerância desses caramujos ao calor (KOOPTMAN et al. 2016). Já as variações na pluviosidade afetam a dinâmica populacional de gastrópodes de água doce, em fisídeos altas densidades costumam estar associadas com altos valores de precipitação (GÉRARD, 2001, BONY et al. 2008). Para algumas espécies as variáveis altitude e bacias hidrológicas também foram importantes para a determinação das áreas de adequabilidade. Em águas continentais neotropicais (região sul do Brasil) verificou que grandes altitudes representam fator limitante ao estabelecimento de uma malacofauna diversa (MALTCHIK et al. 2010). Observamos concentração das áreas de maior adequabilidade em regiões de baixas altitudes para *A. brasiliensis* (região litorânea do sudeste e sul do Brasil) e para as espécies candidatas CS1 (região litorânea do sudeste do Brasil), CS5 (região litorânea do norte e noroeste de América do Sul e norte e centro-oeste do Brasil) CS7 (região litorânea do nordeste do Brasil).

Uma validação adicional das espécies candidatas é necessária, a partir da compilação de evidências para apoiar seu reconhecimento como espécies separadas (com base em critérios taxonômicos aceitos e/ou conceitos de espécies) ou, pelo menos, como linhagens evolutivas independentes adaptadas às condições climáticas locais. Nossos resultados têm consequências para a conservação das espécies e para o nosso conhecimento sobre a diversidade dos fisídeos

sul-americanos, revelando que os processos de identificação das espécies e o esclarecimento de sua distribuição geográfica provavelmente foram prejudicados por impedimentos taxonômicos.

Informações sobre conservadorismo e diferenciação de nicho têm sido usadas para vários propósitos, como a detecção de potenciais focos de invasão por espécies não nativas (TORRES et al., 2018); a avaliação dos limites de espécies e detecção de espécies crípticas (RAXWORTHY et al., 2007). Há uma percepção de que os caramujos de água doce têm uma flexibilidade de nicho relativamente alta (SAITO et al., 2021). No entanto, mudanças de nicho dentro de uma espécie de caramujos de água doce devem ser consideradas com cautela, devido aos problemas bem conhecidos em estabelecer limites de espécies nas famílias desses organismos (BARGUES & MAS-COMA, 1997; BERAN, 2004; SØRENSEN et al., 2005; DILLON & WETHINGTON, 2006; CORREA et al., 2010, 2011; BARGUES et al., 2011; GATES et al., 2013; VINARSKI et al., 2017a; AKSENOVA et al., 2019; PEREIRA et al., 2020). Assim, registros de ocorrência atribuídos a uma espécie podem, na verdade, corresponder a um complexo de espécies crípticas. Nesse contexto, áreas de adequabilidade ambiental interrompidas, em modelos construídos para uma espécie nominal, podem não representar mudanças de nicho, mas na verdade correspondem a uma previsão para uma espécie diferente, com nicho semelhante, quando há especiação alopátrica e conservadorismo de nicho envolvidos (RAXWORTHY et al., 2007).

REFERÊNCIAS

- ABDELKRIM, J.; AZNAR-CORMANO, L.; BUGE, B.; FEDOSOV, A.; KANTOR, Y.; ZAHARIAS, P.; PUILLANDRE, N. Delimiting species of marine gastropods (Turridae, Conoidea) using RAD sequencing in an integrative taxonomy framework. **Molecular Ecology**, v. 27, n. 22, p. 4591-4611, 2018.
- ABELL, R.; THIEME, M.; REVENGA, C.; BRYER, M.; KOTTELAT, M.; BOGUTSKAYA, N.; COAD, B.; MANDRAK, N.; BALDERAS, S.C.; BUSSING, W.; STIASSNY, M. L. J.; SKELTON, P.; ALLEN, G. R.; UNMACK, P.; NASEKA, A.; NG, R.; SINDORF, N.; ROBERTSON, J.; ARMIJO, E.; HIGGINS, J. V.; HEIBEL, T. J.; WIKRAMANAYAKE, E.; OLSON, D.; LÓPEZ, H. L.; REIS, R. E.; LUNDBERG, J. G.; SABAJ-PERÉZ, M. H.; PETRY, P. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. **BioScience** v. 58, p. 403–414, 2008.
- AGUDO-PADRÓN, A. I. Listagem sistemática dos moluscos continentais ocorrentes no Estado de Santa Catarina, Brasil. **Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay**, v. 9, p. 147–179, 2008.
- AGUDO-PADRÓN, A. I.; LENHARD, P. Continental mollusc fauna of the Great Porto Alegre central region, RS, Southern Brazil. **Biodiversity Journal**, v. 2, p. 163-170, 2011.
- AGUIAR-SILVA, C.; MENDONÇA, C. L. F.; PINHEIRO, P. H. C. K.; MESQUITA, S. G.; CARVALHO, O. S.; CALDEIRA, R. L. Evaluation and updating of the medical malacology collection (Fiocruz-CMM) using molecular taxonomy. **SpringerPlus**, v. 3, p. 446, 2014.
- AKSENOVA, O.; VINARSKI, M.; BOLOTOV, I.; KONDAKOV, A.; BESPALAYA, Y.; TOMILOVA, A.; PALTSER, I.; GOFAROV, M. Two *Radix* spp. (Gastropoda: Lymnaeidae) endemic to thermal springs around Lake Baikal represent ecotypes of the widespread *Radix auricularia*. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 55, n. 4, p. 298-309, 2017.
- AKSENOVA, O. V.; BOLOTOV, I. N.; GOFAROV, M. Y.; KONDAKOV, A. V.; VINARSKI, M. V.; BESPALAYA, Y. V. et al., Species richness, molecular taxonomy and biogeography of the radicine pond snails (Gastropoda: Lymnaeidae) in the Old World. **Scientific Reports**, v. 8, 11199, 2018.
- AKSENOVA, O. V.; VINARSKI, M. V.; KONDAKOV, A. V.; TOMILOVA, A. A.; ARTAMONOVA, V. S.; MAKHROV, A. A.; KONONOV, O. D.; GOFAROV M. Y.; FANG, Y.; BOLOTOV, I. N. A new *Radix* species from Qinling Mountains, China (Gastropoda: Lymnaeidae). **Ecologica Montenegrina**, v. 26, p. 137-146, 2019.
- ALBRECHT, C.; KROLL, O.; MORENO TERRAZAS; WILKE, T. Invasion of ancient Lake Titicaca by the globally invasive *Physa acuta* (Gastropoda: Pulmonata: Hygrophila). **Biological Invasions**, v. 11, p. 1821–1826, 2009.
- ALDA, P.; LOUNNAS, M.; VÁZQUEZ, A. A.; AYAQUI, R.; CALVOPÍÑA, M.; CELIERAZO, M.; DILLON, R.T. JR.; GONZÁLEZ RAMÍREZ, L. C.; LOKER, E.S., MUZZIO-ARCA, J.; NÁRVAEZ, A.O.; NOYA, O.; PEREIRA, A. E.; ROBLES, L.M.; RODRÍGUEZ-HIDALGO, R.; URIBE, N.; DAVID, P.; JARNE, P.; POINTIER, J. P.; HURTREZ-BOUSSÈS, S. Systematics and geographical distribution of *Galba* species, a group of cryptic and worldwide freshwater snails. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 157, 107035, 2020.

- ALDA, P.; LOUNNAS, M.; VÁZQUEZ, A. A.; AYAQUI, R.; CALVOPIÑA, M.; CELIERAZO, M.; DILLON, R. T. JR.; GONZÁLEZ RAMÍREZ, L. C.; LOKER, E.S.; MUZZIO-ARCA, J.; NÁRVAEZ, A. O.; NOYA, O.; PEREIRA, A. E.; ROBLES, L. M.; RODRÍGUEZ-HIDALGO, R.; URIBE, N.; DAVID, P.; JARNE, P.; POINTIER, J. P.; HURTREZ-BOUSSÈS, S. Systematics and geographical distribution of *Galba* species, a group of cryptic and worldwide freshwater snails. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 157, 107035, 2021.
- ALLAN, F.; SOUSA-FIGUEIREDO, J. C.; EMERY, A. M. P.; ROSSELY, A. M.; MIRANTE, C.; SEBASTIÃO, A.; BRITO, M.; ROLLINSON, D. Mapping freshwater snails in north-western Angola: distribution, identity, and molecular diversity of medically important taxa. **Parasites and Vectors**, v. 10, 460, 2017.
- ALONSO-TRUJILLO, M.; MUÑIZ-GONZÁLEZ, A-B; MARTÍNEZ-GUITARTE, J-L. Endosulfan exposure alters transcription of genes involved in the detoxification and stress responses in *Physella acuta*. **Scientific Reports**, v. 10, 7847, 2020.
- ALONSO, A.; CASTRO-DIEZ, P.; SALDANA-LOPEZ, A.; GALLARDO, B. The New Zealand mud snail *Potamopyrgus antipodarum* (JE Gray, 1853) (Tateidae, Mollusca) in the Iberian Peninsula: temporal patterns of distribution. **BioInvasions Record**, v. 8, p. 287–300, 2019.
- ALVARADO-SERRANO, D. F.; KNOWLES, L. L. Ecological niche models in phylogeographic studies: applications, advances and precautions. **Molecular ecology resources**, v. 14, n. 2, p. 233-248, 2014.
- ANDERSON, R. P. A framework for using niche models to estimate impacts of climate change on species distributions. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1297, p. 8-28, 2013.
- ANDERSON, R. *Physella (Costatella) acuta* (Draparnaud) in Britain and Ireland, its taxonomy, origins and relationship to other introduced Physidae. **Journal of Conchology**, v. 38, p. 7-21, 2003.
- ANTONELLI, A.; NYLANDER, J. A. A; PERSSON, C.; SANMARTÍN, I. Tracing the impact of the Andean uplift on neotropical plant evolution. **The Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, p. 9749-54, 2009.
- APPLETON, C. C. Alien and invasive fresh water Gastropoda in South Africa. **African Journal of Aquatic Science**, v. 28, p. 69–81, 2003.
- APPLETON, C. C.; DANA, P. Re-examination of *Physa mosambiquensis* Clessin, 1886 and its relationship with other Aplexinae (Pulmonata: Physidae) reported from Africa. **African Invertebrates**, v. 46, p. 71–83, 2005.
- ARAÚJO, M. B., WHITTAKER, R. J., LADLE, R. J.; ERHARD, M. 2005. Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. **Global Ecology and Biogeography**, v.14, n.6, p. 529-538, 2005.
- ARAÚJO, M. B.; ANDERSON, R. P. A.; BARBOSA, M. C. M.; BEALE, C. F.; DORMANN, R.; EARLY, GARCIA, R. A.; GUISAN, A.; MAIORANO, L.; NAIMI, B.; O'HARA, R. B.; ZIMMERMANN, N. E; RAHBEEK, C. Standards for distribution models in biodiversity assessments. **Science Advances**, v.5: eaat4858, 2019.
- ARAÚJO, M. B.; PETERSON. A. T. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. **Ecology** v. 93, p. 1527–1539, 2012.

- ARIAS, A.; FERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, I.; SÁNCHEZ, O.; BORRELL, Y. J. 2020, Integrative taxonomy reveals the occurrence of the Asian freshwater snail *Sinotaia* cf. *quadrata* in inland waters of SW Europe. **Aquatic Invasions**, v. 15, n. 4, p. 616–632, 2020.
- ARTIGAS, P.; BARGUES, M. D.; MERA Y SIERRA, R. L.; AGRAMUNT, V. H.; MAS-COMA, S. Characterisation of fascioliasis lymnaeid intermediate hosts from Chile by DNA sequencing, with emphasis on *Lymnaea viator* and *Galba truncatula*. **Acta Tropica**, v. 120, n. 3, p. 245-257, 2011.
- BAKER, H. B. The mollusca collected by the University of Michigan-Walker expedition in southern Vera Cruz, Mexico, IV. **Occasional Papers of the Museum of Zoology**, v. 135, p. 1–18, 1922.
- BAKER, F. C. The fresh water Mollusca of Wisconsin. **Wisconsin Geological and Natural History Survey**, v. 70, p. 1-507, 1928. Supl. I, Gastropoda.
- BARBOSA, F. S. Aspectos da biologia de *Zygocotyle lunata* (Trematoda: Zygocotylidae) isolado de *Biomphalaria straminea* (Mollusca: Planorbidae) oriundas de iguatama, Minas Gerais, Brasil. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG, 2011.
- BARBOZA, L. C.; SILVA, G. G.; GREEN, A. J.; MALTCHIK, L.; STERNERT, C. Potential dispersal of aquatic snails by waterbird endozoochory in neotropical wetlands. **Biota Neotropica**, v. 22, n. 2, e20211239, 2022.
- BARGUES, M. D.; MAS-COMA, S. Phylogenetic analysis of lymnaeid snails based on 18S rDNA sequences. **Molecular Biology and Evolution**, v. 14, n. 5, p. 569-77, 1997.
- BARGUES, M. D.; ARTIGAS, P.; MERA Y SIERRA, R. L.; POINTIER, J. P.; MAS-COMA, S. Characterisation of *Lymnaea cubensis*, *L. viatrix* and *L. neotropica* n. sp., the main vectors of *Fasciola hepatica* in Latin America, by analysis of their ribosomal and mitochondrial DNA. **Annals of Tropical Medicine & Parasitology**, v. 101, n. 7, p. 621-641, 2007.
- BARGUES, M. D.; ARTIGAS, P.; KHOUBBANE, M.; MAS-COMA, S. DNA sequence characterization and phylogeography of *Lymnaea cousini* and related species, vectors of fascioliasis in northern Andean countries, with description of *L. meridensis* n. sp. (Gastropoda: Lymnaeidae). **Parasites & Vectors**, v. 4, 132, 2011.
- BARGUES, M. D., ARTIGAS, P., KHOUBBANE, M.; ORTIZ, P.; NAQUIRA, C.; MAS-COMA, S. Molecular characterisation of *Galba truncatula*, *Lymnaea neotropica* and *L. schirazensis* from Cajamarca, Peru and their potential role in transmission of human and animal fascioliasis. **Parasites Vectors**, v. 5, 174, 2012.
- BARRACLOUGH, T. G.; HUGHES, M.; ASHFORD-HODGES, N.; FUJISAWA, T. Inferring evolutionarily significant units of bacterial diversity from broad environmental surveys of single-locus data. **Biology Letters**, v. 5, p. 425–428, 2009.
- BARTHEM, R. B.; GOULDING, M.; LEITE, R. G.; CAÑAS, C.; FORSBERG, B.; VENTICINQUE, E.; PETRY, P.; RIBEIRO, M. L. D. B.; CHUCTAYA, J.; MERCADO, A. Goliath catfish spawning in the far western Amazon confirmed by the distribution of mature adults, drifting larvae and migrating juveniles. **Scientific Reports**, v. 7, p. 41784, 2017.
- based research in invertebrate taxonomy. **Zootaxa**, v. 1668, p. 47–54, 2007.
- BENSON, D. A.; CLARK, K.; KARSCH-MIZRACHI, I.; LIPMAN, D. J.; OSTELL, J.; SAYERS, E. W. GenBank. **Nucleic Acids Research**, v. 44, D1, D67-D72, 2015.

- BERAN, L. Which *Physella* (Mollusca: Gastropoda) lives in the Czech Republic? **Acta Societatis Zoologicae Bohemicae**, v. 68, p. 241–243, 2004.
- BLAIR, C.; BRYSON, R.W. JR. Cryptic diversity and discordance in single-locus species delimitation methods within horned lizards (Phrynosomatidae: *Phrynosoma*). **Molecular Ecology Resources**, v. 17, p. 1168-1182, 2017.
- BLAXTER, M. L. The promise of a DNA taxonomy. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 359, p. 669-679, 2004.
- BLAXTER, M. et al. Defining operational taxonomic units using DNA barcode data. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 360, n. 1462, p. 1935-1943, 2005.
- BOAKES, E. H.; MCGOWAN, P. J.; FULLER, R. A.; CHANG-QING, D.; CLARK, N. E.; O'CONNOR, K.; MACE, G. M. Distorted views of biodiversity: spatial and temporal bias in species occurrence data. **PLoS biology**, v. 8, e1000385, 2010.
- BÖHM, M.; DEWHURST-RICHAM, N. I.; SEDDON, M.; LEDGER, S.E.; ALBRECHT, C.; ALLEN, D.; BOGAN, A. E.; CORDEIRO, J.; CUMMINGS, K. S.; CUTTELOD, A. The conservation status of the world's freshwater molluscs. **Hydrobiologia**, v. 848, p. 3231–3254, 2020.
- BONY, Y. K.; KOUASSI, N. C.; DIOMANDÉ, D.; GOURENE, G.; VERDOIT-JARRAYA, M.; POINTIER, J-P. Ecological conditions for spread of the invasive snail *Physa marmorata* (Pulmonata: Physidae) in the Ivory Coast. **African Zoology**, v. 43, n. 1, p. 53-60, 2008.
- BOURGUIGNAT, J. R. Malacologie de l'Algérie, ou histoire naturelle des animaux mollusques terrestres et fluviatiles recueillis jusqu'à ce Jour dans nos possessions du Nord de l'Afrique. 4e fascicule, Paris, 454pp, 1864.
- BOUSSET, L., POINTIER, J. P., DAVID, P. JARNE, P. Neither variation loss, nor change in selfing rate is associated with the worldwide invasion of *Physa acuta* from its native North America. **Biological Invasions**, v.16, p. 1769–1783, 2014.
- BRITTON, D.; MCMAHON, R. Environmentally and genetically induced shell-shape variation in the freshwater pond snail *Physa (Physella) virgata* (Gould, 1855). **American Malacological Bulletin**, v. 19, p. 93–100, 2004.
- BROENNIMANN, O.; TREIER, U.A.; MULLER-SCHARER, H.; THUILLER, W.; PETERSON A. T.; GUISAN, A. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. **Ecology Letters**, v.10, p. 701-709, 2007.
- BROWN, D. S. A review of the freshwater Mollusca of Natal and their distribution. **Annals of the Natal Museum**, v. 18, p. 477–494, 1967.
- BURCH, J. B.; TOTTENHAM, J. North American freshwater snails: species list, ranges, and illustrations. **Walkerana**, v. 1, n. 3, p.1-215, 1980.
- BURCH, J. B. North American freshwater snails: identification keys, generic synonymy, supplemental notes, glossary, references, index. **Walkerana**, v. 1, n. 4, p. 1-365, 1982.
- BURCH, J. B. North American freshwater snails: introduction, systematics, nomenclature, identification, morphology, habitats, distribution. **Walkerana**, v. 2, n. 6, p. 1 -80, 1988.
- CALDEIRA R. L.; JANNOTTI-PASSOS, L. K.; LIRA, P. M.; CARVALHO, O. S. Diagnostic of *Biomphalaria* snails and *Schistosoma mansoni*: DNA obtained from traces of shell organic materials. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 99, n. 5, p. 499-502, 2004.

- CALDEIRA, R. L.; JANNOTTI-PASSOS, L. K.; CARVALHO, O. S. Molecular epidemiology of Brazilian *Biomphalaria*: A review of the identification of species and the detection of infected snails. **Acta Tropica**, v. 111, n.1, p. 1-6, 2009.
- CALDEIRA, R. L.; TEODORO, T. M.; JANNOTTI-PASSOS, L. K.; LIRA-MOREIRA, P. M.; GOVEIA, C. D. O.; CARVALHO, O. S. Characterization of South American snails of the genus *Biomphalaria* (Basommatophora: Planorbidae) and *Schistosoma mansoni* (Platyhelminthes: Trematoda) in Molluscs by PCR-RFLP, **BioMed Research International**, 1045391, 2016.
- CAMARA, I.; BONY, Y.; DIOMANDÉ, D.; EDIA, O.; KONAN, F.; GOURENE, G.; KOUASSI, C.; POINTIER, J. Freshwater snail distribution related to environmental factors in Banco National Park, an urban reserve in the Ivory Coast (West Africa). **African Zoology**, v. 47, p. 160–168, 2012.
- CAMARGO, A.; SITES, J. J. Species Delimitation: A Decade After the Renaissance. In: PAVLINOV, I. Y. **The Species Problem - Ongoing Issues**. London: IntechOpen, 2013.
- CAMPBELL, D. C.; CLARK, S. A.; LYDEARD, C. Phylogenetic analysis of the Lanciae (Gastropoda, Lymnaeidae) with a description of the U.S. federally endangered Banbury Springs lanx. **Zookeys**, v. 663, p. 107–132, 2017.
- CANTANHEDE, S. P. D., FERNANDEZ, M. A., MATTOS, A. C. D., MONTRESOR, L. C., SILVA-SOUZA, N.; THIENGO, S. C. 2014. Freshwater gastropods of the Baixada Maranhense Microregion, an endemic area for schistosomiasis in the State of Maranhão, Brazil: I-qualitative study. **Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical**, v. 47, p. 79–85, 2014.
- CARSTENS, B. C.; PELLETIER, T. A.; REID, N. M.; SATLER, J. D. How to fail at species delimitation. **Molecular Ecology**, v. 22, p. 4369–4383, 2013.
- CARVALHO, G. A.; UETA, M. A.; ANDRADE, C. F. S. Búsqueda de xifidiocercarias (Trematoda) en moluscos de agua dulce recolectados en nueve municipios del Estado de São Paulo, Brasil. **Boletín chileno de parasitología**, v. 56, p. 3–9, 2001.
- CLARK, K.; KARSCH-MIZRACHI, I.; LIPMAN, D. J.; OSTELL, J.; SAYERS, E. W. GenBank. **Nucleic Acids Research**, v. 44, n. D1, p. D67-D72, 2016.
- CASTAÑO-QUINTERO, S.; ESCOBAR-LUJÁN, J.; OSORIO-OLVERA, L.; PETERSON, A. T.; CHIAPPA-CARRARA, X.; MARTÍNEZ-MEYER, E.; YAÑEZ-ARENAS, C. Supraspecific units in correlative niche modeling improves the prediction of geographic potential of biological invasions. **PeerJ**, v. 8, p. e10454, 2020.
- CLENCH, W. J. Notes on the genus *Physa* with descriptions of three new subspecies. **Occasional papers of the Museum of Zoology, University of Michigan**, v.161, p.1-10, 1925.
- CLENCH, W. Notes on Physidae with descriptions of new species. **Occasional Papers of the Boston Society of Natural History**, v. 5, p. 301–315, 1930.
- CLEWING, C.; ALBRECHT, C.; WILKE, T. A complex system of glacial sub-refugia drives endemic freshwater biodiversity on the Tibetan Plateau. **PloS One**, v. 11, n. 8, p. e0160286, 2016.
- COATES, D.; BYRNE, M.; MORITZ, C. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v.6, 165, 2018.

- COIMBRA JUNIOR, C. E.; SANTOS, R. V. Moluscos aquáticos do Estado de Rondônia (Brasil), com especial referência ao gênero *Biomphalaria* Preston, 1910 (Pulmonata, Planorbidae). **Revista de Saúde Pública**, v. 20, p. 227–234, 1986.
- COLLADO, G. A.; MENDEZ, M. A. Phylogenetic relationships and taxonomy of Altiplano populations of *Biomphalaria* (Gastropoda: Planorbidae): inference from a multilocus approach. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 165, p. 795–808, 2012.
- COLLADO, G. A. Unraveling cryptic invasion of a freshwater snail in Chile based on molecular and morphological data. **Biodiversity and Conservation**, v. 26, p. 567–578, 2017.
- COLLADO, G. A.; VIDAL, M. A.; AGUAYO, K. P.; MÉNDEZ, M. A.; VALLADARES, M. A.; CABRERA, F.; PASTENES, L.; GREGORIC, D. E. G.; PUILLANDRE, N. Morphological and molecular analysis of cryptic native and invasive freshwater snails in Chile. **Scientific Reports**, v. 9, p. 7846, 2019.
- COLLADO, G. A.; FUENTEALBA, C. G. Range extension of the poorly known and critically endangered freshwater snail, *Heleobia transitoria* (Biese, 1947) (Gastropoda, Cochliopidae), in the Atacama Desert, northern Chile. **Check List**, v. 16, p. 785-792, 2020.
- COLLADO, G. A.; VIDAL, M. A.; TORRES-DÍAZ, C.; CABRERA, F. J.; ARAYA, J. F.; DARRIGRAN, G. Morphological and molecular identification of the invasive freshwater snail *Physa acuta* (Gastropoda: Physidae) into Llanquihue Lake, Chilean Patagonia. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 92, p. 1–11, 2020.
- COLLISCHONN, W.; BRAVO, J. M.; PONTES, P. R. M. Paraná (Rio de la Plata) river basin. **Handbook of Applied Hydrology**. VP Singh, New York, NY: McGraw-Hill Education, 2016.
- CORDELLIER, M.; PFENNINGER, M. Inferring the past to predict the future: climate modelling predictions and phylogeography for the freshwater gastropod *Radix balthica* (Pulmonata, Basommatophora). **Molecular Ecology**, v. 18, p. 534-544, 2009.
- CORDELLIER, M.; PFENNINGER, A.; STREIT, B.; PFENNINGER, M. Assessing the effects of climate change on the distribution of pulmonate freshwater snail biodiversity. **Marine Biology**, v.159, p. 2519-2531, 2012.
- CORREA, A. C.; ESCOBAR, J. S.; DURAND, P.; RENAUD, F.; DAVID, P.; JARNE, P.; POINTIER, J. P.; HURTREZ-BOUSSÈS, S. Bridging gaps in the molecular phylogeny of the Lymnaeidae (Gastropoda: Pulmonata), vectors of Fascioliasis. **BMC Evolutionary Biology**, v. 10, 381, 2010.
- CORREA, A. C.; ESCOBAR, J. S.; NOYA, O.; VELASQUEZ, L. E.; GONZALEZ-RAMIREZ, C.; HURTREZ-BOUSSES, S.; POINTIER, J. P. Morphological and molecular characterization of Neotropic Lymnaeidae (Gastropoda: Lymnaeoidea), vectors of fasciolosis. **Infection, Genetics and Evolution**, v. 11, p. 1978–1988, 2011.
- CORTÉS-GUZMÁN, D.; LINARES, E. L. Gasterópodos dulceacuícolas de Providencia, Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Colombia. **Acta zoológica mexicana**, v. 32, p. 101–110, 2016.
- D'ORBIGNY, A. Sinopsis terrestrium et fluviatilium molluscorum, in suo per American Meridionalem itinere collectorum. **Magasin de Zoologie**, v. 5, p. 1–44, 1835.
- D'ORBIGNY, A. Mollusques. *In*: LA SAGRA, R. (ed.). **Histoire physique, politique et naturelle de l'île de Cuba**. Paris, 1837-1841, p. 1–264.

- DANA, P.; APPLETON, C. Observations on the population dynamics of the invasive freshwater snail *Aplexa marmorata* (Pulmonata: Physidae) in Durban, South Africa. **South African Journal of Science**, v. 103, p. 493–496, 2007.
- DAR, Y.; AMER, S.; EDDINE, R. Z.; DREYFUSS, G. Characterization of *Pseudosuccinea columella* and *Radix natalensis* (Gastropoda: Lymnaeidae) in Egypt using shell and molecular data. **Molluscan Research**, v. 36, n. 1, p. 22-28, 2016.
- DAYRAT, B. Towards integrative taxonomy. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 85, p. 407-415, 2005.
- DE QUEIROZ, K. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations. In: HOWARD, D. J.; BERLOCHER, S. H. (eds.). **Endless Forms: Species and Speciation**, Oxford University Press., 1998, p. 57-75.
- DE QUEIROZ, K. Ernst Mayr and the modern concept of species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, n.1, p. 6600-6607, 2005a.
- D QUEIROZ, K. Different species problems and their resolution. **BioEssays**, v. 27, n.12, p. 1263-1269, 2005b.
- DE QUEIROZ, K. Species concepts and species delimitation. **Systematic biology**, v. 56, n. 6, p. 879-886, 2007.
- DELLICOUR, S.; FLOT, J.-F. The hitchhiker's guide to single-locus species delimitation. **Molecular Ecology Resources**, v. 18, n. 6, p. 1234-1246, 2018.
- DÍAZ, S.; PURVIS, A.; CORNELISSEN, J. H. C.; MACE, G. M.; DONOGHUE, M. J.; EWERS, R. M.; JORDANO, P.; PEARSE, W. D. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 9, p. 2958– 2975, 2013.
- DILLON, R. T. Jr.; WETHINGTON, A. R.; RHETT, J. M.; SMITH, T. P. Populations of the European freshwater pulmonate *Physa acuta* are not reproductively isolated from American *Physa heterostropha* or *Physa integra*. **Invertebrate Biology**, v. 121, n. 3, p. 226-234, 2002.
- DILLON, R. T.; WETHINGTON, A. R. No-choice mating experiments among six nominal taxa of the subgenus *Physella* (Basommatophora: Physidae). **Heldia**, v. 6, p. 69–78, 2004.
- DILLON, R.; ROBINSON, J.; SMITH, T.; WETHINGTON., A. No reproductive isolation between freshwater pulmonate snails *Physa virgata* and *P. acuta*. **The Southwestern Naturalist**, v. 50, n. 4, p. 415-422, 2005.
- DILLON, R. T.; WETHINGTON, A. R. The Michigan Physidae revisited: a population genetic survey. **Malacologia**, v. 48, p. 133–142, 2006.
- DILLON, R. T.; ROBINSON, J. D.; WETHINGTON, A. R. Empirical estimates of reproductive isolation among the freshwater pulmonate snails *Physa acuta*, *P. pomilia*, and *P. hendersoni*. **Malacologia**, v. 49, p. 289–292, 2007.
- DILLON, R. T. Empirical estimates of reproductive isolation among the *Physa* species of South Carolina (Pulmonata: Basommatophora). **Nautilus**, v. 123, p. 276-281, 2009.
- DILLON, R. T.; WETHINGTON, A. R.; LYDEARD, C. The evolution of reproductive isolation in a simultaneous hermaphrodite, the freshwater snail *Physa*. **BMC Evolutionary Biology**, v. 11, 144, 2011.

- DILLON, R. T.; JACQUEMIN, S. J. The heritability of shell morphometrics in the freshwater pulmonate gastropod *Physa*. **Plos One**, v. 10, n. 4, e0121962, 2015.
- DOPHEIDE, A.; TOOMAN, L. K.; GROSSER, S.; AGABITI, B.; RHODE, B.; XIE, D.; STEVENS, M. I.; NELSON, N.; BUCKLEY, T. R.; DRUMMOND, A. J.; NEWCOMB, R. D. Estimating the biodiversity of terrestrial invertebrates on a forested island using DNA barcodes and metabarcoding data. **Ecological Applications**, v. 29, n. 4, e01877, 2019.
- DUBART, M.; PANTEL, J. H.; POINTIER, J.-P.; JARNE, P.; DAVID, P. Modeling competition, niche, and coexistence between an invasive and a native species in a two-species metapopulation. **Ecology**, v. 100, n. 6, e02700, 2019.
- DUCASSE, J.; UNG, V.; LECOINTRE, G.; MIRALLES, A. LIMES: a tool for comparing species partition. **Bioinformatics**, v. 36, n. 7, p. 2282–2283, 2020.
- DUNNE, T.; MERTES, L. A. K. Rivers. In: VEBLEN, T. T.; YOUNG, K. R.; ORME, A. R. **The physical geography of South America**. New York: Oxford University Press, 2007, p. 76-90.
- EBBS, E. T.; LOKER, E.S.; BRANT, S.V. Phylogeography and genetics of the globally invasive snail *Physa acuta* Draparnaud 1805, and its potential to serve as an intermediate host to larval digenetic trematodes. **BMC Evolutionary Biology**, v.18, 103, 2018.
- EL-KOUBA, M. M.; MARQUES, S. M.; PILATI, C.; HAMANN, W. Presence of *Fasciola hepatica* in feral nutria (*Myocastor coypus*) living in a public park in Brazil. **Journal of Zoo and Wildlife Medicine**, v. 40, p. 103–106, 2009.
- ELDREDGE, N.; CRACRAFT, J. Phylogenetic patterns and the evolutionary process, Columbia Univ. Press, New York. 349 pp., 1980.
- ELITH, J.; GRAHAM, C. H.; ANDERSON, R. P.; DUDIK, M.; FERRIER, S. et al., Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. **Ecography**, v. 29, n. 2, p. 129-151, 2006.
- ELITH, J.; LEATHWICK, J. Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines. **Diversity and Distributions**, v. 13, p. 265-275, 2007.
- ESTRADA, V. E.; VELÁSQUEZ, L. E.; CALDEIRA, R. L.; BEJARANO, E. E.; ROJAS, W.; CARVALHO, O. S. Phylogenetics of South American *Biomphalaria* and description of a new species (Gastropoda: Planorbidae), **Journal of Molluscan Studies**, v. 72, n. 3, p. 221–228, 2006.
- FALNIOWSKI, A.; SZAROWSKA, M. Sequence-based species delimitation in the Balkan *Bythinella* Moquin-Tandon, 1856 (Gastropoda: Rissooidea) with general mixed Yule coalescent model. **Folia Malacologica**, v. 20, n. 2, p. 111-120, 2012.
- FERNÁNDEZ, D. Mollusca, Gasteropoda, Physidae. Fauna de agua dulce de la República Argentina. **Miscelánea**, v. 15, p. 83–98, 1981.
- FERNANDEZ, M. A.; SIMONE, L. R. L.; THIENGO, S. C. Distribution of the introduced freshwater snails *Melanooides tuberculatus* (Gastropoda: Thiaridae) in Brazil. **Nautilus**, v.117, p. 78–82, 2003.
- FERNANDEZ, M. A., MATTOS, A. C. D., SILVA, E. F., SANTOS, S. B.; THIENGO, S. C. A malacological survey in the Manso Power Plant, state of Mato Grosso, Brazil: new records of

freshwater snails, including transmitters of schistosomiasis and exotic species. **Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical**, v. 47, p. 498–506, 2014.

FERREIRA, A. P. P. N.; COSTA, A. L. O.; BECATTINI, R. M.; FERREIRA, M. A. N. D.; PAIXÃO, H. P. R.; COSCARELLI, D.; VIDIGAL, T. H. D. A.; LIMA, W. S.; PEREIRA, C. A. J. Integrative taxonomy: combining molecular and morphological characteristics to identify *Lymnaea (Galba) cubensis*, intermediate host of *Fasciola hepatica*. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 30, n. 2, e026320, 2021.

FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International journal of climatology**, v. 37, n. 12, p. 4302–4315, 2017.

FISCHER, M. P.; CROSSE, H. *Etudes sur les mollusques terrestres et fluviatiles du Mexique et dans L'Amérique Centrale*. Recherches Zoologiques. Septième partie. Paris, 1870-1878, 702 p.

FLOCK, B. E.; APPLGATE, R.D.; MCKOWN, R. D.; GIPSON, P. S.; CUMMINGS, K.; TIEMANN, J. S. Amphibious snails attached to the breast feathers of a Northern Bobwhite. **Transactions of the Kansas Academy of Science**, v. 121, p. 84–86, 2018.

FLORIO, A.; INGRAM, C.; RAKOTONDRAVONY, H.; LOUIS, E.; RAXWORTHY, C. Detecting cryptic speciation in the widespread and morphologically conservative carpet chameleon (*Furcifer lateralis*) of Madagascar, **Journal of Evolutionary Biology**, v. 25, p. 1399–1414, 2012.

FONTANETO, D.; FLOT, J. F.; TANG, C. Q. Guidelines for DNA taxonomy, with a focus on the meiofauna. **Marine Biodiversity**, v. 45, p. 433–451, 2015.

FUJISAWA, T.; BARRACLOUGH, T. G. Delimiting species using single-locus data and the Generalized Mixed Yule Coalescent approach: A revised method and evaluation on simulated data sets. **Systematic Biology**, v. 62, n. 5, p. 707–724, 2013.

FUNK, D. J.; OMLAND, K. E. Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p. 397–423, 2003.

GATES, K.; KERANS, B.; KEEBAUGH, J.; KALINOWSKI, S.; VU, N. Taxonomic identity of the endangered Snake River physa, *Physa natricina* (Pulmonata: Physidae) combining traditional and molecular techniques. **Conservation Genetics**, v.14, p. 159–169, 2013.

GBIF. 2022. GBIF Home Page. <https://www.gbif.org/>. Acesso em: 20 de jul. de 2022.

GENBANK. 2022. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>. Acesso em: 20 de jul. de 2022.

GÉRARD, C. Consequences of a drought on freshwater gastropod and trematode communities. **Hydrobiologia**, v. 459, p. 9–18, 2001.

GIANGRANDE, A. Biodiversity, conservation, and the ‘Taxonomic impediment’. Aquatic Conserv: **Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 13, p. 451–459, 2003.

GIOVANELLI, A.; SILVA, C. L. P. A. C.; LEAL, G. B. E.; BAPTISTA, D. F. Habitat preference of freshwater snails in relation to environmental factors and the presence of the competitor snail *Melanoides tuberculatus* (Müller, 1774). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 100, p.169–176, 2005.

GIOVANELLI, J.G.R.; HADDAD, C.F.B.; ALEXANDRINO, J. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil.

Biological Invasions, v.10, p. 585–590, 2008.

GOULD, A. A. Descriptions of the following species of *Melania*, from the collection of the Exploring Expedition. **Proceedings of the Boston Society of Natural History**, v. 1847, p. 222–225, 1847.

GRAHAM, C. H.; FERNER, S.; HUETTMAN, F.; MORITZ, C.; PETERSON, A. T. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 9, p. 497–503, 2004.

GRAHAM, C. H.; ELITH, J.; HIJMANS, R. J.; GUISAN, A.; TOWNSEND, A. P.; LOISELLE, B. A.; GROUP, N. P. S. D. W. The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. **Journal of Applied Ecology**, v. 45, p. 239–247, 2008.

GRAY, J. E. *Spicilegia zoologica; or original figures and short systematic descriptions of new and unfigured animals*. Treüttel, Würtz & Wood, London, 1828.

GREGORIC, D. E. G.; NÚÑEZ, V.; RUMI, A.; ROCHE, M. A. Freshwater gastropods from Del Plata Basin, Argentina. Checklist and new locality records. **Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay**, v. 9, p. 51–60, 2006.

GREGORIC, D. E. G.; CIOCCO, N. F.; RUMI, A. Two new species of *Chilina* Gray from Cuyo Malacological Province, Argentina (Gastropoda: Hygrophila: Chiliniidae), **Molluscan Research**, v. 34, n. 2, p. 84–97, 2014.

GREGORIC, D. E. G.; DE LUCÍA, M. Freshwater gastropods diversity hotspots: three new species from the Uruguay River (South America). **PeerJ**, v. 4, e2138, 2016.

GUISAN, A.; THUILLER, W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. **Ecology Letters**, v. 8, n. 9, p. 993–1009, 2005.

GUISAN, A.; R. TINGLEY, J. B.; BAUMGARTNER, I.; NAUJOKAITIS-LEWIS, P. R.; SUTCLIFFE, A. I. T.; TULLOCH, T. J. REGAN, L. BROTONS, E. MCDONALD-MADDEN, C. MANTYKA-PRINGLE, T. G. MARTIN, J. R. RHODES, R. MAGGINI, S. A. SETTERFIELD, J. ELITH, M. W. SCHWARTZ, B. A. WINTLE, O. BROENNIMANN, M. AUSTIN, S. FERRIER, M. R. KEARNEY, H. P. POSSINGHAM, Y. M. BUCKLEY. Predicting species distributions for conservation decisions. **Ecology Letters**, v. 16, p. 1424–1435, 2013.

GUSTAFSON, K. D.; KENSINGER, B. J.; BOLEK, M. G.; LUTTBEG, B. Distinct snail (*Physa*) morphotypes from different habitats converge in shell shape and size under common garden conditions. **Evolutionary Ecology Research**, v. 16, p. 77–89, 2014.

HABIB, M. R.; LV, S.; GUO, Y-H.; GU, W-B.; STANDLEY, C. J.; CALDEIRA, R. L.; ZHOU, X. Morphological and molecular characterization of invasive *Biomphalaria straminea* in southern China. **Infectious Diseases of Poverty**, v. 7, 120, 2018.

HAMILTON, C. A.; HENDRIXSON, B. E.; BREWER, M. S.; BOND, J. E. An evaluation of sampling effects on multiple DNA barcoding methods leads to an integrative approach for delimiting species: A case study of the North American tarantula genus *Aphonopelma* (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 71, p. 79–93, 2014.

HAUSDORF, B. Progress toward a general species concept. **Evolution**, v. 65, p. 923–931, 2011.

- HAUSDORF, B.; PARR, M.; SHAPPELL, L. J.; OLDELAND, J.; ROBINSON, D. G. The introduction of the European *Caucasotachea vindobonensis* (Gastropoda: Helicidae) in North America, its origin and its potential range. **Biological Invasions**, v. 23, p. 3281–3289, 2021.
- HAVEL, J. E.; BRUCKERHOFF, L. A.; FUNKHOUSER, M. A.; GEMBERLING, A. R. Resistance to desiccation in aquatic invasive snails and implications for their overland dispersal **Hydrobiologia**, v. 741, p. 89–100, 2014.
- HAYES, K., JOSHI, R., THIENGO, S. C.; COWIE, R. Out of South America: multiple origins of non-native apple snails in Asia. **Diversity and distributions**, v.14, p. 701–712, 2008.
- HAYES, K. A.; BURKS, R. L.; CASTRO-VAZQUEZ, A.; DARBY, P. C.; HERAS, H.; MARTÍN, P. R.; et al., Insights from an integrated view of the biology of apple snails (Caenogastropoda: Ampullariidae). **Malacologia**, v. 58, n. 1-2, p. 245–302, 2015.
- HEBERT PD, CYWINSKA A, BALL SL, DEWAARD JR. Biological identifications through DNA barcodes. *Proc Biol Sci.* v. 270, n. 1512, p. 313-21, 2003.
- HEIDARI, N. Ecological niche differentiation between *Acanthodactylus micropholis* and *A. khamirensis* (Sauria: Lacertidae) in southern Iran. **Zoologia**, v. 36, p. 1-5, 2019.
- HELLER, J.; MORDAN, P.; BEN-AMI, F.; SIVAN, N. Conchometrics, systematics and distribution of *Melanopsis* (Mollusca: Gastropoda) in the Levant. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v.144, p. 229–260, 2005.
- HENRIQUES-DE-OLIVEIRA, C.; BAPTISTA, D.; NESSIMIAN, J. Sewage input effects on the macroinvertebrate community associated to *Typha domingensis* Pers in a coastal lagoon in southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 67, p. 73–80, 2007.
- HERSHLER, R.; LIU, H-P.; SADA, D. W. Origin and diversification of the soldier meadow springsnails (Hydrobiidae: Pyrgulopsis), a species flock in the northwest Great Basin, United States. **Journal of Molluscan Studies**, v. 73, p. 167–183, 2007.
- HOANG, T. C.; TONG, X. Influence of water quality on zinc toxicity to the Florida apple snail (*Pomacea paludosa*) and sensitivity of freshwater snails to zinc. **Environmental Toxicology and Chemistry**, v. 34, p. 545–553, 2015.
- HOLOMUZKI, J. R.; BIGGS, B. J. F. Habitat-specific variation and performance trade-offs in shell armature of New Zealand mudsnails. **Ecology**, v. 87, p.1038–1047, 2006.
- HOVERMAN, J. T.; DAVIS, C. J.; WERNER, E.E.; SKELLY, D. K.; RELYER, R. A.; YUREWICZ, K. L. Environmental gradients and the structure of freshwater snail communities. **Ecography**, v. 34, p. 1049-1058, 2011.
- IBIKOUNLÉ, M.; GBÉDJISSI, L.; OGOUYÈMI-HOUNTO, A.; BATCHO, W.; KINDÉ-GAZARD, D.; MASSOUGBODJI, A. Schistosomose et géohelminthoses dans le nord-est du Bénin: cas des écoliers des communes de Nikki et de Pèrèrè. **Bulletin de la Société de Pathologie Exotique**, v.107, p. 171–176, 2014.
- ISAAC, N. J.; MALLET, J.; MACE, G. M. Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, v.19, n. 9, p. 464-469, 2004.
- ITAGAKI, H.; SUZUKI, N.; ITO, Y.; HARA, T.; WONDE, T. Study on the Ethiopian freshwater molluscs, especially on the identification, distribution and ecology of vector snails

- of human schistosomiasis. **Japanese Journal of Tropical Medicine and Hygiene**, v. 3, n. 2, p. 107-134, 1975.
- ITUARTE, C.; CUEZZO, G.; RAMÍREZ, R. Inventario preliminar de los moluscos terrestres y de agua dulce del área de la Reserva Los Amigos. Available on: <http://www.amazonconservation.org>, 2008.
- JADIN, R. C.; ORLOFSKE, S. A.; JEZKOVA, T.; BLAIR, C. Single-locus species delimitation and ecological niche modelling provide insights into the evolution, historical distribution and taxonomy of the Pacific chorus frogs. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 132, n. 3, p. 612–633, 2021.
- JUKES, T. H.; CANTOR, C. R. Evolution of protein molecules, in: mammalian protein metabolism, Vol. III, ed. H.N. Munro, Academic Press, New York, 21–131p, 1969.
- KAPLI, P., LUTTEROPP, S.; ZHANG, J.; KOBERT, K.; PAVLIDIS, P.; STAMATAKIS, A.; FLOURI, T. Multi-rate Poisson Tree Processes for single-locus species delimitation under Maximum Likelihood and Markov Chain Monte Carlo. **Bioinformatics**, v. 33, n. 11, p. 1630–1638, 2017.
- KAPPES, H.; HAASE, P. Slow, but steady: dispersal of freshwater molluscs. **Aquatic Sciences**, v. 74, p. 1–14, 2012.
- KATOH, K.; ROZEWICKI, J.; YAMADA, K. D. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. **Brief Bioinform**, v. 108, p. 1–7, 2017.
- KEKKONEN, M.; HEBERT, P. D. N. DNA barcode-based delineation of putative species: efficient start for taxonomic workflows. **Molecular Ecology Resources**, 14: 706-715, 2014.
- KELLING, S.; HOCHACHKA, W. M.; FINK, D.; RIEDEWALD, M.; CARUANA, R.; BALLARD, G.; HOOKER, G. Data-intensive science: a new paradigm for biodiversity studies. **BioScience**, v. 59, p. 613–620, 2009.
- KINGMAN, J. F. C. The coalescent. **Stochastic Processes and their Application**, v.13, n.3, p. 235-248, 1982.
- KNAPP, S.; LUGHADHA, E. N.; PATON, A. Taxonomic inflation, species concepts and global species lists. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 20, p. 7-8, 2005.
- KNOWLES, L. L.; CARSTENS, B. C. Delimiting species without monophyletic gene trees. **Systematic biology**, v. 56, n. 6, p. 887-895, 2007.
- KNUTSON, VL; GOSLINER, T. M. The first phylogenetic and species delimitation study of the nudibranch genus *Gymnodoris* reveals high species diversity (Gastropoda: Nudibranchia). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 171, 107470, 2022.
- KOCK, K.; WOLMARANS, C. Distribution and habitats of the alien invader freshwater snail *Physa acuta* in South Africa. **Water AS**, v. 33, p. 717–722, 2007.
- KOOPMAN, K. R.; COLLAS, F. P. L.; VAN DER VELDE G; VERBERK, W. C. E. P. Oxygen can limit heat tolerance in freshwater gastropods: differences between gill and lung breathers. **Hydrobiologia**, v. 763, p. 301–312, 2016.
- KOUDENOUKPO, Z. C.; ODOUNTAN, O. H.; VAN BOCXLAER, B.; SABLON, R.; CHIKOU, A.; BACKELJAU, T. Checklist of the fresh and brackish water snails (Mollusca, Gastropoda) of Bénin and adjacent West African ecoregions. **ZooKeys**, v. 942, p. 21-64, 2020.

- KUMAR, S.; STECHER, G.; TAMURA, K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. **Molecular Biology and Evolution**, v. 33, n. 7, p. 1870-4, 2016.
- KÜSTER, H. C.; DUNKER, W.; CLESSIN, S. Die Familie der Limnaeiden enthaltend die Genera Planorbis, Limnaeus, Physa und Amphipeplea. *In: Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. In: Systematisches Conchylien-Cabinet von Martini und Chemnitz*, I.17: Tit.+430 pp., 55, (1841-1886).
- LARREA, H.; OVIEDO, M.; HUAMÁN, P.; VIVAR, R.; PACHAS, L. Gasterópodos dulceacuicolas del departamento de Lima y su importancia médica. **Boletín de Lima**, v. 69, p. 39-42, 1990.
- LASSO, C. A.; MACHADO-ALLISON, A.; TAPHORN, D. C. Fishes and aquatic habitats of the Orinoco River Basin: diversity and conservation. **Journal of fish biology**, v. 89, n. 1, p. 174-191, 2016.
- LAWTON, S. P.; ALLAN, F.; HAYES, P. M.; SMIT, N. J. DNA barcoding of the medically important freshwater snail *Physa acuta* reveals multiple invasion events into Africa. **Acta Tropica**, v. 188, p. 86-92, 2018.
- LEAVITT, S. D.; MOREAU, C. S.; THORSTEN, L. H. The Dynamic Discipline of Species Delimitation: Progress Toward Effectively Recognizing Species Boundaries in Natural Populations. *In: UPRETI, D.; DIVAKAR, P.; SHUKLA, V.; BAJPAI, R. (eds). Recent Advances in Lichenology*, Springer, New Delhi, 2015, p. 11-44.
- LEME, J. Sobre a ocorrência do subgênero *Physella* no Brasil, e descrição de uma nova espécie (Mollusca, Gastropoda). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 19, p. 269-278, 1966.
- LEÓN, A. A. Evaluación de la Fauna Malacológica en la cuenca del Rio Bajo Madre de Dios. **Informe Final-TreeS**, v. 20, p. 1-26, 2011.
- LINSCOTT, T. M.; WEAVER, K.; MORALES, V.; PARENT, C. E. Assessing species number and genetic diversity of the Mountain snails (Oreohelnicidae). **Conservation Genetics**, 21: 971-985, 2020.
- LIU, H. P.; HERSHLER, R.; CLIFT, K. Mitochondrial DNA sequences reveal extensive cryptic diversity within a western American springsnail. **Molecular Ecology**, v. 12, p. 2771-2782, 2003.
- LODGE, D. M.; BROWN, K. M.; KLOSIEWSKI, S. P.; STEIN, R. A.; COVICH, A. P.; LEATHERS, B. K.; BRONMARK, C. Distribution of freshwater snails: spatial scale and the relative importance of physicochemical and biotic factors. **American Malacological Bulletin**, v. 5, p. 73-84, 1987.
- LUKHTANOV, V. A. Species delimitation and analysis of cryptic species diversity in the XXI century. **Entomological Review**, v. 99, p. 463-472, 2019.
- LYDEARD, C.; COWIE, R. H.; PONDER, W. F.; BOGAN, A. E.; BOUCHET, P.; CLARK, S. A.; CUMMINGS, K. S.; FREST, T. J.; GARGOMINY, O.; HERBERT, D. G.; HERSHLER, R.; PEREZ, K. E.; ROTH, B.; SEDDON, M.; STRONG, E. E.; THOMPSON, F. G. The global decline of nonmarine mollusks. **BioScience**, v. 54, p. 321-330, 2004.
- LYDEARD, C.; CAMPBELL, D. C.; GOLZ, M. *Physa acuta* Draparnaud, 1805 should be treated as a native of North America, not Europe. **Malacologia**, v. 59, p. 347-350, 2016

- LYSNE, S. J.; PEREZ, K. E.; BROWN, K. M.; MINTON, R. L.; SIDES, J. D. A review of freshwater gastropod conservation: challenges and opportunities. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 27, p. 463–470, 2008.
- MACE, G. M. The role of taxonomy in species conservation. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, v. 359; n. 1444, p. 711-719, 2004.
- MAHMOUD, M. S.; RICHTER, P.; SHALABY, H. A.; KANDIL, O. M.; HÄDER, P. Molluscicidal activity of chlorophyll extraction against the freshwater snails. **Journal of Coastal Life Medicine**, v.1, p. 98–101, 2013.
- MALDONADO, A.; VIEIRA, G.; LANFREDI, R. *Echinostoma luisreyi* n. sp. (Platyhelminthes: Digenea) by light and scanning electron microscopy. **Journal of Parasitology**, v. 89, p. 800–808, 2003.
- MALONE, C. R. Dispersal of freshwater gastropods by waterbirds. MSc thesis. Texas: Texas Technological College, 1965.
- MALTCHIK, L.; STENERT, C.; KOTZIAN, C. B. PEREIRA, D. Responses of freshwater molluscs to environmental factors in Southern Brazil wetlands. **Brazilian Journal of Biology**, v.70, n.3, p. 473-482, 2010.
- MANSOURI, M.; BENDALI-SAOUDI, F.; BENHAMED, D.; SOLTANI, N. Effect of *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* against *Culex pipiens* (Insecta: Culicidae). Effect of Bti on two non-target species *Eylais hamata* (Acari: Hydrachnidia) and *Physa marmorata* (Gastropoda: Physidae) and dosage of their GST biomarker. **Annals of Biological Research**, v. 4, p.85–92, 2013.
- MARTENS, E. Land and Freshwater Mollusca. *Biologia Centrali Americana*. **Zoología**, v. 9, p. 1–706, 1890-1901.
- MARTIN, P. R. Life cycle and production of the exotic snail *Physa venustula* (Pulmonata: Physidae) in the Napostá Grande stream, Southern Pampas, Argentina. **Journal of Freshwater Ecology**, v.16, p. 93–104, 2001.
- MARTÍNEZ-CABRERA, H. I.; SCHLICHTING, C. D.; SILANDER, J. A.; JONES, C. S. Low levels of climate niche conservatism may explain clade diversity patterns in the South African genus *Pelargonium* (Geraniaceae). **American Journal of Botany**, v. 99, n.5, p. 954-960, 2012.
- MEDEIROS, A. S., CRUZ, O. J.; FERNANDEZ, M. A. Esquistossomose mansônica e distribuição dos moluscos límnicos em criadouros naturais no Município de Niterói, Rio de Janeiro, Brasil. **Cadernos de Saúde Pública**, v. 18, p. 1463-1468, 2002.
- MEINEKE, E. K.; DAVIES, T. J.; DARU, B. H.; DAVIS, C. C. Biological collections for understanding biodiversity in the Anthropocene. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, 374, 20170386, 2019.
- MERA Y SIERRA, R.; ARTIGAS, P.; CUERVO, P.; DEIS, E.; SIDOTI, L.; MAS-COMA, S.; BARGUES, M. D. Fascioliasis transmission by *Lymnaea neotropica* confirmed by nuclear rDNA and mtDNA sequencing in Argentina. **Veterinary Parasitology**, v.166, n. 1–2, p. 73-79, 2009.
- MEYER, C. P.; PAULAY, G. DNA barcoding: error rates based on comprehensive sampling. **Plos Biology**, v. 3, e422, 2005.

- MICHALOUDI, E.; PAPAKOSTAS, S.; STAMOU, G.; NEDČLA, V.; TIHLAŘÍKOVÁ, E.; ZHANG, W.; DECLERCK, S. A. J. Reverse taxonomy applied to the *Brachionus calyciflorus* cryptic species complex: Morphometric analysis confirms species delimitations revealed by molecular phylogenetic analysis and allows the (re)description of four species. **Plos One**, v. 13, n. 9, e0203168, 2018.
- MIQUEL, S. E. Microanatomia e histologia del complejo peniano de *Stenophysa marmorata* (Guilding, 1828) (Gastropoda Basommatophora Physidae). **Revista de La Asociacion de Ciencias Naturales de Litoral**, v. 17, n. 2, p. 175-181, 1986.
- MIRALLES, A.; VENCES, M. New Metrics for Comparison of Taxonomies Reveal Striking Discrepancies among Species Delimitation Methods in Madascincus Lizards. **Plos One**, v. 8, n. 7, e68242, 2013.
- MODICA, M. V.; PUILLANDRE, N.; CASTELIN, M.; ZHANG, Y.; HOLFORD, M. A good compromise: rapid and robust species proxies for inventorying biodiversity hotspots using the Terebridae (Gastropoda: Conoidea). **Plos One**, v. 9, n.7, e102160, 2014.
- MOLLUSCABASE eds. 2022. MolluscaBase. Accessed at <http://www.molluscabase.org>. Acesso em 31, mar. De 2022.
- MONAGHAN, M. T.; WILD, R.; ELLIOT, M.; FUJISAWA, T.; BALKE, M.; INWARD, D. J.; LEES, D. C.; RANAIVOSOLO, R.; EGGLETON, P.; BARRACLOUGH, T. G.; VOGLER, A. P. Accelerated species inventory in Madagascar using coalescent-based models of species delineation. **Systematic Biology**, v. 58, n. 3, p. 298-311, 2009.
- MOORE, A. C.; BURCH, J. B.; DUDA, T. F. Recognition of a highly restricted freshwater snail lineage (Physidae: Physella) in southeastern Oregon: convergent evolution, historical context, and conservation considerations. **Conservation Genetics**, v. 16, p. 113–123, 2015.
- MORENO, Y. M. Caracterización de la biodiversidad acuática y de la calidad de las aguas de la quebrada Los Andes, El Carmen de Viboral, Antioquia. **Revista Institucional Universidad Tecnológica del Chocó**, v. 27, p. 85–91, 2008
- MORITZ, C. Defining 'Evolutionarily Significant Units' for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 9, n.10, p.373-755, 1994.
- MORITZ, C.; CICERO, C. DNA barcoding: promise and pitfalls. **Plos Biology**, v. 2, p. 1529-1531, 2004.
- MORNINGSTAR, C. R.; INOUE, K.; LANG, B.K.; BERG, D. J. comprehensive status, phylogenetic, and anatomical review of *Stagnicola caperata* (Say, 1829) in the south-west United States. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 28, n. 3, p. 527-534, 2018.
- MORNINGSTAR, C. R.; INOUE, K.; LANG, B. K.; BERG, D. J. A comprehensive status, phylogenetic, and anatomical review of *Stagnicola caperata* (Say, 1829) in the south-west United States. **Aquatic Conserv: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 28, p. 527– 53, 2018.
- MOTA, D. J. G.; MORAES, J.; NASCIMENTO, C.; KAWANO, T.; PINTO, P. L. S. Malacofauna límnic em pesqueiro de Itapecerica da Serra, São Paulo, Brasil: risco potencial na transmissão de helmintos. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 38, p. 297–312, 2012.
- NANTARAT, N.; SUTCHARIT, C.; TONGKERD, P.; WADE, C. M.; NAGGS, F.; PANHA, S. Phylogenetics and species delimitations of the operculated land snail *Cyclophorus volvulus*

- (Gastropoda: Cyclophoridae) reveal cryptic diversity and new species in Thailand. **Science Reports**, v. 9, 7041, 2019.
- NEWTON, L.G.; STARRETT, J.; HENDRIXSON, B. E.; DERKARABETIAN, S.; BOND, J. E. Integrative species delimitation reveals cryptic diversity in the southern Appalachian *Antrodiaetus unicolor* (Araneae: Antrodiaetidae) species complex. **Molecular Ecology**, 29: 2269–2287, 2020.
- NG, T. H.; TAN, S. K.; YEO, D. C. J. Clarifying the identity of the long-established, globally invasive *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae) in Singapore. **BioInvasions Records**, v. 4, n. 3, p. 189–194, 2015.
- NG, T. H.; LIMPANONT, Y.; CHUSONGSANG, Y.; CHUSONGSANG, P.; PANH, S. Correcting misidentifications and first confirmation of the globally invasive *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae) in Thailand and Laos. **BioInvasions Records**, v. 7, n. 1, p. 15–19, 2018.
- NÚÑEZ, V.; PELICHOTTI, P. E. Sinopsis y nuevas citas para la distribución de la familia Physidae en la Argentina (Gastropoda: Basommatophora). **Comunicaciones de La Sociedad Malacológica Del Uruguay**, v. 8, p. 259-261, 2003.
- NÚÑEZ, V. Differences on allocation of available resources, in growth, reproduction, and survival, in an exotic gastropod of Physidae compared to an endemic one. **Iheringia Série Zoologia**, v. 100, p. 275–279, 2010.
- NÚÑEZ, V. Revisión de dos especies de Physidae. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 82, p. 93–108, 2011.
- OHARI, Y.; HAYASHI, K.; MOHANTA, U. K.; OSHIDA, T.; ITAGAKI, T. Phylogenetic relationships between Lymnaeidae in relation to infection with *Fasciola* sp. in Hokkaido, Japan. **Molluscan Research**, v. 40, n. 2, p. 160-168, 2020.
- OHLWEILER, F. P.; EDUARDO, J. M.; TAKAHASHI, F. Y.; CREIN, G. A.; LUCA, L. R.; OLIVEIRA, R. C. Larvas de trematódeos associadas a moluscos de água doce em municípios da Região Metropolitana de São Paulo, Estado de São Paulo, Brasil. **Revista Pan-Amazônica de Saúde**, v. 4, p. 12–12, 2013.
- OHLWEILER, F. P.; ROSSIGNOLI, T. J.; PALASIO, R. G. S.; TUAN, R. Taxonomic diversity of *Biomphalaria* (Planorbidae) in São Paulo state, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 20, n. 2, e20200975, 2020.
- OLOYEDE, O. O.; OTARIGHO, B.; MORENIKEJI, O. Diversity, distribution and abundance of freshwater snails in Eleyele dam, Ibadan, south-west Nigeria. **Zoology and Ecology**, v. 27, p. 35–43, 2016.
- ORME, A. R. The Physical Geography of South America. *In: The tectonic framework of South America*. VEBLER, T.T.; YOUNG, K.R.; ORME, A.R. Oxford University Press, New York, p. 3-22, 2007.
- OSORIO-OLVERA, L.; LIRA-NORIEGA, A.; SOBERÓN, J.; PETERSON, A. T.; FALCONI, M., CONTRERAS-DÍAZ, R. G. et al. ntbox: An r package with graphical user interface for modelling and evaluating multidimensional ecological niches. **Methods in Ecology and Evolution**, v.11, n. 10, p. 1199-1206, 2020.
- PADIAL, J. M.; CASTROVIEJO-FISHER, S.; KÖHLER, J.; VILÀ, C.; CHAPARRO, J. C.; DE LA RIVA, I. Deciphering the products of evolution at the species level: The need for an integrative taxonomy. **Zoologica Scripta**, v. 38, p. 431–47, 2009.

- PADIAL, J. M.; MIRALLES, A.; LA RIVA, I; VENCES, M. The integrative future of taxonomy. **Frontiers in Zoology**, v. 7, 16, 2010.
- PALASIO, R. G. S.; GUIMARÃES, M. C. A.; OHLWEILER, F. P.; TUAN, R. Molecular and morphological identification of *Biomphalaria* species from the state of São Paulo, Brazil. **ZooKeys**, v. 668, p.11-32, 2017.
- PALASIO, R. G. S.; XAVIER, I. G.; CHIARAVALOTTI-NETO, F.; TUAN, R. Diversity of *Biomphalaria* spp. freshwater snails and associated mollusks in areas with schistosomiasis risk, using molecular and spatial analysis tools. **Biota Neotropica**, v. 19, n. 4, e20190746, 2019.
- PANTE, E.; SCHOELINCK, C.; PUILLANDRE, N. From integrative taxonomy to species description: One step beyond. **Systematic Biology**, v. 64, n. 1, p. 152–160, 2015.
- PARAENSE, W. L. *Physa marmorata* Guilding, 1828 (Pulmonata: Physidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 81, n. 4, p. 459-469, 1986.
- PARAENSE, W. L. *Physa cubensis* Pfeiffer, 1839 (Pulmonata: Physidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 82, p. 15-20, 1987.
- PARAENSE, W. L. *Lymnaea cousini* Jousseau, 1887, from Ecuador (Gastropoda: Lymnaeidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 90, n. 5, p. 605-609, 1995.
- PARAENSE, W. L. Planorbidae, Lymnaeidae and Physidae of Peru (Mollusca: Basommatophora). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, p. 767–771, 2003.
- PARAENSE, W. L.; POINTIER, J-P. *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae): a study of topotypic specimens. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, n. 4, p. 513-517, 2003.
- PARAENSE, W. L. Planorbidae, Lymnaeidae and Physidae of Ecuador (Mollusca: Basommatophora). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 99, p. 357–362, 2004.
- PARAENSE, W. L. Planorbidae, Lymnaeidae and Physidae of Argentina (Mollusca: Basommatophora). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v.100, p. 491–493, 2005.
- PARODIZ, J. J. Notas sobre *Physa* (Gastropoda, Pulmomata, Basommatophora). **Neotropica**, v. 2, p. 19-21, 1956.
- PEPE, M. S.; CALDEIRA, R. L.; CARVALHO, O. S.; MULLER, G.; JANNOTTI-PASSOS, L. K.; RODRIGUES, A. P.; AMARAL, H. L.; BERNE, M. E. A. *Biomphalaria* molluscs (Gastropoda, Planorbidae) in Rio Grande do Sul, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 104, p. 783-786, 2009.
- PEREIRA, A. E.; URIBE, N.; POINTIER, J-P. Lymnaeidae from Santander and bordering departments of Colombia: Morphological characterization, molecular identification and natural infection with *Fasciola hepatica*. **Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports**, v. 20, 100408, 2020.
- PEREZ, K. E.; MINTON, R. L. Practical applications for systematics and taxonomy in North American freshwater gastropod conservation. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 27, n. 2, p. 471-483, 2008.
- PETERSON, A. T.; PAPEŞ, M.; SOBERÓN, J. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. **Ecological modelling**, v. 213, n. 1, p. 63-72, 2008.

- PFENNINGER, M., CORDELLIER, M.; STREIT, B. Comparing the efficacy of morphologic and DNA-based taxonomy in the freshwater gastropod genus *Radix* (Basommatophora, Pulmonata). **BMC Evolutionary Biology**, v. 6, 100, 2006.
- PHILLIPS, S. J.; DUDÍK, M.; SCHAPIRE, R. E. [Internet] MaxEnt software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1), 2020. Available from url: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/MaxEnt/.
- PILGRIM, E. M.; JACKSON, S. A.; SWENSON, S.; TURCSANYI, I.; FRIEDMAN, E.; WEIGT, L.; BAGLEY, M. J. Incorporation of DNA barcoding into a large-scale biomonitoring program: opportunities and pitfalls. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 30, n. 1, p. 217–231, 2011.
- PINTO, H. A.; MELO, A. L. *Physa marmorata* (Molusca: Physidae) as intermediate host of *Echinostoma exile* (Trematoda: Echinostomatidae) in Brazil. **Neotropical Helminthology**, v. 6, p. 291–299, 2012.
- PIP, E.; FRANCK, J. P. C. Molecular phylogenetics of central Canadian Physidae (Pulmonata: Basommatophora). **Canadian Journal of Zoology**, v. 86, n. 1, p. 10–16, 2008.
- PLAM, M.; JØRGENSEN, A.; KRISTENSEN, T. K.; MADSEN, H. Sympatric *Biomphalaria* species (Gastropoda: Planorbidae) in Lake Albert, Uganda, show homoplasies in shell morphology. **African Zoology**, v. 43, n. 1, p. 34–44, 2008.
- POINTIER, J. P. Guide to the freshwater molluscs of the Lesser Antilles. Hackenheim: ConchBooks, 125 p., 2008.
- POINTIER, J. P.; NOYA, O.; ALARCON DE NOYA, B.; THERON, A. Distribution of Lymnaeidae (Mollusca: Pulmonata), intermediate snail hosts of *Fasciola hepatica* in Venezuela. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 104, p.790–796, 2009.
- POINTIER, J. P.; HURTREZ-BOUSSÈS, S. Bridging gaps in the molecular phylogeny of the Lymnaeidae (Gastropoda: Pulmonata), vectors of Fascioliasis. **BMC Evolutionary Biology**, v.10, 38, 2010.
- PONS, J.; BARRACLOUGH, T.; GOMEZ-ZURITA, J.; CARDOSO, A.; DURAN, D.; HAZELL, S.; KAMOUN, S.; SUMLIN, W.; VOGLER, A. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. **Systematic Biology**, v. 55, p. 595–610, 2006.
- POTIEZ, V. L. V.; MICHAUD, A. L. G. *Galerie des mollusques, ou catalogue méthodique, descriptif et raisonné des mollusques et coquilles du Muséum de Douai, Tome 1*. Baillièrre, Paris: Londres, 560 p, 1838.
- PRÉVOT, V.; JORDAENS, K.; SONET, G.; BACKELJAU, T. Exploring species level taxonomy and species delimitation methods in the facultatively self-Fertilizing land snail genus *Rumina* (Gastropoda: Pulmonata). **Plos One**, v. 8, n. 4, e60736, 2013.
- PULLANDRE, N.; LAMBERT, A.; BROUILLET, S.; ACHAZ, G. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. **Molecular Ecology**, v. 21, n. 8, p.1864-1877, 2012.
- PULLANDRE, N.; FEDOSOV, A. E.; ZAHARIAS, P.; AZNAR-CORMANO, L.; KANTOR, Y. I. A quest for the lost types of *Lophiotoma* (Gastropoda: Conoidea: Turridae): integrative taxonomy in a nomenclatural mess. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 2, p. 243–271, 2017.

- PULLANDRE, N.; BROUILLET, S.; ACHAZ, G. ASAP: assemble species by automatic partitioning. **Molecular Ecology Resources**, v. 21, p. 609– 620, 2021.
- PUJADAS, J. M.; FARBER, M.; POINTIER, J-P.; GIUDICI, C.; WISNIVESKY, C.; PREPELITCHI, L. New record for *Galba neotropica* (d'Orbigny, 1835) in Argentina, with a detailed analysis of its morphology and molecular characteristics. **Molluscan Research**, v. 35, n. 3, p. 153-160, 2015.
- PYRON, R. A.; COSTA, G. C.; PATTEN, M. A.; BURBRINK, F. T. Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. **Biological Reviews**, v. 90, n. 4, p. 1248–1262, 2015.
- QUEIROZ, V. S.; LUZ, E.; LEITE, L. C.; CÍRIO, S. M. *Fasciola hepatica* (Trematoda, Fasciolidae): estudo epidemiológico nos municípios de Bocaiúva do Sul e Tunas do Paraná (Brasil). **Acta Biológica Paranaense**, v. 31, p. 99–111, 2002.
- QUINTANA, C.; PENNINGTON, R. T.; ULLOA, C.U.; BALSLEV, H. 2017. Biogeographic Barriers in the Andes: Is the Amotape—Huancabamba Zone a Dispersal Barrier for Dry Forest Plants? **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.102, n. 3, p. 542-550, 2017.
- QUINTELA, M.; JOHANSSON, M. P.; RISTJÁNSSON, B. K.; BARREIRO, R.; LAURILA, A. AFLPs and mitochondrial haplotypes reveal local adaptation to extreme thermal environments in a freshwater gastropod. **Plos One**, v. 9, n. 7, e101821, 2014.
- R CORE TEAM., 2017. R: A language and environment for statistical computing. <https://www.R-project.org/>
- RABONE, M.; WIETHASE, J. H.; ALLAN, F.; GOUVRAS, A. N.; PENNANCE, T.; HAMIDOU, A. A.; WEBSTER, B. L.; LABBO, R.; EMERY, A. M.; GARBA, A. D.; ROLLINSON, D. Freshwater snails of biomedical importance in the Niger River Valley: evidence of temporal and spatial patterns in abundance, distribution and infection with *Schistosoma* spp. **Parasites and Vectors**, v.12, 498, 2019.
- RANNALA, B. The art and science of species delimitation, **Current Zoology**, v. 61, n. 5, p. 846–853, 2015.
- RAWLINGS, T. A.; AKER, J. M.; BRUNEL, P. Clarifying the Northern Distributional Limits of the Slipper Limpet *Crepidula fornicata* in the Northwestern Atlantic. **American Malacological Bulletin**, v. 29, p. 105–119, 2011.
- RAXWORTHY, C. J.; INGRAM, C. M.; RABIBISOA, N.; PEARSON, R. G. Applications of Ecological Niche Modeling for Species Delimitation: A Review and Empirical Evaluation Using Day Geckos (*Phelsuma*) from Madagascar, **Systematic Biology**, v. 56, n. 6, p. 907–923, 2007.
- RAZKIN, O.; GÓMEZ-MOLINER, B. J.; VARDINOYANNIS, K.; MARTÍNEZ-ORTÍ, A.; MADEIRA, M. J. Species delimitation for cryptic species complexes: case study of *Pyramidula* (Gastropoda, Pulmonata). **Zoologica Scripta**, v. 46, p. 55– 72, 2017.
- REBOITA, M.S.; GAN, M. A., ROCHA, R. P.; AMBRIZZ, T. Regimes de precipitação na América do Sul: uma revisão bibliográfica. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 25, n. 2, p. 185-204, 2010.
- REEVES, W. K.; DILLON, R. T. JR., DASCH, G. A. Freshwater snails (Mollusca: Gastropoda) from the Commonwealth of Dominica with a discussion of their roles in the transmission of parasites. **American Malacological Bulletin**, v.24, n. 1, p. 59-63, 2008.

- REIS, R.E.; ALBERT, J.S.; DI DARIO, F.; MINCARONE, M. M.; PETRY, P.; ROCHA, L.A. Fish biodiversity and conservation in South America. **Journal of Fish Biology**, v. 89, p. 12–47, 2016.
- REMIGIO, E. A.; LEPITZKI, D. A.; LEE, J. S.; HEBERT, P. D. Molecular systematic relationships and evidence for a recent origin of the thermal spring endemic snails *Physella johnsoni* and *Physella wrighti* (Pulmonata: Physidae). **Canadian Journal of Zoology**, v. 79, n. 11, p. 1941–1950, 2001.
- RIBEIRO, A. C. Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. **Neotropical Ichthyology**, v. 4, p. 225–246, 2006.
- RISSLER, L. J.; APODACA, J. J. Adding more ecology into species delimitation: ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides flavipunctatus*). **Systematic Biology**, v. 56, p. 924–942, 2007.
- ROBERTSON, T.; DÖRING, M.; GURALNICK, R.; BLOOM, D.; WIECZOREK, J.; BRAAK, K.; OTEGUI, J.; RUSSELL, L.; DESMET, P. The GBIF integrated publishing toolkit: facilitating the efficient publishing of biodiversity data on the internet. **PLoS One**, v. 9, n. 8, e102623, 2014.
- ROMERO-ALVAREZ D, ESCOBAR LE, VARELA S, LARKIN DJ, PHELPS NBD. Forecasting distributions of an aquatic invasive species (*Nitellopsis obtusa*) under future climate scenarios. **PLoS ONE**, v. 12, n.7, e0180930, 2017.
- ROSCOE, E. J. Aquatic snails found attached to feathers of white-faced glossy ibis. **The Wilson Bulletin**, v. 67, p. 66–67, 1955.
- RUDKO, S. P.; REIMINK, R. L.; FROELICH, K.; GORDY, M. A.; BLANKESPOOR, C. L.; HANINGTON, P. C. Use of qPCR-based cercariometry to assess swimmer's Itch in recreational lakes. **EcoHealth**, v. 15, p. 827–839, 2018.
- RUMI, A.; GREGORIC, D. E. G.; TASSARA, V. N. M. P.; MARTÍN, S. M.; ARMENGOL, M. F. L.; ROCHE, A. Biodiversidad de moluscos de agua dulce de la Región Mesopotámica, Argentina. **Miscelánea**, v. 12, p. 211–216, 2004.
- RUMI, A.; GREGORIC, D. E. G.; NÚÑEZ, V.; DARRIGRAN, G. A. Malacología Latinoamericana: Moluscos de agua dulce de Argentina. **Revista de Biología Tropical**, v. 56, p. 77–111, 2008.
- RUMI, A.; VOGLER, R. E.; BELTRAMINO, A. A. The South American distribution and southernmost record of *Biomphalaria peregrina* — a potential intermediate host of schistosomiasis. **PeerJ**, v. 5, e3401, 2017.
- RYDER, O. A. Species conservation and systematics: The dilemma of the subspecies. **Trends in Ecology & Evolution**, v.1, p. 9–10, 1986.
- SAADI, A. J.; DAVISON, A.; WADE, C. M. Molecular phylogeny of freshwater snails and limpets (Panpulmonata: Hygrophila). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 190, n. 2, p. 518–531, 2020.
- SAITO, T.; HIRANO, T.; PROZOROVA, L.; TU DO, V.; SULIKOWSKA-DROZD, A.; SITNIKOV, A. T.; SURENKHORLOO, P.; YAMAZAKI, D.; MORII, Y.; KAMEDA, Y.; FUKUDA, H.; CHIBA, S. Phylogeography of freshwater planorbid snails reveals diversification patterns in Eurasian continental islands. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 18, n. 1, p. 164, 2018.

- SAITO, T.; HIRANO, T.; YE, B.; PROZOROVA, L.; SHOVON, M.S.; DO, T.V.; KIMURA, K.; SURENKHORLOO, P.; KAMEDA, Y.; MORII, Y.; FUKUDA, H.; CHIBA, S. A comprehensive phylogeography of pond snail *Radix* revealed restrict colonization due to niche conservatism. **Ecology and Evolution**, v. 11, p. 18446–18459, 2021.
- SANTOS, S.B.; THIENGO, S. C.; FERNANDEZ, M. A.; MIYAHIRA, I. C.; SILVA, E. F.; LOPES, B. G.; GONÇALVES, I. C. B.; XIMENES, R. F.; LACERDA, L. E. M. Moluscos límnicos- Gastrópodes. *In: Espécies exóticas invasoras de águas continentais no Brasil*. Brasília: MMA, 791p., 2016.
- SAUER, J.; HAUSDORF, B. A comparison of DNA-based methods for delimiting species in a Cretan land snail radiation reveals shortcomings of exclusively molecular taxonomy. **Cladistics**, 28, p. 300-316, 2012.
- SAY, T. Description of univalve shells of the United States. **Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 2, n. 1, p. 149–179, 1821.
- SCHLICK-STEINER, B. C.; STEINER, F. M.; SEIFERT, B.; STAUFFER, C.; CHRISTIAN, E.; CROZIER, R. H. Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. **Annual Review of Entomology**, v. 55, p. 421-438, 2010.
- SCHNIEBS, K.; GLÖER, P.; VINARSKI, M. V.; HUNDSDOERFER, A. K. Intraspecific morphological and genetic variability in *Radix balthica* (Linnaeus 1758) (Gastropoda: Basommatophora: Lymnaeidae) with morphological comparison to other European *Radix* species. **Journal of Conchology**, v. 40, n. 6, p. 657-678, 2011.
- SCHNIEBS, K.; GLÖER, P.; VINARSKI, M. V.; HUNDSDOERFER, A. K. Intraspecific morphological and genetic variability in the European freshwater snail *Radix labiata* (Rossmassler, 1835) (Gastropoda: Basommatophora: Lymnaeidae). **Contributions to Zoology**, v. 82, n. 1, p. 55–68, 2013.
- SCHNIEBS, K.; GLÖER, P.; QUIÑONERO-SALGADO, S.; LOPEZ-SORIANO, J.; HUNDSDOERFER, A. K. The first record of *Galba cubensis* (L. Pfeiffer, 1839) (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeidae) from open fields of Europe. **Folia Malacologica**, v. 26, n. 1, p. 3-15, 2018.
- SHIROKAYA, A.; KEBAPÇI, Ü.; HAUFFE, T.; ALBRECHT, C. Unrecognized biodiversity in an old lake: a new species of *Acroloxus* Beck, 1837 (Pulmonata, Hygrophila, Acroloxidae) from Lake Eğirdir, Turkey. **Zoosystematics and Evolution**, v. 88, p. 159-170, 2012.
- SIBBR, 2022. <https://www.sibbr.gov.br/>. Acesso em: 20 de jul. de 2022.
- SITES, J. W.; MARSHALL, J. C. Delimiting species: a Renaissance issue in systematic biology, **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 9, p. 462-470, 2003.
- SITES, J. W.; MARSHALL, J. C. Operational Criteria for Delimiting Species. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 35, n.1, p. 199-227, 2004.
- SØRENSEN, L. V. G.; JØRGENSEN, A.; KRISTENSEN, T. K. Molecular diversity and phylogenetic relationships of the gastropod genus *Melanoides* in Lake Malawi. **African Zoology**, v. 40, n. 2, p. 79-191, 2005.
- SOUZA, C. P.; LIMA, L. C.; JANNOTTI-PASSOS, L. K.; FERREIRA, S. S.; GUIMARÃES, C. T.; VIEIRA, I. B. F.; MARIANI JUNIOR, R. Moluscos límnicos da microrregião de Belo Horizonte, MG, com ênfase nos vetores de parasitoses. **Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical**, v. 31, p. 449–456, 1998.

- SOUZA, M. A. A.; SOUZA, L. A.; MACHADO-COELHO, G. L. L.; MELO, A. L. Levantamento malacológico e mapeamento das áreas de risco para transmissão da esquistossomose mansoni no município de Mariana, Minas Gerais, Brasil. **Revista de Ciências Médicas e Biológicas**, v. 5, p. 132–139, 2006.
- SOUZA, M. A. A.; MELO, A. L. Caracterização de larvas de trematódeos emergentes de moluscos gastrópodes coletados em Mariana, Minas Gerais, Brasil. **Iheringia Série Zoológica**, v. 102, p. 11–18, 2012.
- SOWERBY, G. B. The genera of recent and fossil shells. *Limnea*. London, 4p, 1822.
- SPECIESLINK, 2022; <https://specieslink.net/>. Acesso em: 20 de jul. de 2022.
- SPYRA, A.; CIEPŁOK, A.; STRZELEC, M.; BABCZYŃSKA, A. 2019. Freshwater alien species *Physella acuta* (Draparnaud, 1805). A possible model for bioaccumulation of heavy metals. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 185, 109703, 2019.
- STAMATAKIS, A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. **Bioinformatics**, v. 30, n. 9, p. 1312–1313, 2014.
- STANDLEY, C. J., PREPELITCHI, L.; PIETROKOVSKY, S. M.; ISSIA, L.; STOTHARD, J. R.; WISNIVESKY-COLLI, C. Molecular characterization of cryptic and sympatric lymnaeid species from the *Galba/Fossarina* group in Mendoza Province, Northern Patagonia, Argentina. **Parasites Vectors**, v. 6, 304, 2013.
- STAROBOGATOV, Y. I. On the systematization of freshwater pulmonate molluscs. **Trudy Zoologicheskogo Instituta Leningrad**, v. 42, p. 280–304, 1967.
- SU, Q. A general pattern of the species abundance distribution. *PeerJ*, v. 6, e5928, 2018.
- TALAVERA, G.; CASTRESANA, J. Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments. **Systematic Biology**, v. 56, n. 4, p. 564-77, 2007.
- TALAVERA, G.; DINCĂ, V.; VILA, R. Factors affecting species delimitations with the GMYC model: insights from a butterfly survey. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 4, p.1101-1110, 2013.
- TAMURA, K.; BATTISTUZZI, F. U.; BILLING-ROSS, P.; MURILLO, O.; FILIPSKI, A.; KUMAR, S. Estimating divergence times in large molecular phylogenies. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 109, p. 19333–19338, 2012.
- TAMURA, K.; STECHER, G.; KUMAR, S. MEGA 11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 11. **Molecular Biology and Evolution**, v. 38, n. 7, p. 3022-3027, 2021.
- TANG, C. Q.; HUMPHREYS, A. M.; FONTANETO, D.; BARRACLOUGH, T. G. Effects of phylogenetic reconstruction method on the robustness of species delimitation using single-locus data. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, p. 1086-1094, 2014.
- TAVARÉ, S.; BALDING, D. J.; GRIFFITHS, R. C.; DONNELLY, P. Inferring Coalescence Times From DNA Sequence Data. **Genetics**, v. 145, n. 2, p. 505–518, 1997.
- TAYLOR, D. W. Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophila); biogeography, classification, morphology. **Revista de Biología Tropical**, v. 51, p. 1–287, 2003.
- TAYLOR, D. W. 2004. Revisión Morfológica de caracoles dulceacuícolas, familia Physidae. **Comunicaciones de la Sociedad Malacologica del Uruguay**, v. 8, p. 279–282, 2004.

- TE, G. A. The systematics of the Family Physidae (Basommatophora:Pulmonata). PhD thesis, University of Michigan, Ann Arbor, MI, 1978.
- TE, G. A. New classification system for the family Physidae. **Archiv für Molluskenkunde**, v. 110, p. 179–184, 1980.
- TELES, H. M. S.; FERREIRA, C. S.; CARVALHO, M. E.; LIMA, V. R.; ZACARIAS, F. Schistosomiasis mansoni in Bananal (State of São Paulo, Brazil): II. Intermediate hosts. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 97, p. 37–41, 2002.
- TELFER, A.; YOUNG, M.; QUINN, J.; PEREZ, K.; SOBEL, C.; SONES, J. et al., Biodiversity inventories in high gear: DNA barcoding facilitates a rapid biotic survey of a temperate nature reserve. **Biodiversity Data Journal**, v. 3: e6313, 2015.
- TENORIO, M. J.; ABALDE, S.; PARDOS-BLAS, J. R.; ZARDOYA, R. Taxonomic revision of West African cone snails (Gastropoda: Conidae) based upon mitogenomic studies: implications for conservation. **European Journal of Taxonomy**, v. 663, p. 1-89, 2020.
- THANOU, E; PARAGAMIAN, K; LYMBERAKIS, P. Social but lonely: Species delimitation of social voles and the evolutionary history of the only *Microtus* species living in Africa. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 58, p. 475– 498, 2020.
- THIELE, J. **Handbuch der Systematischen Weichtierkund**. Gustav Fischer, Jena, 1931–1935, suppl. I, p. 1–376.
- THIENGO, S. C.; FERNANDEZ, M. A.; BOAVENTURA, M. F.; STORTTI, M. A. A survey of freshwater gastropods in the Microrregião Serrana of the state of Rio de Janeiro, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 93, p. 233–234, 1998.
- THIENGO, S. C., FERNANDEZ, M. A., BOAVENTURA, M. F., GRAULT, C. E., SILVA, H. F., MATTOS, A. C.; SANTOS, S. B. Freshwater snails and schistosomiasis mansoni in the state of Rio de Janeiro, Brazil: I-Metropolitan Mesoregion. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 96, p. 177–184, 2001.
- THIENGO, S. C.; FERNANDEZ, M. A.; BOAVENTURA, M. F.; MAGALHÃES, M. G.; SANTOS, S. B. Freshwater snails and schistosomiasis mansoni in the state of Rio de Janeiro, Brazil: III-Baixas Mesoregion. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 97, p. 43–46, 2002a.
- THIENGO, S. C.; FERNANDEZ, M. A.; BOAVENTURA, M. F.; SANTOS, S. B.; MATTOS, A. C. Freshwater snails and schistosomiasis mansoni in the state of Rio de Janeiro, Brazil: II-Centro Fluminense Mesoregion. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 97, p. 621–626, 2002b.
- THIENGO, S. C.; MATTOS, A. C.; BOAVENTURA, M. F.; LOUREIRO, M. S.; SANTOS, S. B.; FERNANDEZ, M. A. Freshwater snails and schistosomiasis mansoni in the state of Rio de Janeiro, Brazil: V-Norte Fluminense Mesoregion. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 99, p. 99–103, 2004.
- THIENGO, S. C.; MATTOS, A. C.; SANTOS, S. B.; FERNANDEZ, M. A. Freshwater snails and schistosomiasis mansoni in the state of Rio de Janeiro, Brazil: VI-Noroeste Fluminense Mesoregion. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 101, p. 239-245, 2006.
- TINGLEY, R.; VALLINOTO, M.; SEQUEIRA, F.; KEARNEY, M. R. Realized niche shift during a global biological invasion. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, p. 10233–10238, 2014.

- TORRES, U.; GODSOE, W.; BUCKLEY, H. L.; PANY, M.; LUSTIN, A.; WORMER, S. P. Using niche conservatism information to prioritize hotspots of invasion by non-native freshwater invertebrates in New Zealand. **Diversity and Distributions**, 24: 1802–1815, 2018.
- TRIPATHY, B.; SAJAN, S. K. Moving at a snail pace: Sighting of globally invasive *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) in Budhabalanga River, India (Gastropoda, Physidae). **Ellipsaria**, v. 20, n. 4, p. 48-49, 2018.
- TURNER, R. D.; CLENCH, W. J. A new blind Physa from Wyoming with notes on its adaptation to the cave environment. **The Nautilus**, v. 88, p. 80–85, 1974.
- VALDOVINOS, Z. C. Estado de conocimiento de los Gastrópodos dulceacuícolas de Chile. **Gayana**, v. 70, p. 88–95, 2006.
- VAN LEEUWEN, C. H.; VAN DER VALDER, G. Prerequisites for flying snails: external transport potential of aquatic snails by waterbirds. **Freshwater Science**, v. 31, p. 963–972, 2012.
- VAN LEEUWEN, C. H.; VAN DER VALDER, G.; VAN LITH B.; KLAASSEN, M. Experimental quantification of long distance dispersal potential of aquatic snails in the gut of migratory birds. **PLoS one**, v.7, e32292, 2012.
- VAZ, J. F.; ELMOR, M. R. D.; GONÇALVES, L. M. C. Levantamento planorbídico do Estado de São Paulo: 8ª região Administrativa (Grande Área de São José do Rio Preto). **Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo**, v. 34, p. 527–534, 1992.
- VELASQUEZ, L. E.; CALDEIRA, R. L.; ESTRADA, V.; CARVALHO, O. Morphological and polymerase chain reaction restriction fragment length polymorphism characterization of *Biomphalaria kuhniana* and *Biomphalaria amazonica* from Colombia. Mem Inst Oswaldo Cruz 97(7): 997-1004, 2002.
- VERHAEGEN, G.; HAASE, M. All-inclusive descriptions of new freshwater snail taxa of the hyperdiverse family Tateidae (Gastropoda, Caenogastropoda) from the South Island of New Zealand. **European Journal of Taxonomy**, v. 731, n. 1, p. 71-96, 2021.
- version 11. **Molecular Biology and Evolution**, v. 38, n. 7, p. 3022–3027, 2021.
- VIDIGAL, T. H. D. A; MAGALHÃES, K. G.; KISSINGER, J. C.; CALDEIRA, R. L.; SIMPSON, A. J. G.; CARVALHO, O. S. A Multiplex-PCR approach to identification of the Brazilian intermediate hosts of *Schistosoma mansoni*. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 97, n. 1, p. 95-97, 2002.
- VINARSKI, M.; SCHNIEBS, K.; GLÖER, P.; HUNDSDOERFER, A. The taxonomic status and phylogenetic relationships of the genus *Aenigmomphiscola* Kruglov et Starobogatov, 1981 (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae). **Journal of Natural History**, v. 45, n. 33-34, p. 2049-2068, 2011.
- VINARSKI, M. V.; AKSENOVA, O. V.; BESPALAYA, Y. V.; BOLOTOV, I. N.; SCHNIEBS, K.; GOFAROV, M. Y.; KONDAKOV, A. V. *Radix dolgini*: The integrative taxonomic approach supports the species status of a Siberian endemic snail (Mollusca, Gastropoda, Lymnaeidae). **Comptes Rendus Biologies**, v. 339, n. 1, p. 24-36, 2016.
- VINARSKI, M. V.; BOLOTOV, I. N.; SCHNIEBS, K.; NEKHAEV, I. O.; HUNDSDOERFER, A. K. Endemics or strangers? The integrative re-appraisal of taxonomy and phylogeny of the Greenland Lymnaeidae (Mollusca: Gastropoda). **Comptes Rendus Biologies**, v. 340, n.11–12, p. 541-557, 2017a.

- VINARSKI, M. V. The history of an invasion: phases of the explosive spread of the physid snail *Physella acuta* through Europe, Transcaucasia and Central Asia. **Biological Invasions**, v. 19, n. 4, 1299–1314, 2017b.
- VINARSKI, M. The species question in freshwater malacology: from Linnaeus to the present day. **Folia Malacologica**, v. 26, p. 39-52, 2018.
- VINARSKI, M. V.; AKSENOVA, O. V.; BOLOTOV, I. N. Taxonomic assessment of genetically delineated species of radicine snails (Mollusca, Gastropoda, Lymnaeidae). **Zoosystematics and Evolution**, v. 96, n. 2, p. 577-608, 2020.
- VOGEL ELY, C.; BORDIGNON, S. A. L.; TREVISAN, R.; BOLDRINI, I. I. Implications of poor taxonomy in conservation. **Journal for Nature Conservation**, v. 36, p. 10-13, 2017.
- VOGLER, R.E.; BELTRAMINO, A. A.; SEDE, M. M.; GREGORIC, D. E. G.; NÚÑEZ, V. RUMI, A. The Giant African Snail, *Achatina fulica* (Gastropoda: Achatinidae): Using Bioclimatic Models to Identify South American Areas Susceptible to Invasion. **American Malacological Bulletin**, v. 3, n.1, p. 39-50, 2013.
- WALKER, B. A Synopsis of the classification of the freshwater Mollusca of North America, North of Mexico. Miscellaneous Publications, University of Michigan Press, Ann Arbor, 1918.
- WARREN, D. L.; GLOR, R. E.; TURELLI, M. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. **Evolution**, v. 62, p. 2868-2883, 2008.
- WARREN, D.L.; GLOR, R.E.; TURELLI, M. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. **Ecography**, v. 33, p. 607-611, 2010.
- WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPEEK, M. A.; DONOGHUE, M. J. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 33, p. 475–505, 2002.
- WEN, J.; ICKERT-BOND, S. M.; APPELHANS, M. S.; DORR, L. J.; FUNK, V. A. Collections-based systematics: Opportunities and outlook for 2050. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 53, p. 477-488, 2015.
- WETHINGTON, A. R.; GURALNICK, R. Are populations of physids from different hot-springs distinctive lineages? **American Malacological Bulletin**, v. 19, p. 135–144, 2004.
- WETHINGTON, A. R.; LYDEARD, C. A molecular phylogeny of Physidae (Gastropoda: Basommatophora) based on mitochondrial DNA sequences. **Journal of Molluscan Studies**, v. 73, p. 241–257, 2007.
- WETHINGTON, A. R.; WISE, J.; DILLON, R. T. Genetic and morphological characterization of the Physidae of South Carolina (Gastropoda: Pulmonata: Basommatophora), with description of a new species. **Nautilus**, v. 123, p. 282–292, 2009.
- WETHINGTON, A. R.; KIRKLAND, D.; DILLON, R. T. Sex bias in interspecific copulation between the hermaphroditic freshwater snails, *Physa acuta* and *P. pomilia*. **American Malacological Bulletin**, v. 30, p. 281–285, 2012.
- WIENS, J.J. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. **Evolution**, v. 58, p. 193-197, 2004.

- WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, p. 519-539, 2005.
- WINSTON, J. E. Archives of a small planet: The significance of museum collections and museum-based research in invertebrate taxonomy. **Zootaxa**, v. 1668, n. 1, p. 47-54, 2007.
- WITTMANN, F.; JUNK, W. J. The Amazon River basin. *In*: FINLAYSON, C. M.; MILTON, G. R.; PRENTICE, C.; DAVIDSON, N. C. **The wetland book: II: distribution, description and conservation**. Amsterdam, the Netherlands: Springer, 2016, p. 1–20.
- WOOD, C. L.; SOKOLOW, S. H.; JONES, I. J.; CHAMBERLIN, A. J.; LAFFERTY, K. D.; KURIS, A. M.; JOCQUE, M.; HOPKINS, S.; ADAMS, G.; BUCK, J. C. Precision mapping of snail habitat provides a powerful indicator of human schistosomiasis transmission. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, p. 23182–23191, 2019.
- WÜEST, R. O., ZIMMERMANN, N. E., ZURELL, D., ALEXANDER, J. M., FRITZ, S. A., HOF, C., KREFT, H., NORMAND, S., CABRAL, J. S.; SZEKELY, E. Macroecology in the age of Big Data—Where to go from here? **Journal of Biogeography**, v. 47, p. 1–12, 2020.
- XIA, X.; LEMEY, P. Assessing substitution saturation with DAMBE. Pp. 615–630, *In*: LEMEY, P.; SALEMI, M.; VANDAMME, A. **The Phylogenetic Handbook: A Practical Approach to Phylogenetic Analysis and Hypothesis Testing**. Cambridge: University Press, Cambridge, U.K., 723 pp, 2009.
- YOUNG, M. K.; SMITH, R.; PILGRIM, K. L.; SCHWARTZ, M. K. Molecular species delimitation refines the taxonomy of native and nonnative physinine snails in North America. **Scientific Reports**, v. 11, 21739, 2021.
- YULE, G. U. A Mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J.C. Willis, F.R.S. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Science**, v. 213, p. 21–87, 1924.
- ZAHARIAS, P.; KANTOR, Y. I.; FEDOSOV, A. E.; CRISCIONE, F.; HALLAN, A.; KANO, Y.; BARDIN, J.; PUILLANDRE, N. Just the once will not hurt: DNA suggests species lumping over two oceans in deep-sea snails (Cryptogemma). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 190, n. 2, p. 532–557, 2020.
- ZHANG, C.; ZHANG, D.-X.; ZHU, T.; YANG, Z. Evaluation of a Bayesian Coalescent Method of Species Delimitation. **Systematic Biology**, v. 60, n. 6, p. 747–761, 2011.
- ZHANG, J.; KAPLI, P.; PAVLIDIS, P.; STAMATAKIS, A. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. **Bioinformatics**, v. 29, p. 2869–2876, 2013.
- ZHAO, D.; KONG, L-F.; SASAKI, T.; LI, Q. Molecular Species Delimitation of the Genus *Reishia* (Mollusca: Gastropoda) along the Coasts of China and Korea. **Zoological Science**, v. 37, n.4, p. 382-390, 2020.
- ZILCH, A. Gastropoda. Part 2, Euthyneura. *In*: SCHINDEWOLF, A. **Handbuch der Palaeozoologie** Borntraeger, Berlin, 1959–1960.

GLOSSÁRIO

Cinturões orogênicos: são estruturas geológicas oriundas do tectonismo e correspondem à formação de cadeias montanhosas, apresentando as maiores altitudes do planeta.

Crátons: são estruturas geológicas presentes em áreas de estabilidade tectônica cuja gênese data da era Pré-cambriana. Essas estruturas se formaram por processos de sedimentação e erosão rochosa e podem ser classificadas como escudos cristalinos e bacias sedimentares.

Flexural: tipo de mecanismo de dobramento de rochas decorrente do tectonismo.

Graben: depressão de origem tectônica, com formato de vale alongado com fundo plano. Resulta dos movimentos combinados de falhas geológicas paralelas ou quase paralelas.

Piemonte: região situada entre a montanha e a planície. Depósito sedimentar no sopé das montanhas.

Subsidência: afundamento abrupto ou gradativo da superfície da terra, com pouco ou nenhum movimento horizontal.

Teoria da coalescência: é um modelo retrospectivo de genética populacional que a partir de uma amostra populacional rastreia todos os alelos de um gene compartilhados por todos os membros da população até chegar em uma única cópia ancestral (ancestral comum mais recente-MRCA).

APÊNDICE A – Informações sobre as sequências de nucleotídeos para o gene COI de representantes da família Physidae depositados no GenBank, utilizados no presente estudo.

Número de acesso no Genbank	Espécie nominal atribuída	Nome aceito	Número de sequências	ESUs
EU038377, MG421132 MG421979, HQ969868 HQ969869, HQ969870 KM611811, KM612034 MG421184, MG421227 MG421775, MG421886 MG422026, MG422101 MG422189, MG422251 MG422581, MG422604 MG422894, MG422992 MG423010, MG423320 MG423324	<i>Aplexa elongata</i>	<i>Sibirenauta elongata</i> (Say, 1821)	23	3 4 25
FJ373017, FR797859 FR797860	<i>Aplexa hypnorum</i>	<i>Aplexa hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	3	2
AY651203, KU221109 MH087549, MH087555 MH087611, MH087660 MH087666, GQ415033 GQ415035, GQ415036 GQ415037, KU221108 KX108844, KX108847 MF545164, MF978286 MG001331, MG001332 MH469637, MH649321 MH649322, MH649323 MH649324, MH649325 MH649326, MH649327 MH649328, MH649329 MH649330, MH649331 MH649332, MH649333 MH649334, MH649335 MH649336, MH649337 MH649338, MH649342 MH649343, MH649344 MH649346, MH649347 MH649348, MH649349 MH649350, MK308010 MK308050, MK308070 MK308092, MK308256 MK308280, LC429395 AY282589, AY651174 AY651181, AY651185 AY651186, AY651188 FJ373016, GQ415034 GQ415038, GQ415039 GU247993, GU247994 GU247995, GU247996 EU038355, EU038356 EU038357, EU038365 EU038366, EU038367 EU038368, EU038371 EU038372, EU038389 JX680971, JX680972 KF412768, KF737921	<i>Physa acuta</i>	<i>Physella acuta</i> (Draparnaud, 1805)	211	1 18 20 21 22 23 25

Número de acesso no Genbank	Espécie nominal atribuída	Nome aceite	Número de seqüências	ESUs
KF737922, KF737923 KF737924, KF737925 KF737926, KF737927 KF737928, F737929 KF737930, KF737931 KF737932, KF737933 KF737934, KF737935 KF737936, KF737937 KF737938, KF737939 KF737940, KF737941 KF737942, KF737943 KF737944, KF737945 KF737946, KF737947 KF737948, KF737949 KF737950, KF737951 KF737952, KF966541 KJ769123, KJ769124 KJ769126, KJ769127 KJ769128, KM067686 KM206698, KM206699 KM611944, KM611969 KM612022, KP171534 KP182983, KP182984 KP182985, KP182986 KT280433, KT280434 KT280435, KT280436 KT280437, KT280438 KT280439, KT280440 KT280441, KT280442 KT280443, KT280444 KT280445, KU221107 KU221110, KU221111 KX108845, KX108846 KX108848, KX108849 KX108850, KX108851 KX108852, KY319367 MF447756, MF694426 MF694427, MF694428 MF694429, MF694430 MF694431, MF694432 MF694433, MF694434 MF694435, MF694436 MF694437, MF694438 MF694439, MF694440 MF694441, MF694442 MF694443, MF694444 MF694445, MF694446 MF694447, MF694448 MF694449, MF694450 MF694451, MF694452 MF694453, MF694454 MF694455, MF694456 MF694457, MF694458 MF694459, MF694460 MF69446, MF694462 MF694463, MF694464 MF694465, MF694467 MF694468, MF694469 MF694470, MF694471 MF694472, MG976099 MG976114, JN614369				

Número de acesso no Genbank	Espécie nominal atribuída	Nome aceito	Número de seqüências	ESUs
EU038360, MG976187 MG976201, EU038361 MG595733, MG595734 MH649339, MH649340 MH649341, MH649345				
AY651189, AY651190 EU818796, FJ373018	<i>Physa fontinalis</i>	<i>Physa fontinalis</i> (Linnaeus, 1758)	4	6
AY651192, AY651193	<i>Physa heterostropha</i>	<i>Physa heterostropha</i> (Say, 1817)	2	21
EF488674	<i>Physella integra</i>	<i>Physella acuta</i> (Draparnaud, 1805)	1	21
KM612132, GU680874 GU680875, GU680876 GU680877, GU680878 GU680879, GU680880 GU680881, GU680882 GU680883, GU680884 GU680885, GU680886 GU680887, GU680888 GU680889, GU680890 GU680891, GU680892 GU680893, GU680894 GU680895, GU680896 GU680897, GU680898 GU680899, GU680900 GU680901, GU680902 GU680903, GU680904 GU680905, GU680906 HQ926913, HQ926916 HQ926917, HQ926922 HQ926925, HQ926926 HQ926938, HQ926944 HQ926946, HQ926950 HQ926951, HQ926952 HQ926953, HQ926957 HQ926958, HQ926959 HQ926960, HQ926963 HQ926966, KM611998 KM612008, KM612011 KM612172, MG001333 MG001334, MG001335 MG001336, MG421199 MG421678, MG421811 MG421913, MG422174 MG422196, MG422239 MG422268, MG422406 MG422476, MG422478 MG422603, MG422832 MG422875, MG422981 MG423164, MG423294 MG423326, MG423355 MG423363, KM612096	<i>Physa jennessi</i>	<i>Beringophysa jennessi</i> (Dall, 1919)	82	7 8 9
EU038369, EU038370	<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i> (Guil- ding, 1828)	2	5

Número de acesso no Genbank	Espécie nominal atribuída	Nome aceito	Número de sequências	ESUs
GU830942, GU830943 GU830944, GU830945 GU830946, GU830947 GU830948, GU830949 GU830950, GU830951 GU830952	<i>Physa natricina</i>	<i>Physa natricina</i> D. W. Taylor, 1988	11	14
EU038354, EU038353 EU038363, EU038364	<i>Physella pomilia</i>	<i>Physella pomilia</i> (Conrad, 1834)	4	11 12
EF488672, EF488673 KM612096	<i>Physa skinneri</i>	<i>Physa skinneri</i> D. W. Taylor, 1954	2	9
EU038375, EU038376	<i>Physa vernalis</i>	<i>Physa vernalis</i> Taylor & Jokinen, 1984	2	10
EF488680, EF488681	<i>Physa winnipegensis</i>	<i>Physella acuta</i> (Draparnaud, 1805)	2	21
AY651175, AY651176 AY651177	<i>Physa anatina</i>	<i>Physella acuta</i> (Draparnaud, 1805)	3	21
EU038358, EU038359 EU038378, EU038379 EU038380, EU038381 EU038382, EU038383 EU038384, EU038385 EU038386, EU038387 EU038388, EU038391 EU038392, HM431797 HM431800, HM431801 HM431805, HM431806 HM431807, HM431813 HM431814, HM431815 HQ926968, KM611804 KM611813, KM611852 KM611863, KM611920 KM611970, KM612044 KM612051, KM612060 KM612081, KM612098 KM612147, KM612149 KM612151, KM612153 KM612164, KM612166 KM612168, KM612182 KM612195, KM612226 KM612237, KM612258 MF544356, MF544437 MF545044, MF545122 MG421380, MG421410 MG421540, MG421606 MG421768, MG422018 MG422145, MG422342 MG422515, MG422801 MG422827, MG422849 MG422937, MG423367 MG423475, MG423530 MG507339, MG964024 MG964029	<i>Physella ancillaria</i>	<i>Physella ancillaria</i> (Say, 1825)	71	25
AY651201, AY651202	<i>Physa aurea</i>	<i>Physella gyrina</i> (Say, 1821)	2	25

Número de acesso no Genbank	Espécie nominal atribuída	Nome aceito	Número de sequências	ESUs
AY651183, AY651184	<i>Physa cupreonitens</i>	<i>Physella acuta</i> (Draparnaud, 1805)	2	21
KT706054, KT706957 KT707751, KT708102 KT708273, KT708705 MF544199, MF544361 MF544848, MF544881 MG421670, MG422900 MG964037, HQ660033 AF346740, AF346741 AF346742, AF346743 AF346744, AY651178 AY651180, AY651182 AY651187, AY651191 AY651197, AY651199 AY651200, EF488670 EF488671, EU038373 EU038374, EU038398 JF806435, JF806436 JF806437, JF806438 JF806439, KT831388 MK308008, MK308291	<i>Physella gyrina</i>	<i>Physella gyrina</i> (Say, 1821)	40	20 24 25
AY651194, AY651195 AY651196	<i>Physella hendersoni</i>	<i>Physella acuta</i> (Draparnaud, 1805)	3	13
AF346735, AF346736 AF346737, AF346738 AF346739, AY651172 AY651173	<i>Physella johnsoni</i>	<i>Physella johnsoni</i> (Clench, 1926)	7	25
AY651204, AY651205	<i>Physella spelunca</i>	<i>Physella spelunca</i> Turner & Clench, 1974	2	19
AY651170	<i>Physella virgata</i>	<i>Physella virgata</i> (Gould, 1855)	1	21
AY651179	<i>Physa wolfiana</i>	<i>Physella gyrina</i> (Say, 1821)	1	25
AF346745, AF419323	<i>Physella wrighti</i>	<i>Physella gyrina</i> (Say, 1821)	1	25
AY651198, KF305417 KF305420, KF305421 KF305422, KF305423 KF305424, KF305425 KF305426, KF305427 KF305418, KF305419	<i>Physella zionis</i>	<i>Physella zionis</i> (Pilsbry, 1926)	12	15 16 17

APÊNDICE B – Informações sobre os registros de ocorrências de representantes da família na América do Sul utilizados no presente trabalho.

Espécie	Nome aceito (MolluscaBase)	Longitude	Latitude	Pais	Fonte do registro*
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-51.217811	-30.036744	Brasil	PUCRS
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-51.895706	-27.715787	Brasil	PUCRS
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-49.728236	-29.338415	Brasil	PUCRS
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-55.181956	-28.046008	Brasil	PUCRS
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-54.101128	-29.468295	Brasil	PUCRS
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-56.007608	-28.660995	Brasil	PUCRS
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-55.349652	-27.966432	Argentina	PUCRS
<i>Aplexa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-44.628017	-22.382031	Brasil	Barth (1957)
<i>Aplexa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-43.222749	-22.899642	Brasil	SiBBr
<i>Aplexa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-43.710339	-22.609993	Brasil	SiBBr
<i>Aplexa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-43.078122	-22.953388	Brasil	SiBBr
<i>Physa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-46.639557	-23.555772	Brasil	SiBBr
<i>Physa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-47.648074	-22.73435	Brasil	SiBBr
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-75.015149	-9.189969	Peru	GBIF
<i>Aplecta carolita</i>	<i>Mayabina carolita</i>	-75.510833	3.188056	Colombia	GBIF
<i>Aplecta carolita</i>	<i>Mayabina carolita</i>	-77.05	-12.05	Peru	GBIF
<i>Aplecta carolita</i>	<i>Mayabina carolita</i>	-77.139038	-12.061034	Peru	GBIF
<i>Aplecta carolita</i>	<i>Mayabina carolita</i>	-79.00285255	-1.992136575	Equador	GBIF
<i>Aplecta carolita</i>	<i>Mayabina carolita</i>	-80.695864	-4.499999	Peru	GBIF
<i>Aplecta carolita</i>	<i>Mayabina carolita</i>	-78.506938	-7.158203	Peru	GBIF
<i>Aplecta carolita</i>	<i>Mayabina carolita</i>	-78.045205	-7.816461	Peru	GBIF
<i>Physa venezuelensis</i>	<i>Aplexa venezuelensis</i>	-69.816201	9.076507	Venezuela	GBIF
<i>Aplecta gualbertoi</i>	<i>Mexinauta peruvianus</i>	-78.436695	-0.185627	Ecuador	MCZ
<i>Aplexa peruviana</i>	<i>Mexinauta peruvianus</i>	-76.894136	-12.258417	Peru	Larrea et al. (1990)
<i>Aplexa peruviana</i>	<i>Mexinauta peruvianus</i>	-77.13407	-11.938734	Peru	Larrea et al. (1990)
<i>Physa peruviana</i>	<i>Mexinauta peruvianus</i>	-78	-5	Peru	SPECIESLINK
<i>Physa peruviana</i>	<i>Mexinauta peruvianus</i>	-70.099979	-12.568971	Peru	ANSP
<i>Physa peruviana</i>	<i>Mexinauta peruvianus</i>	-77.042754	-12.046373	Peru	SPECIESLINK
<i>Physa peruviana</i>	<i>Mexinauta peruvianus</i>	-76	-10	Peru	GBIF
<i>Physa peruviana</i>	<i>Mexinauta peruvianus</i>	-78.090708	-7.394711	Peru	SPECIESLINK
<i>Physa peruviana</i>	<i>Mexinauta peruvianus</i>	-77.258889	-11.56	Peru	SPECIESLINK
<i>Physa spiculata</i>	<i>Mayabina spiculata</i>	-80.6853986	-2.4011794	Ecuador	GBIF
<i>Physa nodulosa</i>	<i>Physella venustula</i>	-71.699939	-30.729562	Chile	GBIF
<i>Physa nodulosa</i>	<i>Physella venustula</i>	-71.284421	-31.672642	Chile	GBIF
<i>Physa nodulosa</i>	<i>Physella venustula</i>	-71.556316	-31.622396	Chile	GBIF

<i>Physa nodulosa</i>	<i>Physella venustula</i>	-71.244971	-29.897181	Chile	GBIF
<i>Physa papaveroi</i>	<i>Physa papaveroi</i>	-46.331777	-23.959219	Brasil	SiBBr
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-46.42513889	-23.89647222	Brasil	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-55.02644444	-26.80890278	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-55.91558333	-27.34922222	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-56.74447222	-36.35319444	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-57.85341667	-34.12627778	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-57.98636111	-34.82433333	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-58.02552778	-26.03047222	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-58.07294444	-29.15038889	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-58.34261111	-34.63405556	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-58.43127778	-34.55905556	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-58.50916667	-34.56980556	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-58.75	-33.3	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-58.89361111	-27.47855556	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-59.29352778	-35.01028056	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-59.43519444	-26.55686111	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-60.63344444	-34.63369444	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-62.12477778	-24.20569444	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-62.71991111	-22.33389167	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-62.88438889	-30.80075	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-64.38519444	-22.95791667	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-64.3925	-23.56194444	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-64.6370	-24.73311111	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-64.63905556	-24.70797222	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-64.65188889	-24.70416667	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-64.91083333	-25.42372222	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-64.99416667	-26.24038889	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-65.28383333	-36.19133333	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-65.28880556	-26.19108333	Argentina	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-55.42605556	-31.58172222	Uruguai	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-55.72061111	-32.83955556	Uruguai	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-56.05513889	-34.88408333	Uruguai	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-56.15766667	-34.89433333	Uruguai	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-56.20308333	-34.10655556	Uruguai	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis var. minor</i>	<i>Physa rivalis var. minor</i>	-56.34761111	-34.85219444	Uruguai	Ovando (2014)

<i>Physa rivalis</i> var. <i>minor</i>	<i>Physa rivalis</i> var. <i>minor</i>	-57.69538889	-34.13891667	Uruguai	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis</i> var. <i>minor</i>	<i>Physa rivalis</i> var. <i>minor</i>	-57.89702778	-31.20636111	Uruguai	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis</i> var. <i>minor</i>	<i>Physa rivalis</i> var. <i>minor</i>	-57.92528889	-30.98402778	Uruguai	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis</i> var. <i>minor</i>	<i>Physa rivalis</i> var. <i>minor</i>	-58.02708333	-33.2230	Uruguai	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis</i> var. <i>minor</i>	<i>Physa rivalis</i> var. <i>minor</i>	-58.06683333	-32.320025	Uruguai	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis</i> var. <i>minor</i>	<i>Physa rivalis</i> var. <i>minor</i>	-53.94278333	-32.70238889	Uruguai	Ovando (2014)
<i>Physa rivalis</i>	<i>Physa rivalis</i>	-58.251352	-34.182558	Argentina	GBIF
<i>Physa rivalis</i>	<i>Physa rivalis</i>	-43.278065	-11.560717	Brasil	MCZ
<i>Stenophysa rivalis</i>	<i>Physa rivalis</i>	-52.3833	-27.1833	Brasil	GBIF
<i>Aplexa rivalis</i>	<i>Aplexa rivalis</i>	-46.318982	-23.976528	Brasil	SiBBr
<i>Physa rivalis</i>	<i>Physa rivalis</i>	-77.041425	-12.048269	Peru	NHMUK
<i>Physa rivalis</i>	<i>Physa rivalis</i>	-56.0587	-34.8623	Uruguai	GBIF
<i>Physa aspii</i>	<i>Physa aspii</i>	-58.72488889	-30.42085	Argentina	Fernandez (1981) in Núñez (2003)
<i>Physa aspii</i>	<i>Physa aspii</i>	-58.82004167	-35.97433333	Argentina	GBIF
<i>Physa aspii</i>	<i>Physa aspii</i>	-65.423198	-24.782127	Argentina	Fernandez (1981) in Núñez (2003)
<i>Physa aspii</i>	<i>Physa aspii</i>	-58.175659	-26.185747	Argentina	GBIF
<i>Physa loosi</i>	<i>Physa loosi</i>	-68.483276	-31.533510	Argentina	GBIF
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-57.533333	-35.033333	Argentina	Núñez (2010)
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-57.933333	-34.916667	Argentina	Núñez (2011)
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-57.983333	-34.816667	Argentina	Núñez (2011)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-55	-27	Argentina	SPECIESLINK
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.7837487	-22.84644769	Argentina	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.056213	-21.640474	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.108406	-21.474369	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.13445	-21.977989	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.252686	-21.599503	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.280842	-21.898167	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.315469	-21.753392	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.353589	-21.375489	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.400106	-21.444969	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.449475	-21.263728	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.462433	-21.831478	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.475278	-21.475633	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.479275	-21.363686	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.585261	-21.213436	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.606619	-21.727772	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.617667	-21.490656	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.642983	-21.322617	Brasil	Thiengo et al. (2006)

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.655686	-22.188811	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.676042	-22.0133	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.689019	-21.432736	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.699267	-22.030669	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.724111	-21.027122	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.732553	-21.105947	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.750931	-21.644856	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.800703	-21.8979	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.803506	-21.410283	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.806817	-21.077114	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.841875	-21.593383	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.853106	-20.9806	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.871475	-21.984881	Brasil	Thiengo et al. 2002b
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.874346	-22.066903	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.886372	-21.210347	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.887903	-21.675669	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.905286	-21.349853	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.907836	-21.464225	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.909308	-20.820658	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.913436	-21.038247	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.91735	-21.578742	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.936839	-22.531225	Brasil	Thiengo et al. (2002a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.942767	-22.042631	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.950231	-20.92975	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.964861	-22.324547	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.978339	-22.261044	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.97915	-21.721011	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.990089	-22.573906	Brasil	Thiengo et al. (2002a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.990231	-21.034822	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.992289	-21.624258	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.997958	-21.950194	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.0068	-21.781028	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.015969	-21.182628	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.023956	-22.607222	Brasil	Thiengo et al. (2002a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.029603	-21.466453	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.030703	-21.325086	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.038414	-20.967008	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.04435	-22.047728	Brasil	Thiengo et al. (2002b)

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.049169	-22.230375	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.070203	-21.674197	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.071544	-22.134789	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.073214	-21.51035	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.087686	-21.822858	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.088394	-22.388478	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.095283	-21.428814	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.098367	-21.623697	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.101694	-22.190864	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.116606	-21.170778	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.117647	-21.209033	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.121508	-21.098356	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.129308	-21.335703	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.129339	-21.817967	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.130214	-21.954875	Brasil	Thiengo et al. 2002b
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.134703	-21.711522	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.142642	-21.580508	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.160533	-22.062861	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.173131	-21.760592	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.181664	-21.542083	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.189906	-21.410792	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.221997	-21.576631	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.236397	-22.198172	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.246611	-21.483806	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.253956	-21.98315	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.256147	-21.847878	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.257919	-22.716217	Brasil	Thiengo et al. (2002a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.268794	-21.906114	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.297386	-22.235967	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.327483	-22.306964	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.341847	-21.971717	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.356436	-22.018003	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.365992	-22.791986	Brasil	Thiengo et al. (2002a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.380464	-21.751833	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.394189	-22.481203	Brasil	Thiengo et al. (2002a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.399858	-22.163242	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.417636	-22.157983	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.478975	-22.904033	Brasil	Thiengo et al. (2002a)

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.483936	-22.924186	Brasil	Thiengo et al. (2002a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.489889	-21.864692	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.522622	-22.054867	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.530906	-22.784972	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.532483	-22.27	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.545581	-21.822886	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.563881	-22.884236	Brasil	Thiengo et al. (2002a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.600053	-21.925428	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.645367	-22.709256	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.656344	-22.093625	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.669472	-22.495278	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.694986	-22.56325	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.702244	-21.897189	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.777158	-22.116492	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.780753	-22.825956	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.796164	-22.489328	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.820678	-22.913456	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.866586	-22.745914	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.92856	-22.947378	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.973991	-22.533144	Brasil	Thiengo et al. (2010)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.974942	-22.519353	Brasil	Thiengo et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.977043	-22.858161	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.984875	-22.029036	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.030478	-22.949044	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.040336	-22.665953	Brasil	Thiengo et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.048864	-22.551997	Brasil	Thiengo et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.062011	-22.846067	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.075111	-22.939468	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.10125	-22.231206	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.110494	-22.138639	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.125636	-22.700144	Brasil	Thiengo et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.185208	-22.579208	Brasil	Thiengo et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.221574	-22.905241	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.280711	-22.151361	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.306478	-22.718664	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.31025	-22.573719	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.319374	-22.198201	Brasil	Thiengo et al. 2002b
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.3214	-22.801581	Brasil	Thiengo et al. (2001)

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.359572	-22.010731	Brasil	Thiengo et al. (2002b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.383181	-22.812092	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.387412	-22.768373	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.404797	-22.319836	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.422967	-22.2365	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.445491	-22.440754	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.473161	-22.217656	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.474642	-22.443418	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.510524	-22.471159	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.560344	-22.704672	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.565619	-22.780097	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.569675	-22.427783	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.570442	-22.531792	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.588992	-22.288197	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.607457	-22.512299	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.630356	-22.212264	Brasil	(Thiengo et al. 2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.661767	-19.900442	Brasil	Souza et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.665006	-22.656039	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.677403	-22.550042	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.680983	-22.906236	Brasil	Thiengo et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.690672	-22.735819	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.698897	-22.602431	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.751622	-22.157581	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.783883	-22.776881	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.790094	-20.088803	Brasil	Souza et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.805303	-22.871578	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.806461	-19.964511	Brasil	Souza et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.814733	-22.516686	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.849297	-19.978794	Brasil	Souza et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.857922	-19.878475	Brasil	Souza et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.885717	-22.904122	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.886578	-19.644964	Brasil	Souza et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.910858	-19.785717	Brasil	Souza et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.910919	-22.921303	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.919108	-22.298322	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.920178	-19.689133	Brasil	Souza et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.931732	-22.510522	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.938264	-22.928481	Brasil	Thiengo et al. (2001)

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.945539	-22.470944	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.996953	-22.515444	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.004722	-22.686894	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.038819	-19.620322	Brasil	Souza et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.041178	-22.935447	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.044144	-22.603256	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.056725	-22.222408	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.079486	-19.754481	Brasil	Souza et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.087092	-22.6555	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.096344	-19.893539	Brasil	Souza et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.115497	-22.382622	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.138653	-22.530917	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.14722	-22.649255	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.175236	-22.538794	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.180344	-19.956058	Brasil	Souza et al. (1998)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.190472	-22.832708	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.212115	-22.987598	Brasil	Thiengo et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.252864	-22.293503	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.285622	-22.972103	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.296384	-22.402617	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.306792	-22.294336	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.320347	-22.679264	Brasil	Teles et al. (2002)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.399518	-22.342982	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.445353	-22.969672	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.447769	-22.971636	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.526297	-23.021875	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.5323	-22.330286	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.648492	-23.242536	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.6678	-22.502147	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.747878	-23.221386	Brasil	Thiengo et al. (2004a)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.803489	-2.953713	Brasil	Cantanhede et al. (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.851701	-2.575064	Brasil	Cantanhede et al. (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.893714	-2.644106	Brasil	Cantanhede et al. (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.899592	-3.840589	Brasil	Cantanhede et al. (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.021158	-14.241561	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.095828	-13.996472	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.098867	-14.158464	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.162814	-14.544003	Brasil	Thiengo et al. (2005)

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.208867	-13.510444	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.212808	-13.535761	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.301753	-13.832316	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.333986	-14.156272	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.349164	-13.603258	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.448475	-14.477683	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.478181	-13.394375	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.498158	-14.471906	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.499378	-14.471328	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.545817	-14.470658	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.572317	-14.262906	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.573853	-13.785519	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.614289	-14.0187	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.7503	-14.937978	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.920103	-14.967186	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.931108	-15.138433	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.978345	-14.07685	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.083308	-14.352128	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.100644	-25.219061	Brasil	Queiroz et al. (2002)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.123897	-15.138586	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.131442	-14.511883	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.233164	-14.680797	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.257047	-14.450261	Brasil	Thiengo et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.28915	-21.205364	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.310556	-25.429167	Brasil	El-Kouba et al. (2008)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.515424	-21.230767	Brasil	Thiengo et al. (2004b)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.133375	-15.575558	Brasil	Fernandez et al. (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.339886	-14.712717	Brasil	Fernandez et al. (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.412714	-14.827275	Brasil	Fernandez et al. (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.448308	-14.401811	Brasil	Fernandez et al. (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.482119	-15.240263	Brasil	Fernandez et al. (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.493525	-14.4981	Brasil	Fernandez et al. (2014)
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.0946	-24.9762	Brasil	Queiroz et al. (2002)
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.087528	-24.300667	Brasil	Muniz (2007)
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.016956	-24.299722	Brasil	Muniz (2007)
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.067417	-24.313306	Brasil	Muniz (2007)
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.067417	-24.3185	Brasil	Muniz (2007)
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.061139	-24.294472	Brasil	Muniz (2007)

<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.065722	-24.316028	Brasil	Muniz (2007)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.888655	-19.636713	Brasil	Mattos (2017)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-34.82775	-7.591444	Brasil	Souza et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-34.828917	-7.591889	Brasil	Souza et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-34.833472	-7.577833	Brasil	Souza et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-34.833806	-7.578861	Brasil	Souza et al. (2006)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.243139	-7.999819	Brasil	Almeida et al. (2018)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.237918	-20.440502	Brasil	Souza et al. (2012)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.411525	-21.942806	Brasil	Lamego (2015)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.494593	-21.769937	Brasil	Lamego (2015)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.106897	-20.027398	Brasil	Callisto et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.709902	-20.173404	Brasil	Barbosa (2011)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.81175	-23.685167	Brasil	Mota et al. (2012)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-53.057732	-18.013472	Brasil	Teles et al. (1991)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-64.400056	-6.528492	Brasil	Maciel et al. (2018)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-64.696955	-3.359411	Brasil	Paraense (1986)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.220944	-7.202778	Brasil	Bandeira (2011)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-37.005278	-6.456583	Brasil	Andrade (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.532333	-7.323694	Brasil	Andrade (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-37.805139	-6.769444	Brasil	Andrade (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.261472	-6.731917	Brasil	Andrade (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-39.427111	-8.448944	Brasil	Andrade (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.747333	-7.502222	Brasil	Andrade (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-39.094278	-7.819833	Brasil	Andrade (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-40.832306	-9.468694	Brasil	Andrade (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.691394	-20.523549	Brasil	Silva & Melo (2013)
<i>Aplexa (Stenophysa) marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.998667	-29.959692	Brasil	Agudo Padrón & Lenhard (2011)
<i>Aplexa (Stenophysa) marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-51.114136	-29.957611	Brasil	Agudo Padrón & Lenhard (2011)
<i>Aplexa (Stenophysa) marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-51.159033	-29.925356	Brasil	Agudo Padrón & Lenhard (2011)
<i>Aplexa brasiliensis</i>	<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-44.628017	-22.382031	Brasil	Agudo Padrón & Lenhard (2011)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.533445	-20.762615	Brasil	Pinto et al. (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.843272	-22.411072	Brasil	Henriques-de-Oliveira et al. (2007)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.689167	-22.046111	Brasil	Maldonado et al. (2003)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.966667	-22.533333	Brasil	Giovanelli et al. (2005)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.977619	-22.918536	Brasil	Medeiros et al. (2002)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.992375	-22.915444	Brasil	Medeiros et al. (2002)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.995139	-22.897736	Brasil	Medeiros et al. (2002)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.995444	-22.897669	Brasil	Medeiros et al. (2002)

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.002553	-22.935617	Brasil	Medeiros et al. (2002)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.005039	-22.936911	Brasil	Medeiros et al. (2002)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.092172	-22.892661	Brasil	Medeiros et al. (2002)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.09295	-22.884106	Brasil	Medeiros et al. (2002)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.994444	-19.838333	Brasil	Pinto & Melo (2012)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.661933	-23.584142	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.943708	-23.097456	Brasil	Carvalho et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.047494	-22.871753	Brasil	Carvalho et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.071428	-22.813069	Brasil	Carvalho et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.086622	-22.866669	Brasil	Carvalho et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.137225	-22.9456	Brasil	Carvalho et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.146128	-22.763167	Brasil	Carvalho et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.178542	-22.932819	Brasil	Carvalho et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.214867	-22.727572	Brasil	Carvalho et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.375111	-21.934642	Brasil	Carvalho et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.604042	-24.504642	Brasil	Carvalho et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.631341	-22.712597	Brasil	Carvalho et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.858178	-24.512703	Brasil	Carvalho et al. (2001)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.478417	-27.656572	Brasil	Agudo-Padrón (2008)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.479544	-27.671208	Brasil	Agudo-Padrón (2008)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.620528	-27.830731	Brasil	Agudo-Padrón (2008)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.663006	-27.643736	Brasil	Agudo-Padrón (2008)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.788539	-21.168775	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.793528	-21.083419	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.835892	-21.220103	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.902686	-20.74825	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.904825	-21.179333	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.940111	-20.486208	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.968658	-21.134639	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.048511	-21.349131	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.060814	-21054	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.231964	-20.793864	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.233675	-21.466639	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.247475	-21.079803	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.311103	-20.537417	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.350753	-20.189325	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.366539	-20.809267	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.403353	-21.275503	Brasil	Vaz et al. (1992)

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.44335	-20.385544	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.446328	-20.626214	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.491808	-20.827469	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.503017	-21.335378	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.57795	-20.881514	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.654142	-21.164025	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.714961	-20.777664	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.928197	-21.019578	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.961067	-20.820269	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.261611	-20.292925	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.378692	-20.381183	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.398006	-20.270581	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.519914	-20.124236	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.530756	-20.285114	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.818764	-20.143603	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.867706	-20.235286	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.903497	-20.074164	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.966231	-20.207511	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-51.008903	-20.178561	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-51.166578	-22.118431	Brasil	Vaz et al. (1992)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-52.183336	-26.779511	Brasil	Agudo-Padron (2008)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-52.184389	-26.772439	Brasil	Agudo-Padron (2008)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.442378	-11.431669	Brasil	Coimbra & Santos (1986)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.759006	-11.705853	Brasil	Coimbra & Santos (1986)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.941669	-10.870342	Brasil	Coimbra & Santos (1986)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-62.471014	-10.445858	Brasil	Coimbra & Santos (1986)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-64.0977	-9.073089	Brasil	Coimbra & Santos (1986)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-54.568853	-16.324175	Brasil	Fernandez et al. (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-54.88613	-16.04111	Brasil	Fernandez et al. (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-54.975755	-14.922908	Brasil	Fernandez et al. (2014)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.614333	-12.349556	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.311869	-21.638808	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.468106	-21.383086	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.6615	-22.004667	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.693028	-22.025167	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.908278	-22.371667	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.006711	-22.430189	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.037917	-22.427369	Brasil	SPECIESLINK

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.112361	-22.824306	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.128528	-22.494806	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.200069	-22.842131	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.254861	-22.719083	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.260222	-22.728722	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.26625	-22.724278	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.322583	-22.853083	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.36025	-22.875139	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.410472	-22.614139	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.474111	-22.618778	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.476556	-22.620167	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.507667	-22.86200	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.31041101	-22.75422732	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.403333	-22.9385	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.583083	-22.16125	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.806444	-22.521833	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.923972	-22.502361	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.940306	-22.490639	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.946361	-22.458556	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.966378	-22.663417	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.070472	-22.545694	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.072056	-22.4775	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.084581	-22.791058	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.119917	-22.665447	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.193822	-22.833864	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.230969	-22.856922	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.263333	-22.407833	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.493222	-22.358833	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.537333	-22.392444	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.573417	-22.497528	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.679556	-22.505278	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.820083	-2.699694	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.823056	-2.694611	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.861667	-27.0100	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.964111	-3.580389	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.0290	-3.101722	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.074667	-2.521694	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.08400	-2.516083	Brasil	SPECIESLINK

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.17600	-3.291583	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.247972	-3.484722	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.352611	-2.974417	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.127056	-12.618556	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.235889	-12.53125	Brasil	SPECIESLINK
<i>Aplexa (Stenophysa) marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.1954722	-14.4073611	Brasil	SiBBr
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-58.6166667	-3.3	Brasil	SiBBr
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-62.25598	-10.720916	Brasil	SiBBr
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-62.255974	-10.720917	Brasil	SiBBr
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-32.4236111	-3.8622222	Brasil	SiBBr
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.1281167	-22.4943089	Brasil	FioCruz
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-55.669639	-14.800222	Brasil	FioCruz
<i>Aplexa (Stenophysa) marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.503979	-7.553613	Brasil	SiBBr
<i>Aplexa (Stenophysa) marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-35.9144806	-7.2095611	Brasil	SiBBr
<i>Aplexa (Stenophysa) marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.48788	-21.128223	Brasil	SiBBr
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.472656	-12.815451	Brasil	SPECIESLINK
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.766667	-11.5	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.173939	-11.84252	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.422242	-21.449453	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.722875	-14.943914	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.013194	-22.67575	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.049917	-22.860083	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.11194919	-22.82380716	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.22395	-22.835867	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.23125366	-22.83061299	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.233694	-22.846686	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.471056	-22.88900	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.481139	-22.928528	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.597583	-22.864778	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.601583	-22.864167	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.3905	-22.93425	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.790808	-22.698203	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.819231	-22.55285	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.97250572	-19.87340261	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.221917	-2.499556	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.7041	-23.0921	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-51.226389	-30.014167	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-51.811944	-30.851111	Brasil	SPECIESLINK

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-52.326944	-27.2775	Brasil	SPECIESLINK
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-58.7408333	-11.3777778	Brasil	SiBBr
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.6055556	-3.9294444	Brasil	SiBBr
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.974374	-12.361991	Brasil	SiBBr
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.628459	-23.546991	Brasil	SiBBr
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.3089444	-23.9867778	Brasil	SiBBr
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.4819444	-21.1211111	Brasil	SiBBr
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.257457	-23.993937	Brasil	SiBBr
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.330953	-19.178127	Brasil	SiBBr
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.916918	-15.065956	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.201271	-23.514395	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.330968	-23.374903	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.354545	-23.524865	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.480395	-23.644796	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.530035	-23.673132	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.622844	-23.442534	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.647735	-23.512709	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.807964	-23.825011	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.861986	-23.647823	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.862196	-23.683681	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.938194	-23.851198	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.939167	-23.442778	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.070546	-23.918769	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-51.050314	-29.971757	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-58.307033	-2.847273	Brasil	MZUSP
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.169972	-12.349722	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.46770353	-21.38259368	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.46848685	-21.3828409	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.69262195	-22.02467136	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.83309462	-21.58802187	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.880667	-22.7525	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.90786902	-22.37117009	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.91254159	-21.46813167	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.9175	-22.774389	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.937925	-22.4175	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.947814	-22.422744	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.947814	-22.5025	Brasil	SPECIESLINK
<i>Sthenophysa marmorata</i>	<i>Sthenophysa marmorata</i>	-41.964187	-14.907315	Brasil	MZUSP

<i>Sthenophysa marmorata</i>	<i>Sthenophysa marmorata</i>	-48.714856	-18.676161	Brasil	MZUSP
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.5092	-25.52	Brasil	SPECIESLINK
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.6678009	-27.64529991	Brasil	SPECIESLINK
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.2731	-25.4278	Brasil	SPECIESLINK
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.8267	-24.1578	Brasil	SPECIESLINK
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.0119	-24.7911	Brasil	SPECIESLINK
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.1619	-25.09500	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.983778	-22.719833	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.98542572	-21.73200696	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.00625683	-22.43978109	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.00630131	-22.42969225	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.007567	-22.427247	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.045694	-22.536944	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.05063124	-22.2319068	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.05903781	-21.1464547	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.13542418	-21.80589583	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.204306	-22.445944	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.24319905	-22.4798926	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.25980927	-22.7282247	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.26583701	-22.7237803	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.2893124	-21.5608975	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.289556	-22.795389	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.35983572	-22.87464088	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.360694	-22.501444	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.365972	-22.886639	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.381611	-22.798028	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.387611	-22.485167	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.392411	-22.655064	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.50725111	-22.86150244	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.533333	-21.616667	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.6676924	-22.49838143	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.76116764	-22.48363163	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.8976916	-22.79005116	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.98069122	-22.90811456	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.000667	-22.386722	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.00826111	-22.92149846	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.02039	-22.636348	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.13226845	-22.59579931	Brasil	SPECIESLINK

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.15957925	-22.67256066	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.221944	-10.4853	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.3202064	-22.59982087	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.37596594	-22.76894964	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.40290963	-22.93800443	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.41235556	-22.42506256	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.41235557	-22.42478479	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.42402926	-22.24076853	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.43374408	-22.48617343	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.4954638	-22.47697057	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.515833	-22.199306	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.520833	-22.195417	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.54596464	-22.70978372	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.60596138	-22.49140882	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.6125	-22.202583	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.61700	-22.208667	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.68624155	-22.59284022	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.72386111	-22.25469444	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.73957465	-22.51839629	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.751472	-22.294444	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.79373986	-22.83728375	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.8060185	-22.5213409	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.807611	-22.527528	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.80957292	-22.87978358	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.917361	-22.28400	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.923545	-22.501869	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.93987855	-22.49014696	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.94593415	-22.4580638	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.986333	-22.519722	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.02243889	-22.71093611	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.02597944	-15.09010447	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.02679299	-22.96089488	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.032728	-22.744739	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.062194	-22.223722	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.066111	-22.226778	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.07004392	-22.54520259	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.090597	-22.772353	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.11948756	-22.66495491	Brasil	SPECIESLINK

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.188454	-15.085944	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.44169712	-11.43821071	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-63.90363247	-8.761836698	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-62.469824	-10.444808	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-63.90500853	-8.776234404	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.195462	-13.54928	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.24482794	-14.52539522	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.11343553	-14.44208769	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.30094512	-15.09789025	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-35.23409217	-7.844708118	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.40596477	-21.44429729	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.32094713	-20.67118996	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.75487342	-21.29784205	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-55.78478053	-14.8687402	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-55.75144668	-15.18568315	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.4872767	-14.51068777	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.13505422	-15.61179324	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.77393433	-17.36428741	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.261556	-14.930806	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.41366535	-14.82790842	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.07310955	-15.87234751	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.563944	-12.618194	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.296639	-12.514417	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.686806	-12.515306	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.60464222	-12.447878	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.898139	-12.571444	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.890083	-12.556278	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.899722	-12.566028	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.2237279	-12.77901434	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.16400	-13.08641667	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.23053262	-13.22059513	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.27633945	-12.28129511	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.6237254	-12.44969746	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.40483753	-12.83262544	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.23545045	-12.53082136	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.749778	-12.554056	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.2253946	-12.75123672	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.22511682	-12.75401448	Brasil	SPECIESLINK

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.359842	-10.16097463	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.34280964	-13.16662341	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.39732509	-13.03590396	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.24233876	-12.84179178	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.146917	-12.617567	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.477889	-18.499861	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.292611	-18.561556	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.107778	-6.3775	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-37.93573674	-6.38254637	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-36.88605198	-5.668773598	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-37.3364369	-5.666551657	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.32404268	-21.75394967	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.34793239	-21.37728509	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.95430556	-22.41222222	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.871951	-12.357709	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.783333	-12.270972	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-39.19769195	-12.26817077	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.87047247	-12.36455855	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.7355	-12.39997222	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.73508136	-12.3995404	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.09156265	-12.39952951	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.324444	-11.949778	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.783333	-12.265972	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.09888889	-12.63888889	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-35.2090944	-6.270406621	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-40.01591653	-14.71833312	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-40.57489801	-14.91732178	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.24572445	-15.50843028	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.201889	-12.154861	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.143583	-12.04283	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-40.71175	-10.989111	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.797889	-2.953083	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.175595	-3.291213	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.86126415	-2.700633738	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.830972	-2.692528	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.61954365	-3.265934986	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.614028	-3.25900	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.893528	-3.839389	Brasil	SPECIESLINK

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.89640231	-3.837680878	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.18715302	-3.641284426	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.24655556	-3.743361111	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.24756636	-3.484350299	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.25473297	-3.492544686	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.18875	-3.634194	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.34267693	-2.973965208	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.35220463	-2.974048545	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.305472	-2.234861	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.074611	-2.521583	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.074667	-2.521694	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.075583	-2.493519528	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.08359579	-2.515718526	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.81968115	-2.699328179	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.96370745	-3.580016138	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.866278	-3.47175	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.77501455	-3.460600271	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.75148694	-3.523460907	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-55.970417	-16.205833	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-55.969583	-16.199917	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-57.71025	-16.064556	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-55.66914257	-14.79979582	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.054694	-15.605306	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-54.8828949	-16.05648284	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.688806	-16.473444	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.82791667	-16.68977778	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.57875	-16.093278	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.33847134	-14.85174148	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.075889	-15.86775	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.84893096	-2.572773581	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-52.290139	-31.752417	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-52.225333	-31.786028	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-52.298167	-29.673472	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.307944	-22.452444	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.256556	-22.554417	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.2331814	-22.54339748	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.15125	-22.33422	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.254083	-22.16216	Brasil	SPECIESLINK

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.25857081	-22.30259318	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.25582087	-22.28875991	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.25625	-22.28925	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.527056	-22.43600	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.56941667	-22.48941667	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.570556	-22.496972	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.57298417	-22.4970375	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.119917	-22.673831	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.19339195	-22.83337095	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.219608	-22.845311	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.20406667	-22.83847222	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.143986	-22.681294	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.72389969	-22.44806593	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.68975	-22.493417	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.67955556	-22.50538889	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.49279084	-22.35834353	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.53690147	-22.39195459	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.53808333	-22.39258333	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.31815445	-23.00828432	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.43734499	-22.95895156	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.72456358	-23.31867285	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.72505105	-23.35004567	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.7564723	-23.2401073	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.71261954	-23.22561771	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.95403639	-22.44009782	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-35.21006	-8.00517	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.292794	-21.894783	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.31146811	-21.63831415	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.7083	-23.0757	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-32.425694	-3.868306	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.038639	-23.573861	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.836806	-23.522639	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.924278	-23.604111	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.623444	-23.686444	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.903278	-23.528472	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.461389	-23.668722	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.789917	-23.531667	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.39795	-23.749178	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)

<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.413639	-23.714111	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.846444	-23.532444	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.223667	-23.316833	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.548861	-23.622611	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.56541	-23.6944	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.310639	-23.540944	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.75200	-23.607056	Brasil	Ohlweiler et al. (2013)
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.7564723	-23.2401073	Brasil	SPECIESLINK
<i>Physa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-75.334833	6.081333	Colombia	Moreno (2008)
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-75.002727	1.422962	Colômbia	SPECIESLINK
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-76.12500	8.456389	Colômbia	SPECIESLINK
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-76.5	3.75	Colômbia	SPECIESLINK
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-81.362034	13.35449	Colômbia	Cortes-Guzman & Linares 2016
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-81.368667	13.341361	Colômbia	Cortes-Guzman & Linares 2016
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-81.377133	13.366317	Colômbia	Cortes-Guzman & Linares 2016
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-81.3882	13.355933	Colômbia	Cortes-Guzman & Linares 2016
<i>Stenophysa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-69.207393	-12.580402	Peru	León (2011)
<i>Physa sowerbyana</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.170833	-34.858056	Uruguai	GBIF
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-66.879193	10.488011	Venezuela	SPECIESLINK
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-67.591128	10.308098	Venezuela	SPECIESLINK
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-68.674924	6.250955	Venezuela	SPECIESLINK
<i>Aplexa marmorata</i>	<i>Stenophysa marmorata</i>	-69.816201	9.076507	Venezuela	SPECIESLINK

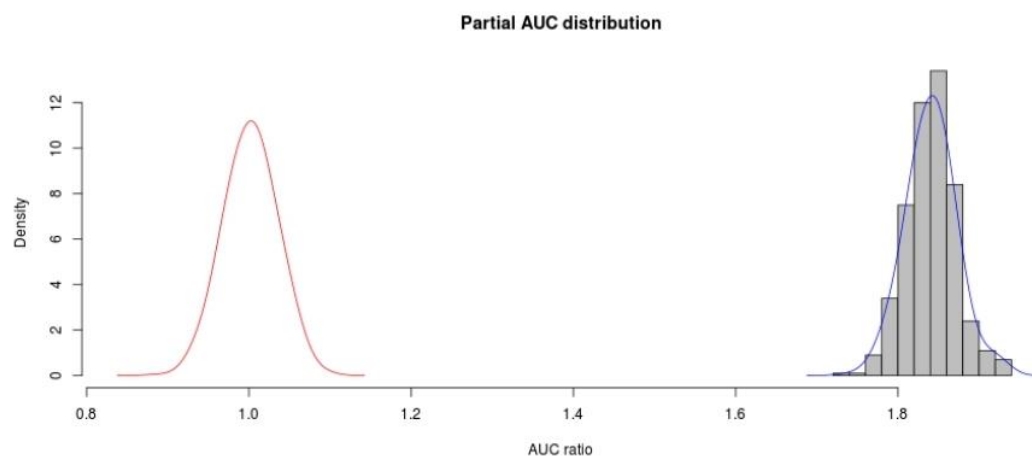
Referências: AGUDO-PADRÓN, A. I. 2008. Listagem sistemática dos moluscos continentais ocorrentes no Estado de Santa Catarina, Brasil. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, **9**: 147-179. AGUDO-PADRÓN, A. I. & LENHARD, P. 2011. Continental mollusc fauna of the Great Porto Alegre central region, RS, Southern Brazil. *Biodiversity Journal*, **2**: 163-170. ALMEIDA, P. R. S., NASCIMENTO, S. L. & VIANA, G. F. S. 2018. Effects of invasive species snails in continental aquatic bodies of Pernambuco semiarid. *Acta Limnológica Brasiliensis*, **30**: 1-10. ANDRADE, J. T. M. 2014. Malacofauna límnic na área da transposição do rio São Francisco nos estados da Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco e Rio Grande do Norte: eixo Norte. Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, 44p. ANSP. Academy of Natural Sciences of Philadelphia. <http://clade.ansp.org/malacology/collections/>. BANDEIRA, D. S. 2014. Moluscos límnicos dos municípios de Araguaína e Nova Olinda, TO, com ênfase nos vetores da esquistossomose. Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, 45p. BARBOSA, F. S. 2011. Aspectos da biologia de *Zygocotyle lunata* (Trematoda: Zygocotylidae) isolado de *Biomphalaria straminea* (Mollusca: Planorbidae) oriundas de iguatama, Minas Gerais, Brasil. Universidade Federal de Minas Gerais. Barth, R. 1957. A fauna do Parque Nacional do Itatiaia. Boletim do Parque Nacional de Itatiaia, **6**: 90-123 CALLISTO, M., MORENO, P. GONÇALVES JR. J., FERREIRA, W. & GOMES, C. 2005. Malacological assessment and natural infestation of *Biomphalaria straminea* (Dunker, 1848) by *Schistosoma mansoni* (Sambon, 1907) and *Chaetogaster limnaei* (K. Von Baer, 1827) in an urban eutrophic watershed. *Brazilian Journal of Biology*, **65**: 217-228. CANTANHEDE, S. P. D., FERNANDEZ, M. A., MATTOS, A. C. D., MONTRESOR, L. C., SILVA-SOUZA, N. & THIENGO, S. C. 2014. Freshwater gastropods of the Baixada Maranhense Microregion, an endemic area for schistosomiasis in the State of Maranhão, Brazil: I-qualitative study. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, **47**: 79-85. CARVALHO, G. A., UETA, M. A. & CARLOS, F. S. 2001. Búsqueda de xifidiocercarias (Trematoda) en moluscos de agua dulce recolectados en nueve municipios del Estado de São Paulo, Brasil. *Boletín chileno de parasitología*, **56**: 3-9. COIMBRA JUNIOR, C. E.; SANTOS, R. V. Moluscos aquáticos do Estado de Rondônia (Brasil), com especial referência ao gênero *Biomphalaria* Preston, 1910 (Pulmonata,

Planorbidae). *Revista de Saúde Pública*, v. 20, p. 227–234, 1986. EL-KOUBA, M. M., MARQUES, S. M., PILATI C. & HAMANN, W. 2009. Presence of *Fasciola hepatica* in feral nutria (*Myocastor coypus*) living in a public park in Brazil. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, **40**: 103-106. FERNANDEZ, M. A., DE MATTOS, A. C., DA SILVA, E. F., SANTOS, S. B. D. & THIENGO, S. C. 2014. A malacological survey in the Manso Power Plant, State of Mato Grosso, Brazil: new records of freshwater snails, including transmitters of schistosomiasis and exotic species. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, **47**: 498-506. FERNANDEZ, M. A., THIENGO, S. C. & BOAVENTURA, M. F. 2001. Gastrópodes límnicos do Campus de Manguinhos, Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, RJ. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, **34**: 279-282. FIOCRUZ. Coleção de Moluscos do Instituto Oswaldo Cruz. <http://cmioc.fiocruz.br/>. GBIF. 2022. GBIF Home Page. <https://www.gbif.org/>. MACIEL, M. G., LIMA, W. D. S., ALMEIDA, F. L. M. D., COELHO, L. I. A. R. C., ARAÚJO, G. A. N., LIMA, M. G., MACIEL, L. H. G., PEREIRA, C. A. D. J., MACIEL, T. C. D. S. & GUERRA, J. A. D. O. 2018. Cross-sectional serological survey of human fascioliasis in Canutama Municipality in Western Amazon, Brazil. *Journal of parasitology research*, **2018**: 1-8. MALDONADO, A., VIEIRA, G., GARCIA, J., REY, L. & LANFREDI, R. 2001. Biological aspects of a new isolate of *Echinostoma paraensei* (Trematoda: Echinostomatidae): susceptibility of sympatric snails and the natural vertebrate host. *Parasitology Research*, **87**: 853-859. MALDONADO JR, A., VIEIRA, G. & LANFREDI, R. 2003. *Echinostoma luisreyi* n. sp. (Platyhelminthes: Digenea) by light and scanning electron microscopy. *Journal of Parasitology*, **89**: 800-808. MATTOS, H. L., 2017. Diversidade de espécies e helmintofauna associada à moluscos límnicos do Município de lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil: uma atualização. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Museum of Comparative Zoology - Harvard University. <https://mczbase.mcz.harvard.edu/SpecimenSearch.cfm>. MEDEIROS, A. D. S., O. J. D. CRUZ & FERNANDEZ, M. A. 2002. Esquistossomose mansônica e distribuição dos moluscos límnicos em criadouros naturais no Município de Niterói, Rio de Janeiro, Brasil. *Cadernos de Saúde Pública*, **18**: 1463-1468. MORAES, J., NASCIMENTO, C., KAWANO, T. & PINTO, P. L. S. 2018. Malacofauna límnic em pesqueiro de Itapeverica da Serra, São Paulo, Brasil: Risco potencial na transmissão de helmintos. *Boletim do Instituto de Pesca*, **38**: 297-312. Muniz, C. 2007. Levantamento da malacofauna límnic e aspectos ecológicos de focos de esquistossomose em Ana Dias, Vale do Ribeira – SP. Universidade de São Paulo, 164p. MZUSP. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. SPECIESLINK. <https://specieslink.net/>. OHLWEILER, F. P., EDUARDO, J. M., TAKAHASHI, F. Y., CREIN, G. A., LUCA, L. R. & OLIVEIRA, R. C. 2013. Larvas de trematódeos associadas a moluscos de água doce em municípios da Região Metropolitana de São Paulo, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Pan-Amazônica de Saúde*, **4**: 12-12. PARAENSE, W. L. 1986. *Lymnaea columella*: two new Brazilian localities in the states of Amazonas and Bahia. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **81**: 121-123. PINTO, H. A., BRANT, S. V. & MELO, A. L. 2014. *Physa marmorata* (Mollusca: Physidae) as a natural intermediate host of *Trichobilharzia* (Trematoda: Schistosomatidae), a potential causative agent of avian cercarial dermatitis in Brazil. *Acta tropica*, **138**: 38-43. PINTO, H. A. & DE MELO, A. L. 2012. *Physa marmorata* (Mollusca: Physidae) as intermediate host of *Echinostoma exile* (Trematoda: Echinostomatidae) in Brazil. *Neotropical Helminthology*, **6**: 291-299. SILVA, C. L. P. A. C., VARGAS, T. S. & BAPTISTA, D. F. 2013. Molluscicidal activity of *Moringa oleifera* *Biomphalaria glabrata*: integrated dynamics to the control of the snail host of *Schistosoma mansoni*. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, **23**: 848-850. SOUZA, C. P. D., LIMA, L. C., JANNOTTI-PASSOS, L. K., FERREIRA, S. S., GUIMARÃES, C. T., VIEIRA, I. B. D. F. & MARIANI JUNIOR, R. 1998. Moluscos límnicos da microrregião de Belo Horizonte, MG, com ênfase nos vetores de parasitoses. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, **31**: 449-456. SOUZA, M. A., BARBOSA, V. S., ALBUQUERQUE, J. O., BOCANEGRA, S., SOUZA-SANTOS, R., PAREDES, H. & BARBOSA, C. S. 2010. Aspectos ecológicos e levantamento malacológico para identificação de áreas de risco para transmissão da esquistossomose mansoni no litoral norte de Pernambuco, Brasil. *Iheringia Série Zoologia*, **100**: 19-24. SOUZA, M. A. & MELO, A. L. 2012. Caracterização de larvas de trematódeos emergentes de moluscos gastrópodes coletados em Mariana, Minas Gerais, Brasil. *Iheringia Série Zoologia*, **102**: 11-18. SOUZA, M. A. A., DE SOUZA, L. A., MACHADO-COELHO, G. L. L. & DE MELO, A. L. 2006. Levantamento malacológico e mapeamento das áreas de risco para transmissão da esquistossomose mansoni no município de Mariana, Minas Gerais, Brasil. *Revista de Ciências Médicas e Biológicas*, **5**: 132-139. TELES, H. M. S., FERREIRA, C. S., CARVALHO, M. E. D., LIMA, V. R. D. & ZACHARIAS, F. 2002. Schistosomiasis mansoni in Bananal (State of São Paulo, Brazil): II. Intermediate hosts. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **97**: 37-41. TELES, H. M. S., LEITE, R. P. A. & RODRIGUES, F. L. 1991. Moluscos límnicos de uma área do Alto Araguaia (Brasil). *Revista de saúde pública*, **25**: 179-183. THIENGO, S. C., FERNANDEZ, M. A., BOAVENTURA, M. F., GRAULT, C. E., SILVA, H. F., MATTOS, A. C. & SANTOS, S. B. 2001. Freshwater snails and schistosomiasis mansoni in the state of Rio de Janeiro, Brazil: I-Metropolitan Mesoregion. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **96**: 177-184. THIENGO, S. C., FERNANDEZ, M. A., BOAVENTURA, M. F. & STORTTI, M. A. 1998. A survey of freshwater gastropods in the Microrregião Serrana of the state of Rio de Janeiro, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **93**: 233-234. THIENGO, S. C., MATTOS, A. C., BOAVENTURA, M. F., LOUREIRO, M. S., SANTOS, S. B. & FERNANDEZ, M. A. 2004. Freshwater snails and schistosomiasis mansoni in the state of Rio de Janeiro, Brazil: V-Norte Fluminense Mesoregion. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **99**: 99-103. THIENGO, S. C., MATTOS, A. C., SANTOS, S. B. & FERNANDEZ, M. A. 2006. Freshwater snails and schistosomiasis mansoni in the state of

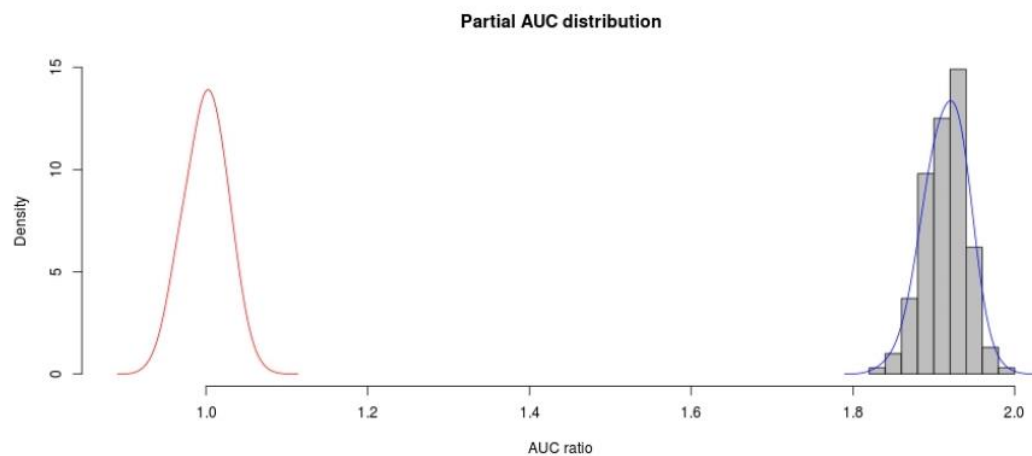
Rio de Janeiro, Brazil: VI-Noroeste Fluminense Mesoregion. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **101**: 239-245. VAZ, J. F., ELMOR, M. R. D. & GONÇALVES, L. M. C. 1992. Levantamento planorbídico do Estado de São Paulo: 8ª região Administrativa (Grande Área de São José do Rio Preto). *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, **34**: 527-534.

APÊNDICE C – Valores e gráficos do ROC- parcial; modelo nulo (distribuição vermelha), distribuição de expectativas criado por meio de substituição inicial de 50% do total de pontos disponíveis e 500 réplicas de reamostragem (distribuição azul).

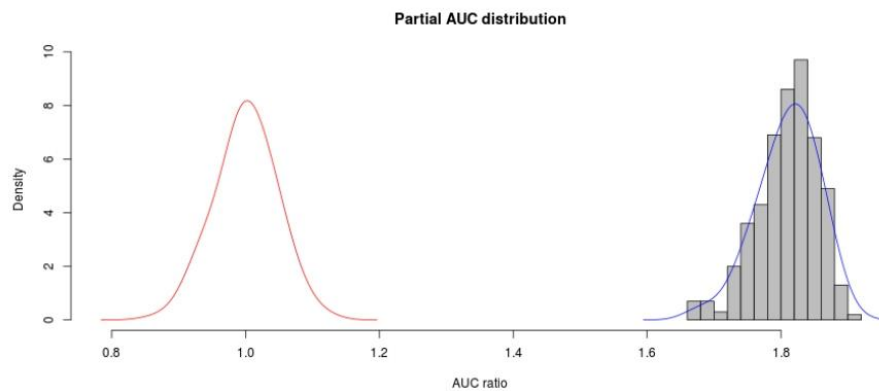
CS1: Mean AUC ratio after 500 simulations: 1.840934 (P.value=0)



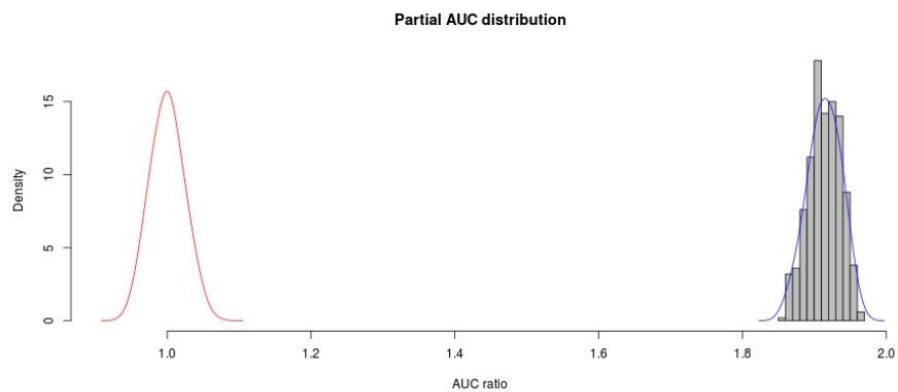
CS2: Mean AUC ratio after 500 simulations: 1.914595 (P.value=0)



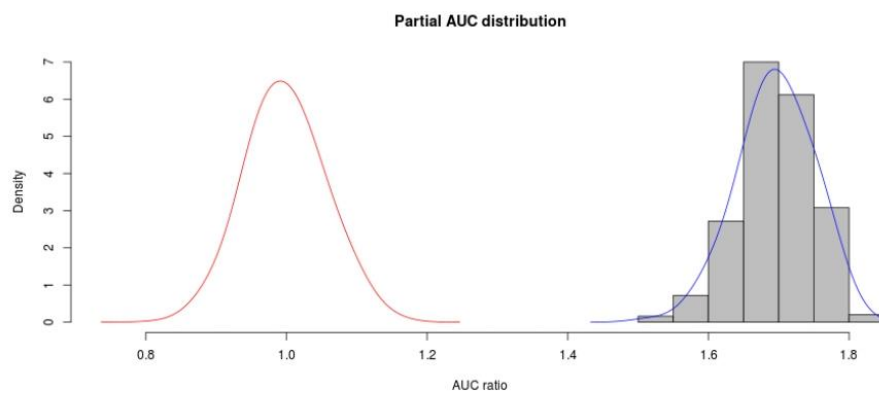
CS3: Mean AUC ratio after 500 simulations: 1.809689 (P.value=0)



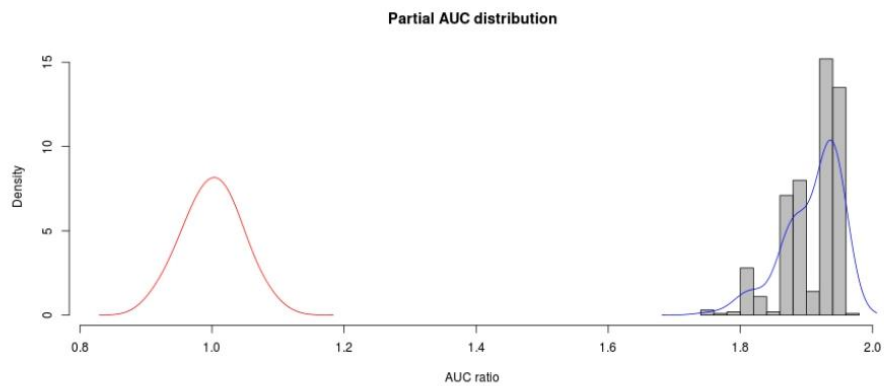
CS4: Mean AUC ratio after 500 simulations: 1.913985 (P.value=0)



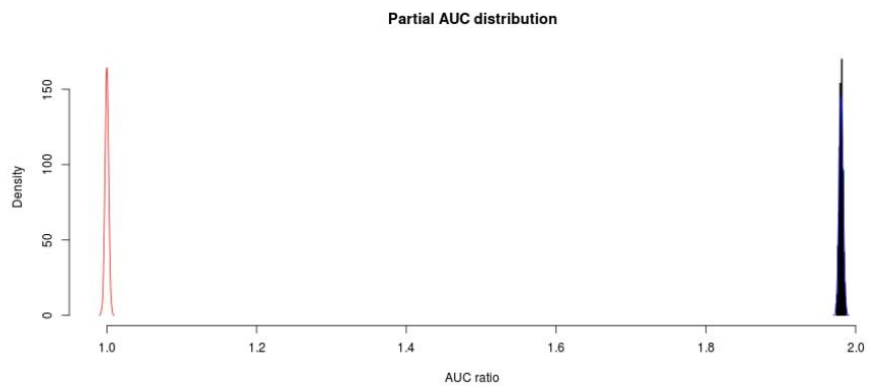
CS5: Mean AUC ratio after 500 simulations: 1.695277 (P.value=0)



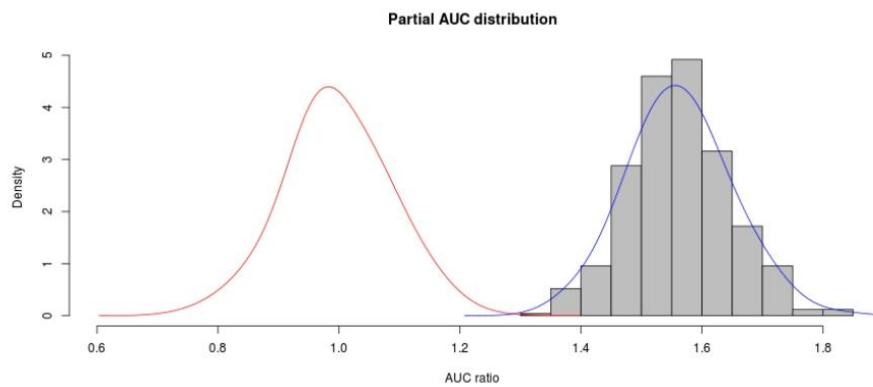
CS6: Mean AUC ratio after 500 simulations: 1.908242 (P.value=0)



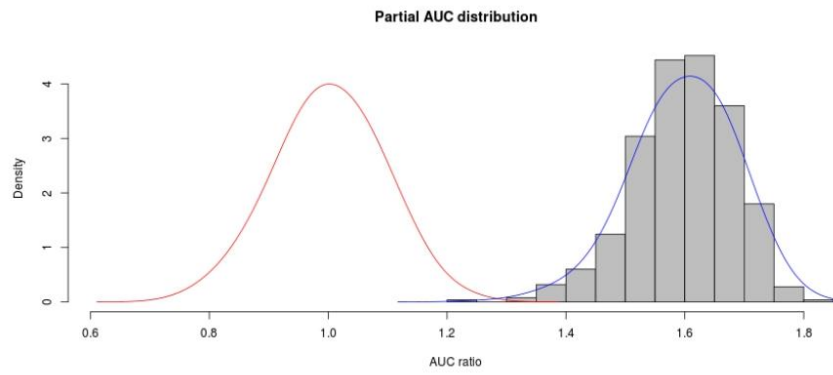
CS7: Mean AUC ratio after 500 simulations: 1.980627 (P.value=0)



A. brasiliensis: Mean AUC ratio after 500 simulations: 1.562212 (P.value=0)

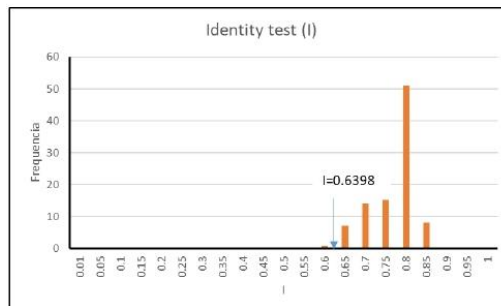
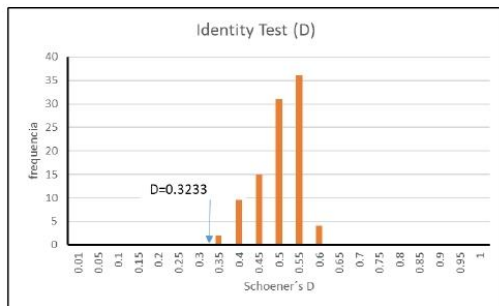


P. rivalis minor: Mean AUC ratio after 500 simulations: 1.59737 (P.value=0)

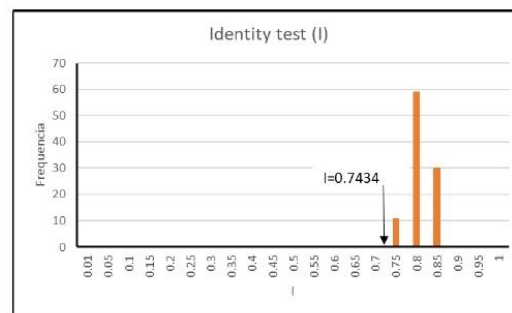
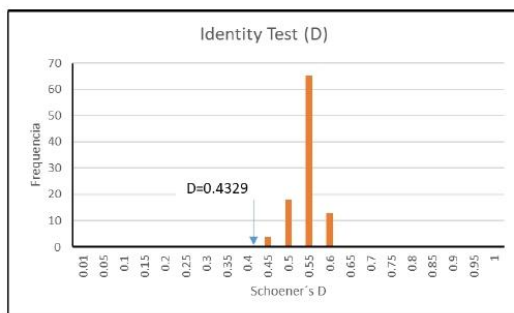


APÊNDICE D – Resultados do teste de identidade de nicho ecológico obtidos pelo ENMtools.

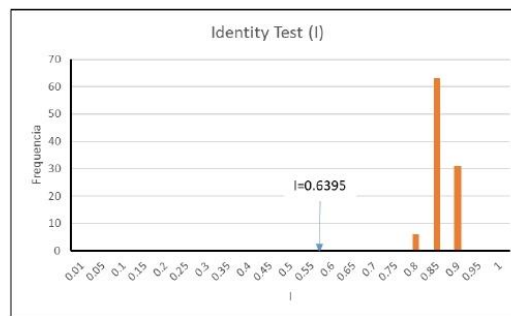
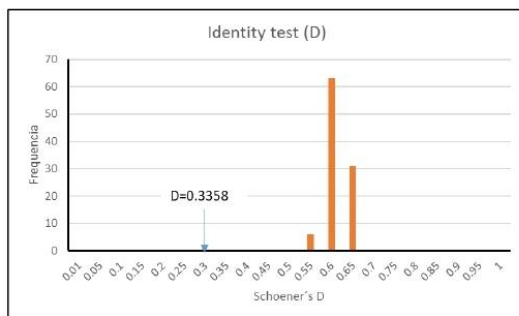
A.brasiliensis vs *P.rivalis minor*



A.brasiliensis vs CS3



A.brasiliensis vs CS1



APÊNDICE E – Registros de ocorrência das espécies utilizadas na modelagem de nicho ecológico.

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-43.078122	-22.953388	Brasil
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-43.222749	-22.899642	Brasil
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-43.710339	-22.609993	Brasil
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-44.628017	-22.382031	Brasil
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-46.639557	-23.555772	Brasil
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-47.648074	-22.73435	Brasil
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-49.728236	-29.338415	Brasil
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-51.217811	-30.036744	Brasil
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-51.895706	-27.715787	Brasil
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-54.101128	-29.468295	Brasil
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-55.181956	-28.046008	Brasil
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-55.349652	-27.966432	Argentina
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-56.007608	-28.660995	Brasil
<i>Afrophysa brasiliensis</i>	-70.397502	-23.650928	Chile
<i>Physa rivalis minor</i>	-46.42513889	-23.89647222	Brasil
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-53.94278333	-32.70238889	Uruguai
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-55.02644444	-26.80890278	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-55.42605556	-31.58172222	Uruguai
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-55.72061111	-32.83955556	Uruguai
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-55.91558333	-27.34922222	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-56.05513889	-34.88408333	Uruguai
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-56.15766667	-34.89433333	Uruguai
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-56.20308333	-34.10655556	Uruguai
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-56.34761111	-34.85219444	Uruguai
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-56.74447222	-36.35319444	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-57.69538889	-34.13891667	Uruguai
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-57.85341667	-34.12627778	Uruguai
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-57.89702778	-31.20636111	Uruguai
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-57.92528889	-30.98402778	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-57.98636111	-34.82433333	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-58.02552778	-26.03047222	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-58.02708333	-33.2230	Uruguai
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-58.06683333	-32.320025	Uruguai
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-58.07294444	-29.15038889	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-58.34261111	-34.63405556	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-58.43127778	-34.55905556	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-58.50916667	-34.56980556	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-58.75	-33.3	Argentina

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-58.89361111	-27.47855556	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-59.29352778	-35.01028056	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-59.43519444	-26.55686111	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-60.63344444	-34.63369444	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-62.12477778	-24.20569444	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-62.71991111	-22.33389167	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-62.88438889	-30.80075	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-64.38519444	-22.95791667	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-64.3925	-23.56194444	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-64.6370	-24.73311111	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-64.63905556	-24.70797222	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-64.65188889	-24.70416667	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-64.91083333	-25.42372222	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-64.99416667	-26.24038889	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-65.28383333	-36.19133333	Argentina
<i>Physa rivalis var.minor</i>	-65.28880556	-26.19108333	Argentina
<i>Stenophysa marmorata</i>	-55	-27	Argentina
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.783748704182	-22.84644768877	Argentina
<i>Stenophysa marmorata</i>	-54.45	-25.683333	Argentina
<i>Stenophysa marmorata</i>	-57.533333	-35.033333	Argentina
<i>Stenophysa marmorata</i>	-57.933333	-34.916667	Argentina
<i>Stenophysa marmorata</i>	-57.983333	-34.816667	Argentina
<i>Stenophysa marmorata</i>	-55	-10	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-32.4236111	-3.8622222	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-32.425694	-3.868306	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-34.82775	-7.591444	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-34.828917	-7.591889	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-34.833472	-7.577833	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-34.833806	-7.578861	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-35.20909440049	-6.2704066213196	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-35.21006	-8.00517	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-35.2340921668554	-7.84470811832821	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-35.9144806	-7.2095611	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-36.886051984148	-5.6687735982336	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-37.005278	-6.456583	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-37.336436897094	-5.666551657359	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-37.805139	-6.769444	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-37.935736739273	-6.3825463701255	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.091562647052	-12.399529508003	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.107778	-6.3775	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.2	-6.8	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.243139	-7.999819	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.261472	-6.731917	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.503979	-7.553613	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.532333	-7.323694	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.605555	-3.929444	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.614333	-12.34955	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.747333	-7.502222	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.870472	-12.36455	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-38.871951	-12.357709	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-39.094278	-7.819833	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-39.197691	-12.26817	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-39.427111	-8.448944	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-40.015916	-14.718333	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-40.574898	-14.917321	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-40.71175	-10.989111	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-40.832306	-9.468694	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.056213	-21.64047	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.108406	-21.474369	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.13445	-21.977989	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.143583	-12.04283	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.169972	-12.349722	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.201889	-12.154861	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.245724	-15.508430	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.252686	-21.599503	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.280842	-21.898167	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.292794	-21.894783	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.311468	-21.638314	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.311869	-21.638808	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.315469	-21.753392	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.324042	-21.753949	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.324444	-11.949778	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.347932	-21.377285	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.353589	-21.375489	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.400106	-21.444969	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.4059647	-21.444297	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.422242	-21.449453	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.449475	-21.263728	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.462433	-21.831478	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.467703	-21.382593	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.468106	-21.383086	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.468486	-21.382840	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.472656	-12.815451	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.475278	-21.475633	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.479275	-21.363686	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.533445	-20.762615	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.585261	-21.213436	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.606619	-21.727772	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.617667	-21.490656	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.642983	-21.322617	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.655686	-22.188811	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.6615	-22.004667	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.676042	-22.0133	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.689019	-21.432736	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.692621	-22.024671	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.693028	-22.025167	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.699267	-22.030669	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.722875	-14.943914	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.724111	-21.027122	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.732553	-21.105947	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.750931	-21.644856	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.754873	-21.297842	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.783333	-12.270972	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.783333	-12.265972	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.800703	-21.8979	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.803506	-21.410283	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.806817	-21.077114	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.833094	-21.588021	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.841875	-21.593383	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.843272	-22.411072	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.853106	-20.9806	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.871475	-21.984881	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.874346	-22.066903	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.880667	-22.7525	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.886372	-21.210347	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.887903	-21.675669	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.905286	-21.349853	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.907836	-21.464225	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.907869	-22.371170	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.908278	-22.371667	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.909308	-20.820658	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.912541	-21.468131	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.913436	-21.038247	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.916918	-15.065956	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.91735	-21.578742	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.9175	-22.774389	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.936839	-22.531225	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.937925	-22.4175	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.942767	-22.042631	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.947814	-22.422744	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.947814	-22.5025	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.950231	-20.92975	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.954036	-22.440097	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.954305	-22.412222	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.964861	-22.324547	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.978339	-22.261044	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.97915	-21.721011	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.983778	-22.719833	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.985425	-21.732006	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.990089	-22.573906	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.990231	-21.034822	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.992289	-21.624258	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-41.997958	-21.950194	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.006256	-22.439781	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.006301	-22.429692	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.006711	-22.430189	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.0068	-21.781028	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.007567	-22.427247	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.013194	-22.67575	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.015969	-21.182628	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.023956	-22.607222	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.029603	-21.466453	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.030703	-21.325086	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.037917	-22.427369	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.038414	-20.967008	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.04435	-22.047728	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.045694	-22.536944	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.049169	-22.230375	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.049917	-22.860083	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.050631	-22.231906	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.059037	-21.146454	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.070203	-21.674197	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.071544	-22.134789	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.073214	-21.51035	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.087686	-21.822858	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.088394	-22.388478	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.095283	-21.428814	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.098367	-21.623697	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.101694	-22.190864	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.111949	-22.823807	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.112361	-22.824306	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.116606	-21.170778	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.117647	-21.209033	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.121508	-21.098356	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.128116	-22.494308	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.128528	-22.494806	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.129308	-21.335703	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.129339	-21.817967	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.130214	-21.954875	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.134703	-21.711522	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.135424	-21.805895	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.142642	-21.580508	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.160533	-22.062861	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.173131	-21.760592	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.181664	-21.542083	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.189906	-21.410792	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.200069	-22.842131	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.204306	-22.445944	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.221997	-21.576631	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.22395	-22.835867	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.231253	-22.830612	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.233694	-22.846686	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.236397	-22.198172	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.243199	-22.479892	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.246611	-21.483806	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.253956	-21.98315	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.254861	-22.719083	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.256147	-21.847878	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.257919	-22.716217	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.259809	-22.728224	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.260222	-22.728722	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.265837	-22.723780	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.26625	-22.724278	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.268794	-21.906114	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.289312	-21.560897	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.289556	-22.795389	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.297386	-22.235967	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.322583	-22.853083	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.327483	-22.306964	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.341847	-21.971717	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.356436	-22.018003	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.359835	-22.874640	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.36025	-22.875139	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.360694	-22.501444	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.365972	-22.886639	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.365992	-22.791986	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.380464	-21.751833	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.381611	-22.798028	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.387611	-22.485167	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.392411	-22.655064	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.394189	-22.481203	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.399858	-22.163242	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.410472	-22.614139	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.417636	-22.157983	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.471056	-22.8890	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.474111	-22.618778	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.476556	-22.620167	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.478975	-22.904033	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.481139	-22.928528	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.483936	-22.924186	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.489889	-21.864692	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.507251	-22.861502	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.507667	-22.8620	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.522622	-22.054867	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.530906	-22.784972	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.532483	-22.27	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.533333	-21.616667	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.545581	-21.822886	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.563881	-22.884236	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.597583	-22.864778	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.600053	-21.925428	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.601583	-22.864167	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.645367	-22.709256	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.656344	-22.093625	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.6676923	-22.498381	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.669472	-22.495278	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.689167	-22.046111	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.694986	-22.56325	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.702244	-21.897189	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.7611676	-22.483631	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.777158	-22.116492	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.780753	-22.825956	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.796164	-22.489328	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.820678	-22.913456	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.866586	-22.745914	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.8976915	-22.790051	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.92856	-22.947378	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.966667	-22.533333	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.973991	-22.533144	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.974942	-22.519353	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.977043	-22.858161	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.977619	-22.918536	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.9806912	-22.908114	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.984875	-22.029036	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.992375	-22.915444	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.995139	-22.897736	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-42.995444	-22.897669	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.000667	-22.386722	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.002553	-22.935617	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.005039	-22.936911	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.008261	-22.9214984	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.02039	-22.636348	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.030478	-22.949044	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.040336	-22.665953	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.048864	-22.551997	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.062011	-22.846067	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.075111	-22.939468	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.092172	-22.892661	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.09295	-22.884106	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.10125	-22.231206	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.110494	-22.138639	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.125636	-22.700144	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.1322684	-22.5957993	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.1595792	-22.6725606	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.185208	-22.579208	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.221574	-22.905241	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.221944	-10.4853	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.237918	-20.440502	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.280711	-22.151361	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.306478	-22.718664	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.31025	-22.573719	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.3104110	-22.7542273	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.319374	-22.198201	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.3202064	-22.5998208	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.3214	-22.801581	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.359572	-22.010731	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.375965	-22.768949	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.383181	-22.812092	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.387412	-22.768373	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.3905	-22.93425	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.402909	-22.93800	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.403333	-22.9385	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.404797	-22.319836	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.411525	-21.942806	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.412355	-22.425062	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.412355	-22.424784	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.422967	-22.2365	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.4240292	-22.240768	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.4337440	-22.486173	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.445491	-22.440754	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.473161	-22.217656	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.474642	-22.443418	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.494593	-21.769937	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.495463	-22.4769705	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.510524	-22.471159	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.515833	-22.199306	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.520833	-22.195417	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.545964	-22.709783	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.560344	-22.704672	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.565619	-22.780097	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.569675	-22.427783	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.570442	-22.531792	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.583083	-22.16125	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.588992	-22.288197	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.605961	-22.4914088	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.607457	-22.512299	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.6125	-22.202583	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.6170	-22.208667	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.630356	-22.212264	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.661767	-19.900442	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.665006	-22.656039	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.677403	-22.550042	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.680983	-22.906236	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.686241	-22.592840	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.690672	-22.735819	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.691394	-20.523549	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.698897	-22.602431	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.723861	-22.254694	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.739574	-22.518396	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.751472	-22.294444	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.751622	-22.157581	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.766667	-11.5	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.783883	-22.776881	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.790094	-20.088803	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.790808	-22.698203	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.793739	-22.837283	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.805303	-22.871578	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.806018	-22.521340	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.806444	-22.521833	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.806461	-19.964511	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.807611	-22.527528	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.809572	-22.879783	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.814733	-22.516686	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.819231	-22.55285	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.849297	-19.978794	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.857922	-19.878475	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.885717	-22.904122	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.886578	-19.644964	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.888655	-19.636713	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.910858	-19.785717	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.910919	-22.921303	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.917361	-22.2840	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.919108	-22.298322	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.920178	-19.689133	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.923545	-22.501869	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.923972	-22.502361	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.931732	-22.510522	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.938264	-22.928481	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.939878	-22.490146	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.940306	-22.490639	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.945539	-22.470944	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.945934	-22.458063	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.946361	-22.458556	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.966378	-22.663417	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.972505	-19.873402	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.986333	-22.519722	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.994444	-19.838333	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-43.996953	-22.515444	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.004722	-22.686894	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.022438	-22.710936	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.025979	-15.090104	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.026792	-22.960894	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.032728	-22.744739	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.038819	-19.620322	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.041178	-22.935447	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.044144	-22.603256	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.056725	-22.222408	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.062194	-22.223722	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.066111	-22.226778	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.070043	-22.545202	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.070472	-22.545694	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.072056	-22.4775	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.079486	-19.754481	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.084581	-22.791058	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.087092	-22.6555	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.090597	-22.772353	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.096344	-19.893539	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.106897	-20.027398	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.115497	-22.382622	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.119487	-22.664954	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.119917	-22.673831	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.119917	-22.665447	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.138653	-22.530917	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.143986	-22.681294	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.14722	-22.649255	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.15125	-22.33422	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.175236	-22.538794	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.180344	-19.956058	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.190472	-22.832708	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.193391	-22.833370	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.193822	-22.833864	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.204066	-22.838472	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.212115	-22.987598	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.219608	-22.845311	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.221917	-2.499556	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.230969	-22.856922	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.233181	-22.543397	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.252864	-22.293503	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.254083	-22.16216	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.255820	-22.28875	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.25625	-22.28925	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.256556	-22.554417	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.258570	-22.30259	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.263333	-22.407833	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.285622	-22.972103	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.296384	-22.402617	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.306792	-22.294336	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.307944	-22.452444	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.3181544	-23.008284	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.320347	-22.679264	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.330953	-19.178127	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.399518	-22.342982	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.437344	-22.958951	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.445353	-22.969672	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.447769	-22.971636	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.492790	-22.358343	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.493222	-22.358833	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.526297	-23.021875	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.527056	-22.4360	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.5323	-22.330286	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.536901	-22.391954	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.537333	-22.392444	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.538083	-22.392583	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.569416	-22.489416	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.570556	-22.496972	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.572984	-22.497037	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.573417	-22.497528	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.614028	-3.2590	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.619543	-3.265934	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.648492	-23.242536	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.6678	-22.502147	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.6795	-22.50538	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.679556	-22.505278	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.68975	-22.493417	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.7041	-23.0921	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.7083	-23.0757	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.712619	-23.225617	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.723899	-22.448065	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.724563	-23.318672	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.725051	-23.3500456	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.747878	-23.221386	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.751486	-3.52346090	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.7564722	-23.24010730	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.7750145	-3.46060027	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.797889	-2.953083	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.803489	-2.953713	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.8196816	-2.6993281	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.820083	-2.699694	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.823056	-2.694611	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.830972	-2.692528	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.848930	-2.5727735	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.851701	-2.575064	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.861264	-2.700633	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.861667	-2.7010	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.866278	-3.47175	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.893528	-3.839389	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.893714	-2.644106	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.896402	-3.8376808	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.899592	-3.840589	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.963707	-3.58001613	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.964111	-3.580389	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-44.974374	-12.361991	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.0290	-3.101722	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.074611	-2.521583	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.074667	-2.521694	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.074667	-2.521694	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.075583	-2.4935195	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.0835957	-2.5157185	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.0840	-2.516083	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.0988888	-12.638888	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.173939	-11.84252	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.175595	-3.291213	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.1760	-3.291583	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.18715301	-3.64128442	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.18875	-3.634194	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.24655555	-3.7433611	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.24756636	-3.4843502	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.247972	-3.484722	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.25473296	-3.4925446	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.305472	-2.234861	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.34267692	-2.9739652	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.35220462	-2.9740485	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.352611	-2.974417	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.709902	-20.173404	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.73508136	-12.399540	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-45.7355	-12.399972	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.038639	-23.573861	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.1954722	-14.4073611	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.201271	-23.514395	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.223667	-23.316833	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.257457	-23.993937	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.3089444	-23.9867778	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.310639	-23.540944	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.320947	-20.671189	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.330968	-23.374903	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.354545	-23.524865	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.39795	-23.749178	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.413639	-23.714111	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.461389	-23.668722	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.480395	-23.644796	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.530035	-23.673132	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.548861	-23.622611	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.56541	-23.6944	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.622844	-23.442534	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.623444	-23.686444	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.628459	-23.546991	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.647735	-23.512709	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.661933	-23.584142	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.7520	-23.607056	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.789917	-23.531667	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.807964	-23.825011	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.81175	-23.685167	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.836806	-23.522639	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.846444	-23.532444	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.861986	-23.647823	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.862196	-23.683681	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.903278	-23.528472	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.924278	-23.604111	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.938194	-23.851198	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.939167	-23.442778	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-46.943708	-23.097456	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.016956	-24.299722	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.047494	-22.871753	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.061139	-24.294472	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.065722	-24.316028	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.067417	-24.313306	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.067417	-24.3185	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.070546	-23.918769	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.071428	-22.813069	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.086622	-22.866669	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.087528	-24.300667	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.137225	-22.9456	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.146128	-22.763167	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.178542	-22.932819	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.188454	-15.085944	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.214867	-22.727572	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.375111	-21.934642	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.604042	-24.504642	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.631341	-22.712597	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.749778	-12.554056	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.858178	-24.512703	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.890083	-12.556278	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.898139	-12.571444	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-47.899722	-12.566028	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.021158	-14.241561	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.095828	-13.996472	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.098867	-14.158464	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.113435	-14.4420876	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.127056	-12.618556	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.146917	-12.617567	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.162814	-14.544003	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.1640	-13.0864166	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.195462	-13.54928	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.208867	-13.510444	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.212808	-13.535761	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.220944	-7.202778	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.223727	-12.7790143	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.225116	-12.7540144	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.225394	-12.7512367	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.230532	-13.2205951	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.235450	-12.5308213	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.235889	-12.53125	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.242338	-12.8417917	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.261556	-14.930806	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.276339	-12.281295	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.296639	-12.514417	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.300945	-15.097890	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.301753	-13.832316	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.333986	-14.156272	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.342809	-13.166623	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.349164	-13.603258	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.359841	-10.160974	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.3973250	-13.0359039	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.4048375	-12.8326254	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.448475	-14.477683	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.478181	-13.394375	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.478417	-27.656572	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.479544	-27.671208	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.498158	-14.471906	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.499378	-14.471328	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.5092	-25.52	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.545817	-14.470658	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.563944	-12.618194	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.572317	-14.262906	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.573853	-13.785519	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.604642	-12.4478779	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.614289	-14.0187	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.620528	-27.830731	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.623725	-12.449697	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.663006	-27.643736	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.6678009	-27.645299	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.686806	-12.515306	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.7503	-14.937978	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.788539	-21.168775	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.793528	-21.083419	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.835892	-21.220103	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.902686	-20.74825	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.904825	-21.179333	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.920103	-14.967186	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.931108	-15.138433	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.940111	-20.486208	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.968658	-21.134639	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-48.978345	-14.07685	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.048511	-21.349131	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.060814	-21.0540	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.083308	-14.352128	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.0946	-24.9762	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.100644	-25.219061	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.123897	-15.138586	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.131442	-14.511883	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.231964	-20.793864	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.233164	-14.680797	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.233675	-21.466639	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.2448279	-14.525395	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.247475	-21.079803	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.257047	-14.450261	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.2731	-25.4278	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.28915	-21.205364	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.292611	-18.561556	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.310556	-25.429167	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.311103	-20.537417	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.350753	-20.189325	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.366539	-20.809267	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.403353	-21.275503	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.44335	-20.385544	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.446328	-20.626214	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.477889	-18.499861	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.491808	-20.827469	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.503017	-21.335378	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.515424	-21.230767	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.57795	-20.881514	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.654142	-21.164025	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.714961	-20.777664	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.8267	-24.1578	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.928197	-21.019578	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-49.961067	-20.820269	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.0119	-24.7911	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.1619	-25.0950	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.261611	-20.292925	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.378692	-20.381183	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.398006	-20.270581	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.519914	-20.124236	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.530756	-20.285114	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.818764	-20.143603	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.867706	-20.235286	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.903497	-20.074164	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.966231	-20.207511	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-50.998667	-29.959692	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-51.008903	-20.178561	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-51.050314	-29.971757	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-51.114136	-29.957611	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-51.159033	-29.925356	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-51.166578	-22.118431	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-51.226389	-30.014167	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-51.811944	-30.851111	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-52.183336	-26.779511	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-52.184389	-26.772439	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-52.225333	-31.786028	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-52.290139	-31.752417	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-52.298167	-29.673472	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-52.326944	-27.2775	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-53.057732	-18.013472	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-54.568853	-16.324175	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-54.8828945	-16.056482	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-54.88613	-16.04111	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-54.975755	-14.922908	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-55.669142	-14.799795	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-55.669639	-14.800222	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-55.751446	-15.185683	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-55.784780	-14.868740	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-55.969583	-16.199917	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-55.970417	-16.205833	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.054694	-15.605306	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.0731095	-15.872347	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.075889	-15.86775	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.133375	-15.575558	Brasil

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.1350542	-15.611793	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.3384713	-14.851741	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.339886	-14.712717	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.412714	-14.827275	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.4136653	-14.827908	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.448308	-14.401811	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.4819444	-21.1211111	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.482119	-15.240263	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.4872766	-14.5106877	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.48788	-21.128223	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.493525	-14.4981	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.57875	-16.093278	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.688806	-16.473444	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.773934	-17.3642874	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.827916	-16.6897777	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-57.71025	-16.064556	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-58.307033	-2.847273	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-58.6166667	-3.3	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-58.7408333	-11.3777778	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.441697	-11.4382107	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.442378	-11.431669	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.759006	-11.705853	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.941669	-10.870342	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-62.255974	-10.720917	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-62.25598	-10.720916	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-62.469824	-10.444808	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-62.471014	-10.445858	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-63.903632	-8.76183669	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-63.905008	-8.776234403	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-64.0977	-9.073089	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-64.400056	-6.528492	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-64.696955	-3.359411	Brasil
<i>Sthenophysa marmorata</i>	-41.964187	-14.907315	Brasil
<i>Sthenophysa marmorata</i>	-48.714856	-18.676161	Brasil
<i>Stenophysa marmorata</i>	-75.334833	6.081333	Colombia
<i>Stenophysa marmorata</i>	-75.002727	1.422962	Colômbia
<i>Stenophysa marmorata</i>	-76.1250	8.456389	Colômbia
<i>Stenophysa marmorata</i>	-76.5	3.75	Colômbia
<i>Stenophysa marmorata</i>	-81.362034	13.35449	Colômbia
<i>Stenophysa marmorata</i>	-81.368667	13.341361	Colômbia
<i>Stenophysa marmorata</i>	-81.377133	13.366317	Colômbia

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-81.3882	13.355933	Colômbia
<i>Stenophysa marmorata</i>	-69.207393	-12.580402	Peru
<i>Stenophysa marmorata</i>	-56.170833	-34.858056	Uruguai
<i>Stenophysa marmorata</i>	-66.879193	10.488011	Venezuela
<i>Stenophysa marmorata</i>	-67.591128	10.308098	Venezuela
<i>Stenophysa marmorata</i>	-68.674924	6.250955	Venezuela
<i>Stenophysa marmorata</i>	-69.816201	9.076507	Venezuela
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.8	17.166667	Lesser Antilles Antigua,Hodge Point
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.7667	17	Antigua Island Falmouth Bay
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.76263595	17.10665945	Antigua Island Parham Bay
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.7667	17	Antigua Island Willoughby Bay
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.819883	17.062083	Body Pond
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.73495	17.074317	Collin's Pond
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.8487	17.091783	Creek side
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.858617	17.082383	Ebenezer's Pond
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.75435	17.006443	English harbor Parleam
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.766667	17	English harbour
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.883917	17.118767	Five Island Stream
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.807317	17.115783	Gigi's Pond
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.858617	17.082383	Lagoa de Ebenezer
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.827567	17.1581	Police Academy Pond
<i>Stenophysa marmorata</i>	-59.616667	13.2	Blowers
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.286846	16.31756	Alleaume
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.485625	16.463409	Beaufond
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.468949	16.410462	Beauplan
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.368601	16.295338	Bel-etang
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.492528	16.419449	Belin
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.738346	16.249941	Couronne Cochou
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.41454	16.419865	Dadoud
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.640398	15.848657	Dans fond
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.733363	16.164423	Dasheen marsh at Belle Plaine/ Grande-Terre
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.406308	16.333895	Duteau
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.376145	16.300244	Etang-Cocoyer
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.521587	16.42433	Fauvette Nord
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.466896	16.273235	Gaschet pond/ Grande-Terre
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.368426	16.274751	Gentilly Nord
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.289107	16.256934	Gorot Mare
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.475267	16.223128	Goudenave
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.638968	15.984751	Grand Maison
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.380753	16.224208	Grande Terre, Ste. Anne
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.428733	16.317537	Grandmaisson pond/ Grande-Terre

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.43668	16.246074	Grosse Roche
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.466631	16.227118	Kancel
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.426148	16.246366	Lamarre
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.443022	16.339991	Laroche Picard
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.437764	16.22363	Le Gosier
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.463147	16.314312	Lebraire
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.351827	16.263994	Loery Sud
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.413725	16.379822	Lubeth
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.505212	16.467444	Mahaudière
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.42873	16.317537	Mahaudiere pond/ Grande-Terre
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.469167	16.385116	Malakoff
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.27	15.93	Marie Galante, Riviere San Louis
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.499035	16.245977	Medaille
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.378889	16.231328	Montmain
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.359978	16.259844	Moulin Belcourt
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.41320344	16.26635905	Pavillon
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.462397	16.355211	Pico Mare
<i>Stenophysa marmorata</i>	-73.05	18.4	Etang De Miragoane
<i>Stenophysa marmorata</i>	-73.75	18.2	Les Cayes-Torbeck Road
<i>Stenophysa marmorata</i>	-78.027022	18.166018	Bluefields
<i>Stenophysa marmorata</i>	-77.341596	18.37171	Browns Town
<i>Stenophysa marmorata</i>	-76.80927	18.016232	Kingston
<i>Stenophysa marmorata</i>	-76.85	17.93	Kingston, Port Royal
<i>Stenophysa marmorata</i>	-77.507141	18.041682	Mandeville
<i>Stenophysa marmorata</i>	-60.841566	14.481359	Bois neuf
<i>Stenophysa marmorata</i>	-62.208839	16.738422	Daly River Waterworks Estate
<i>Stenophysa marmorata</i>	-62.208839	16.738422	Daly River Waterworks Estate
<i>Stenophysa marmorata</i>	-66.78	18.45	Ingenio
<i>Stenophysa marmorata</i>	-66.05	18.4	Piedras River, Central
<i>Stenophysa marmorata</i>	-67.08	18.13	Piedras River, San Augustin
<i>Stenophysa marmorata</i>	-60.973236	13.96469	Cul de Sac Valley Sta. F
<i>Stenophysa marmorata</i>	-62.57	17.17	Nevis Island
<i>Stenophysa marmorata</i>	-62.583333	17.15	Nevis Peak
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.205809	10.429735	Central Range, Tamana Caves
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.51	10.65	nr. St. Mary's, Trinidad, WI
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.487328	16.252217	Guadeloupe
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.449539	16.290131	Guadeloupe
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.304883	16.246622	Guadeloupe
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.357703	15.383992	Dominica
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.338492	15.308933	Dominica
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.645687	15.985687	Guadeloupe

Nome no MolluscaBase	Longitude	Latitude	País
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.466896	16.273235	Grande-Terre
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.284268	15.972676	Vangout grasssy marsh
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.42873	16.317537	Mahaudiere pond/ Grande-Terre
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.635117	15.854996	Terre-de-Bas pond/ Les Saintes
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.688393	15.994073	Val Kanaers canal/ Basse-Terre
<i>Stenophysa marmorata</i>	-61.733363	16.164423	Dasheen marsh at Belle Plaine/ Grande-Terre
<i>Stenophysa marmorata</i>	-77.95851153	18.190994	Cornwall county
<i>Stenophysa marmorata</i>	-78.1279982	18.38451287	Hanover Parish
<i>Stenophysa marmorata</i>	-77.50406995	18.05805583	Manchester Parish
<i>Stenophysa marmorata</i>	-78.15792793	18.27436061	Westmorelad Parish
<i>Stenophysa marmorata</i>	-78.2070701	18.24425558	Little London
<i>Stenophysa marmorata</i>	-76.75558239	18.04194206	St Andrews Parish
<i>Stenophysa marmorata</i>	-70.38833333	19.73333333	Puerto Plata
<i>Stenophysa marmorata</i>	-71.07	19.614	Provincia Valverde
<i>Stenophysa marmorata</i>	-83.06233333	10.00883333	Provincia Limón
<i>Stenophysa marmorata</i>	-82.84016667	9.7355	Parque Nacional Cahuita
<i>Stenophysa marmorata</i>	-83.06016667	8.63	Provincia Puntarenas
<i>Stenophysa marmorata</i>	-83.39566667	8.437	Rio Pejeperro
<i>Stenophysa marmorata</i>	-83.469	8.95333333	Palmar Sur
<i>Stenophysa marmorata</i>	-83.4765	8.89583333	Roadside pool
<i>Stenophysa marmorata</i>	-79.65	9.16666667	Juan Mina station

**ANEXO A - ARTIGO ACEITO PARA PUBLICAÇÃO NO PERÍODICO
MALACOLOGIA**

ASSESSING SPECIES BOUNDARIES IN THE FRESHWATER SNAIL FAMILY PHYSIDAE USING COALESCENT-BASED DELIMITATION METHODS

Bianca Sartini do Espirito Santo^{1,2}, Mariana Fonseca Rossi^{1,2,3},
Ximena Maria Constanza Ovando^{1,2}, & Sthefane D'ávila^{1,2*}

ABSTRACT

A common issue for several freshwater snail families is the fact that, for some genera, the criteria for species delimitation are scarce, subjected to intraspecific and ontogenetic variation, or insufficiently discrete to allow a clear distinction between species. For these genera, the use of molecular approaches is decisive in recognizing valid species. Herein, we applied coalescent methods to delimit evolutionary significant units (ESUs) in Physidae. We used 496 sequences of the mitochondrial cytochrome oxidase subunit I (COI) gene available in GenBank, ascribed to six genera and 25 nominal species, and the algorithms GMYC (General Mixed Yule-Coalescent) with two criteria (single-threshold and multiple-threshold), PTP (Poisson Tree Process), and mPTP (multi-rate Tree Poisson Process). The method that presented the best performance was the mPTP. This method showed a higher frequency of taxonomic species recovery and has delimited a lower number of ESUs (25 ESUs from a dataset attributed to 25 nominal species). Physidae is a family of freshwater snails that presents several issues related to the recognition of species boundaries. Herein, the use of coalescent delimitation methods allowed us to address important taxonomic questions, opening new avenues for future taxonomic research. Our findings have shown that the morphological operational criteria used to delimit several valid species fall within the limits of intraspecific variability, demonstrating taxonomic inflation within this family. Our results also demonstrated the presence of cryptic diversity under the nominal species *Physella acuta* (Draparnaud, 1805), *Beringophysa jennessi* (Dall, 1919), *Physella pomilia* (Conrad, 1834), and *Physella gyrina* (Say, 1821).

Key words: hidden diversity, molecular taxonomy, recovered taxonomic species, reverse taxonomy, single locus, species delimitation, taxonomic diversity, tree-based methods.

INTRODUCTION

Over the last few decades, the field of taxonomy has undergone profound changes driven by the refinement of methods based on molecular biology, along with the acceleration of biodiversity loss and the urgent need for decision-making strategies related to species conservation (Dayrat, 2005; Padial et al., 2009, 2010). This tendency was widely based on the perception that taxonomists should be capable of recognizing the real diversity of species through the identification of independent evolutionary lineages (Rannala, 2015), which ultimately requires the improvement of delimitation methods (Fujisawa & Barraclough, 2013; Zhang et al., 2013).

In line with these conceptual changes, in freshwater malacology, we observe the increasing use of molecular taxonomy and the search for integrative approaches for delimiting species (Dillon & Wethington, 2004; Pip & Franck, 2008; Wethington et al., 2009; Correa et al., 2011; Bargues et al., 2012; Wethington et al., 2012; Gates et al., 2013; Standley et al., 2013; Gregoric & de Lucia, 2016; Vinarski et al., 2016; Campbell et al., 2017; Palasio et al., 2017; Aksenova et al., 2018; Schniebs et al., 2018; Collado et al., 2019, 2020; Alda et al., 2020; Arias et al., 2020; Verhagen & Haase, 2021). Delimitation criteria based on molecular evidence are mostly used in cases in which species are not morphologically discrete or clearly recognizable (Bargues & Mas-Coma,

¹Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza, Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, Brazil.

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

³Laboratório de Protozoologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, Brazil.

*Corresponding author: sthfanedavila@hotmail.com.

1997; Pip & Franck, 2008; Pepe et al., 2009; Wethington et al., 2009; Correa et al., 2011; Gates et al., 2013; Standley et al., 2013; Palasio et al., 2017; Aksenova et al., 2018; Ebbs et al., 2018; Schniebs et al., 2018; Palasio et al., 2019; Alda et al., 2020). The identification of different genetic lineages has resulted in the detection of cryptic species (Wethington et al., 2009; Standley et al., 2013; Campbell et al., 2017; Aksenova et al., 2018) and validation of species previously synonymized based on morphology (Gates et al., 2013). On the other hand, the use of this approach has also resulted in the reduction of the number of accepted nominal species (Wethington & Guralnick, 2004; Dillon & Wethington, 2006; Wethington & Lydeard, 2007; Albrecht et al., 2009; Aksenova et al., 2017; Vinarski et al., 2020). This demonstrates that the use of the phylogenetic species concept does not necessarily result in taxonomic inflation, as discussed by some authors (Isaac et al., 2004) but, on the contrary, could represent a way of solving this issue (Knapp et al., 2005).

The analysis provided by Vinarski (2018) showed that, formerly, diagnostic criteria for the identification of freshwater snail species were purely conchological. With time, species were revisited and the accumulated data on the anatomy of the soft parts allowed the revision of species validity, along with the description of new species and redefinition of the classification systems (Paraense & Pointier, 2003; Taylor, 2003; Aksenova et al., 2018). Nonetheless, a considerable number of nominal species of freshwater snails are still only known through shell traits (Vinarski, 2018), bringing their validity into question.

Molecular taxonomy and integrative taxonomic studies of freshwater snails are mostly restricted to some families of Hygrophila, particularly those families of medical importance, i.e., Acroloxidae (Shirokaya et al., 2012), Chiliniidae (Gregoric et al., 2014; Gregoric & de Lucia, 2016), Lymnaeidae (Pfenninger et al., 2006; Bargues et al., 2011; Correa et al., 2011; Schniebs et al., 2011, 2013; Standley et al., 2013; Pujadas et al., 2015; Dar et al., 2016; Vinarski et al., 2016; Aksenova et al., 2017, 2018; Morningstar et al., 2018; Alda et al., 2020; Ohari et al., 2020; Pereira et al., 2020), Planorbidae (Estrada et al., 2006; Plam et al., 2008; Caldeira et al., 2009, 2016; Collado & Mendez, 2012; Palasio et al., 2017, 2019; Habib et al., 2018; Ohlweiler et al., 2020), and Physidae (Wethington et al., 2009; Gates et al.,

2013; Ng et al., 2015; Lydeard et al., 2016; Collado et al., 2020). The search for nucleotide sequences in databases makes this asymmetry clear [i.e., Planorbidae (450,960 sequences recovered from GenBank and 2,681 sequences from Bold Barcode); Lymnaeidae (13,572 and 3,595); Physidae (3,391 and 911); Acroloxidae (354 and 122); Chiliniidae (44 and 10); Latiidae (9 and 0); totals as of March 3, 2021].

A common issue for several freshwater snail families is the fact that, for some genera, the conchological and anatomical criteria potentially useful for species delimitation are scarce, subject to intraspecific and ontogenetic variation, or insufficiently discrete to allow clear distinction among species (Bargues & Mas-Coma, 1997; Beran, 2004; Sørensen et al., 2005; Dillon & Wethington, 2006; Correa et al., 2010; Bargues et al., 2011; Correa et al., 2011; Gates et al., 2013; Vinarski et al., 2017; Aksenova et al., 2019; Pereira et al., 2020). Thus, for these genera, the use of molecular approaches is a decisive factor in recognizing valid species (Dillon & Wethington, 2006; Wethington et al., 2009; Gates et al., 2013; Alda et al., 2020). Considering the supraspecific taxonomic levels, molecular evidence has also allowed the reconfiguration of classification systems from the recognition of monophyletic taxa (Bargues & Mas-Coma, 1997; Wethington & Lydeard, 2007; Correa et al., 2010; Vinarski et al., 2011; Bargues et al., 2012; Campbell et al., 2017; Aksenova et al., 2018; Saito et al., 2018; Saadi et al., 2020).

Physidae is a family of freshwater snails, the distribution of which is mainly Holarctic, extending southward to Central and South America (Taylor, 2003; Wethington & Lydeard, 2007; Ng et al., 2015). The main classification systems proposed for this family have been based on morphological data (Walker, 1918; Te, 1980; Burch, 1982; Taylor, 2003).

There can be a considerable level of subjectivity in recognizing the boundaries between physid species. Historically, even the information about the collecting site, compared to the species geographic distribution, has been used as the sole identification criterion (Say, 1821; Turner & Clench, 1974), disregarding, e.g., the invasive potential of physid species (Beran, 2004; Bony et al., 2008; Albrecht et al., 2009; Ng et al., 2018; Collado et al., 2020). The taxonomic history of this family also shows a multiplicity of subspecies, the descriptions of which are based on subtle differences in shell coloration, transparency, thickness, and other

traits (for a revision, see Taylor, 2003). The molecular approach has thus mainly been related to species delimitation in physids (Wethington & Lydeard, 2007; Pip & Franck, 2008; Albrecht et al., 2009; Wethington et al., 2009; Gates et al., 2013; Gustafson et al., 2014; Ng et al., 2015; Collado, 2017; Ebbs et al., 2018; Collado et al., 2020). The results of these studies show both the overestimation of species numbers and the presence of species that are unrecognizable when only morphological criteria are applied (cryptic species). The results of molecular studies available for Physidae also suggest a simplification of the taxonomic classification in this family, through the reduction of valid genera (Wethington & Lydeard, 2007; Pip & Franck, 2008).

The molecular delimitation methods more widely used over the last few decades are those based on genetic distance (Kapli et al., 2017), the main example being the DNA barcoding. Nonetheless, the efficacy of DNA barcoding in delimiting species has been questioned (Moritz & Cicero, 2004; Pilgrim et al., 2011). The main criticisms are related to the low accuracy of the mtDNA COI marker in detecting the boundaries between intra- and interspecific variability in species with recent divergence (Meyer & Paulay, 2005); the difficulty of knowing the morphological, behavioral, and ecological variability of the species, as they are recognized uniquely through sets of DNA sequences (Blaxter, 2004); and the great amount of recovered paraphyly and polyphyly, due to the use of mitochondrial genes alone (Funk & Omland, 2003).

Over the last decades, progress in the theoretical and technical basis of species delimitation methods has resulted in the development of algorithms that have overcome the limitations of methods based on genetic distance (Fujisawa & Barraclough, 2013; Zhang et al., 2013; Rannala, 2015; Kapli et al., 2017; Lukhtanov, 2019). The use of single-locus delimitation methods, e.g., the GMYC and PTP, and their implementation has helped to address several taxonomy-related issues in studies on gastropods, e.g., the re-evaluation of groups with ambiguous morphology (Zhao et al., 2020), the corroboration or rejection of hypotheses about endemism (Vinarski et al., 2017), and the investigation of polymorphisms (Prévot et al., 2013). These methods have frequently resulted in more lumping than the current taxonomic systems, depending on the characteristics of the dataset and of the

evolutionary history of the taxonomic group approached (Linscott et al., 2020; Zaharias et al., 2020; Zhao et al., 2020). Alternatively, these methods have also been used in an exploratory manner, suggesting several putative species (Prévot et al., 2013; Modica et al., 2014; Puillandre et al., 2017; Abdelkrim et al., 2018).

Considering some characteristics of the family Physidae, e.g., the presence of species with wide geographic distributions due to the introduction in non-native areas (Anderson, 2003; Bony et al., 2008; Lydeard et al., 2016; Vinarski, 2017; Ebbs et al., 2018; Lawton et al., 2018; Ng et al., 2018); a significant number of species that were not validated through anatomical and molecular data (Taylor, 2003; Wethington & Guralnick, 2004); the presence of ecophenotypic plasticity (Britton & McMahon, 2004; Gustafson et al., 2014; Dillon & Jacquemin, 2015); the history of nominal diversity overestimation (Dillon et al., 2002, 2005; Paraense & Pointier, 2003; Wethington & Guralnick, 2004; Wethington & Lydeard, 2007; Lydeard et al., 2016); and the availability of a great number of DNA sequences in public databases (e.g., GenBank); this family can be considered a suitable candidate for the use of computational species delimitation methods.

In the present study, we have applied coalescent delimitation methods to Physidae. This approach allowed us to address some important taxonomic questions in this family, showing new avenues for future taxonomic research. Our finds have shown that the morphological operational criteria used to delimit several valid species fall into the limits of intraspecific variability, evidencing the presence of taxonomic inflation within this family. We also evidenced the presence of cryptic diversity under the nominal species *Physella acuta* (Draparnaud, 1805), *Beringophysa jennessi* (Dall, 1919), *Physella pomilia* (Conrad, 1834), and *Physella gyrina* (Say, 1821).

MATERIALS AND METHODS

Dataset Composition and Phylogenetic Reconstruction

Phylogenetic reconstruction was performed using a dataset containing 496 sequences of the cytochrome oxidase subunit I (COI) gene of representatives of six genera and 25 nominal species of Physidae available in GenBank (Benson et al., 2015) in April 2019 (Supplementary Table S1). Sequences of *Pseudosuccinea*

columella (Say, 1817) (Hydrophila: Lymnaeidae) were included as the outgroup.

We chose to include only the mtDNA COI sequences in the dataset because they represented 71.3% of the available sequences in GenBank, whereas other markers accounted for 0.18–16.79% of the existing sequences. The mtDNA COI sequences were also taxonomically more inclusive compared with the other markers. Furthermore, single-locus methods are particularly important in studies aimed to provide estimates of diversity at family and higher taxonomic levels and working on a single DNA marker allows collecting a larger set of sequenced lineages available in public databases. Single-locus methods also are computationally less demanding, showing good performance with large datasets.

We accessed substitution saturation with the software DAMBE, a Windows program featuring a variety of analytical methods for molecular sequence analysis (Xia & Lemay, 2009), which suggested little saturation and sufficient phylogenetic information contained in the sequences included in the final dataset. Sequences were aligned in MAFFT (Kato et al., 2017), with default options, and then visually inspected. After removing poorly aligned positions with Gblocks (Talavera & Castresana, 2007), a matrix with 657 bp was obtained. The phylogeny was conducted under a maximum likelihood (ML) framework. ML topology was inferred via RAXML (Stamatakis, 2014), using the JC + I model (Jukes & Cantor, 1969); this model was chosen because it is the best substitution model in JModelTest, implemented in MEGA 11 (Tamura et al., 2021). Clade support was assessed with bootstrap convergence criterion of RaxML with 1,000 pseudoreplicates. We considered as strong support a bootstrap value > 85 (Young et al., 2021).

Computational Species Delimitation Methods

Because most of the sequences available for Physidae refer to the COI gene, we used the GMYC (General Mixed Yule-Coalescent) with two criteria (single-threshold and multiple-threshold), PTP (Poisson Tree Process), and mPTP (multi-rate Tree Poisson Process) to

delimit species based on information from a single-locus for big datasets because they are methods with good performance and lower computational demand. These methods are based on the phylogenetic species concept (FSC). Species delimitation methods based on the FSC define species as a group of organisms with ancestry and descendance patterns that differ from other groups (Eldredge & Cracraft, 1980). In line with this premise, recently developed algorithms use coalescent models as the theoretical basis to infer intraspecific shifts in the lineages (Kingman, 1982). According to these models, extant lineages that are phylogenetically related coalesce to a more recent common ancestor at a given period. These methods apply the coalescent theory to detect significant differences between the recovered relationships, within and between species, inferring from a phylogenetic tree the transitional point between the intraspecific processes and the interspecific processes, and providing specific divergence limits for the clades to delimit the evolutionary significant unities (Fujiwara & Barraclough, 2013; Zhang et al., 2013; Kapli et al., 2017).

The GMYC is based on the maximum likelihood criterion and requires an ultrametric tree for the delimitation process. GMYC identifies evolutionary lineages assuming a transition between branching patterns within lineages reflected by the coalescence process (Kingman, 1982) and the branching patterns between lineages reflected by the speciation process (Yule, 1924). Then GMYC explores the difference in the branching rate under these two evolutionary models, accessing the transition point of greatest likelihood. In addition, the algorithm implements two methods: the single threshold, in which it admits that the change between speciation and coalescence events is unique; and the multiple thresholds, in which the speciation-coalescence transition varies across the phylogenetic tree (Monaghan et al., 2009). The divergence time estimates for obtaining the ultrametric tree, required by GMYC, were performed in the RelTime program (Tamura et al., 2012) from the phylogeny estimated by maximum likelihood, previously described. This program uses an algorithm that

SUPPLEMENTAL TABLE S1 (see <https://www.dropbox.com/scl/ff/j418po47v3msjxa2c073k/SUPPLEMENTARY-Table-S1.docx?dl=0&rkey=460dbfr6ccn9epbk0qxcvwqct>). GenBank accession numbers of DNA sequences included in the present study, assigned nominal species, and accepted names according to MolluscaBase (2021).

calculates the relative divergence time, without requiring temporal information. The GMYC analyses were performed in the R environment (R Core Team, 2017) with the SPLITS package (<http://r-forge.r-project.org/projects/splits>). The PTP algorithm is also based on coalescence theory and aims to find significant differences between the reconstructed relationships between and within species, reflected by the length of branches in the topology, but does not need an ultrametric tree for the delimitation process. Thus, the branch length represents the expected average number of substitutions per site, i.e., the number of substitutions between species is greater than the number of substitutions within species (Zhang et al., 2013). The main improvement in mPTP, compared to PTP, is the adjustment of the intra-specific divergences to the distinct exponential distributions implemented by the mPTP.

The rate of speciation might be constant between sister species, but the rate of intra-specific coalescence and genetic diversity can vary significantly even between sister species. The mPTP considers the different rates of branching events within each delimited species (Kapli et al., 2017). The PTP and mPTP methods were employed from a rooted phylogeny estimated by maximum likelihood, previously described. Both methods were implemented in the mPTP Webservice (<http://mptp.h-its.org/#/tree>), using the default parameters. The outgroup was removed before all analyses.

To verify the intra- and interspecific genetic distances for the evolutionary significant units (ESUs) delimited by each method, we calculated the distance matrix using the Kimura two-parameter model. We considered as the threshold of interspecific distance a value of 5% as defined by Young et al. (2021) for Physidae. The analysis was conducted in MEGA 11 (Tamura et al., 2021).

RESULTS

The performances of the delimitation methods herein employed are presented in Tables 1 and 2. The matrices of genetic distance generated for each delimitation method showed that, from the 300 pairwise combinations of ESUs of the mPTP, only six (2%) [i.e., ESU 3 - ESU 4 (4.82%); ESU 8 - ESU 7 (3.98%); ESU 9 - ESU 8 (3.51%); ESU 15 - ESU 16 (3.97%); ESU 15 - ESU 17 (4.08%); ESU 16 - ESU 17 (0.20%)] presented interspecific distances < 5%, demonstrating that the genetic distances observed between the majority of the pairwise combinations of ESUs (98%) can be interpreted as interspecific limits rather than intraspecific variability. Furthermore, the intra-specific variation was < 5% (Table 2). Similarly, from the 595 pairwise combinations of ESUs of the PTP, 28 (4.7%) presented interspecific distance < 5%, also demonstrating strong support for most of the ESUs delimited by this method and the corresponding taxonomic outcomes concerning species limits.

In contrast, from the 8,256 pairwise combinations of ESUs of the GMYC-single, 2,464 (29.84%) presented interspecific distances < 5%. Similarly, for the GMYC-multiple, we observed that from the 17,766 pairwise combinations, 4,516 (25.41%) presented interspecific distance < 5%.

Sequences grouped in eight ESUs delimited by the mPTP with high support values (BS > 85) and genetic distances > 5% were split into several ESUs by the other methods. These resulting ESUs showed genetic distances that fall into the intraspecific limits, as described below. ESU 1 (BS: 100; distance: 0.15%) of mPTP (same as ESU 1 of PTP) was delimited as ESUs 130 and 131 of GMYC-single and ESUs 188 and 189 of GMYC-multiple. ESU 2 (BS: 100; distance: 0.34%) of mPTP (same as

TABLE 1. Performance of the methods used for the delimitation of evolutionary significant units, based on the amount of ESUs, percentage of recovered taxonomic species (RTS), and number of splitters, lumpers, and matches between traditional taxonomy and delimited ESUs.

Algorithms	ESUs	RST (%)	Match	Splitter	Lumper
PTP	35	17.14	6	10	9
mPTP	25	28.00	7	6	12
GMYC-single	131	4.50	6	17	2
GMYC-multiple	189	1.05	2	19	4

TABLE 2. Intraspecific distance and Bootstrap support (BS) of the evolutionary significant unities (ESUs) delimited by the mPTP. The distances are based on the Kimura two-parameter mode; a dash indicates that an ESU was represented by a single sequence or specimen.

ESU	Intraspecific Distance	BS
1	0.15%	100
2	0.33%	100
3	2.02%	61
4	0.17%	98
5	4.97%	100
6	1.73%	97
7	-	92
8	0.27%	89
9	0.75%	79
10	1.06%	100
11	-	94
12	3.50%	77
13	0.54%	100
14	0.77%	100
15	-	46
16	0.10%	46
17	0%	97
18	0%	100
19	0.82%	100
20	1.18%	99
21	2.55%	83
22	-	30
23	-	90
24	-	80
25	1.93%	74

for ESU 2 of PTP) was delimited as ESUs 125, 126, and 127 of GMYC-single and ESUs 183, 184, and 185 of GMYC-multiple. ESU 4 (BS: 98; distance: 0.17%) of mPTP (same as for ESU 5 of PTP) was delimited as three distinct ESUs by GMYC-single (ESUs 1, 121, and 122) and GMYC-multiple (ESUs 55, 179, and 180). ESU 5 (BS: 100; distance: 4.9%) of mPTP was delimited as two distinct ESUs by the other

methods (i.e., ESUS 128 and 129 of GMYC-single, ESUs 186 and 187 of GMYC-multiple, and ESUs 6 and 7 of PTP). ESU 6 (BS: 97; distance: 1.73%) of mPTP (same as for ESU 8 of PTP) was delimited as three distinct ESUs by GMYC-single (ESUs 2, 60, and 61) and GMYC-multiple (ESUs 1, 110, and 111). ESU 10 (BS: 100; distance: 1.06%) of mPTP (same as for ESU 12 of PTP) was delimited as two distinct ESUS by GMYC-single (ESUs 118 and 119) and GMYC-multiple (ESUs 176 and 177). ESU 13 (BS: 100; distance: 0.53%) of mPTP (same as ESU 16 of PTP) was delimited as two distinct ESUs by GMYC-single (ESUs 5 and 117) and GMYC-multiple (ESUs 2 and 175). ESU 19 (BS: 100; distance: 0.81%) of mPTP (same as ESU 22 of PTP) was delimited as two different ESUs by GMYC-single (ESUs 115 and 116) and GMYC-multiple (ESUs 173 and 174). ESU 20 (BS: 99; distance: 1.18%) of mPTP (same as ESU 23 of PTP) was delimited as two different ESUs by GMYC-single (ESUs 9 and 111) and as five ESUs by GMYC-multiple (ESUs 7, 8, 9, 10, and 168).

Moreover, two ESUs delimited by the mPTP with lower support values (BS: 83 and 74) and interspecific distance < 5% were split into several different ESUs by the other methods. ESU 21 (BS: 83; distance: 2.55%) of mPTP was subdivided into several ESUs by the other methods (74 ESUs by GMYC-single, 93 ESUs by GMYC-multiple, and 9 ESUs by PTP), most of them presenting interspecific distances < 5%). ESU 25 (BS: 74; distance: 1.93%) delimited by mPTP was also split into several ESUs by GMYC-multiple and GMYC-single (19 and 37 ESUs, respectively), several of them with interspecific distances < 5%.

The methods GMYC-single and GMYC-multiple showed low performance because they presented small numbers of lumped profiles (two and four, respectively), i.e., groups having more than one taxonomically defined species under a single name. These methods also presented high numbers of splitter cases, i.e., when taxonomically defined species were recovered in different ESUs, and they consequently overestimated the number of ESUs; GMYC-single delimited 131 ESUs and GMYC-multiple delimited 189 ESUs.

The methods mPTP and PTP presented a high frequency of match profiles, i.e., when the ESUs agreed with the taxonomic classification, with seven and six matches, respectively. The PTP method exhibited more splitter cases, i.e., when taxonomically defined species were

recovered in different ESUs, and delimited greater number of ESUs (35) than the mPTP (25).

The mPTP showed the smaller number of splitter cases, delimiting 25 ESUs from a dataset attributed to 25 nominal species, showing the best performance. For this reason, we herein present the results of this method. Most of the clades recovered in the phylogenetic reconstruction corresponded to the ESUs delimited by the mPTP, with high support values (Figs. 1, 2). The nominal species that corresponded to the ESUs and were also recovered as inde-

pendent phylogenetic lineages with high support value were *Aplexa hypnorum* (Linnaeus, 1758) (ESU 2; Germany and Peru; bootstrap: 100), *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758) (ESU 6; Germany, Peru and Netherlands; bootstrap: 97), *Physella hendersoni* (Clench, 1925) (ESU 13; U.S.A.; bootstrap: 100), *Physella natricina* D. W. Taylor, 1988 (ESU 14; U.S.A.; bootstrap: 100), *Physa vernalis* Taylor & Jokinen, 1984 (ESU 10; U.S.A.; bootstrap: 100), *Physella spelunca* Turner & Clench, 1974 (ESU 19; U.S.A.; bootstrap: 100), and *Stenophysa marmorata* (Guilding, 1828) (ESU 5; Guadeloupe; boot-

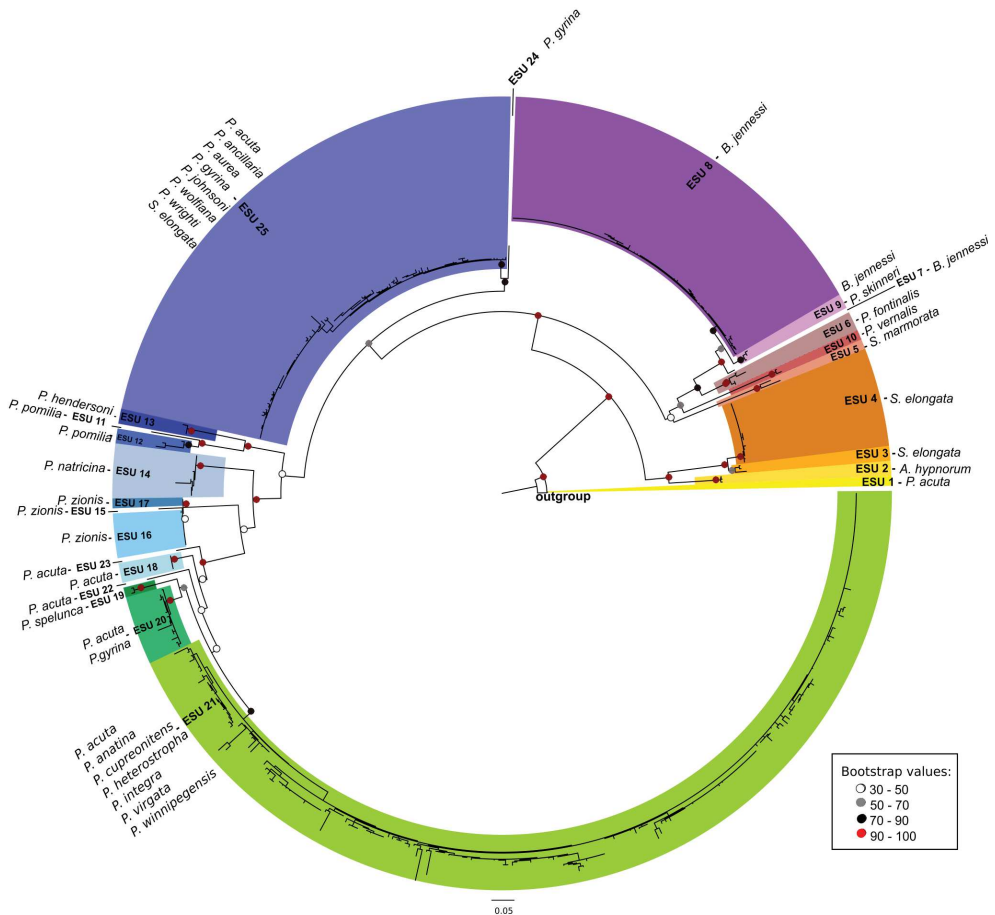


FIG. 1. Phylogenetic tree inferred by maximum likelihood based on 657 bp of the mitochondrial cytochrome oxidase subunit I (COI) gene of Physidae species. *Pseudosuccinea columella* (Say, 1817) was used as outgroup. The circles close to the nodes represent the bootstrap values. The evolutionary significant units (ESUs) delimited by the multi-rate Poisson Tree Processes (mPTP) are highlighted in the color frames.

strap: 100), confirming the taxonomic status of these species (Fig. S1).

The splitting of the COI sequences ascribed to *Sibirenauta elongata* (Say, 1821), as recovered in ESU 3 (Canada and U.S.A.; bootstrap: 61) and ESU 4 (Canada; bootstrap: 98), as well as *Physella zionis* (Pilsbry, 1926), as recovered in ESU 15 (U.S.A.; bootstrap: 46), ESU 16 (U.S.A.; bootstrap: 46), and ESU 17 (U.S.A.; bootstrap: 97), presented low support value (< 60) (Figs. 1, 2). The nominal species *Beringophysa jennessi*, *Physella pomilia*, *Physella acuta*, and *Physella gyrina* were not recovered as monophyletic groups in the phylogenetic reconstruction (Figs. 1, 2, S2).

COI sequences ascribed to *Beringophysa jennessi* (Canada) were recovered in three well-supported sister groups (bootstrap: 92), delimited as ESU 7 (bootstrap: 92), ESU 8 (bootstrap: 89), and ESU 9 (bootstrap: 79). ESU 9 also included COI sequences ascribed to *Physa skinneri* D. W. Taylor, 1954 (Canada), besides *B. jennessi* (Figs. 1, 2). COI sequences ascribed to *Physella pomilia* (U.S.A.) were recovered, with high support value (bootstrap: 94), in two distinct ESUs: ESU 11 (bootstrap: 94) and ESU 12 (bootstrap: 77) (Figs. 1, 2, S2).

COI sequences ascribed to *Physella acuta* were recovered in seven distinct ESUs (ESU 1, 18, 20, 21, 22, 23, and 25; Figs. 1, S2). The clade delimited as ESU 1 (bootstrap: 100), including COI sequences from New Mexico (U.S.A.), was the first group to diverge in the phylogenetic tree, evidencing that this lineage presents more substitutions over time, and is probably genetically more distant and ancient than the other lineages. ESU 18 included COI sequences ascribed to *Physella acuta* from Angola, also forming a distinct clade (bootstrap: 100), genetically distant from the other clades that recovered sequences from this species (Figs. 1, 2, S2). ESU 21 presented high support value (bootstrap: 83) and included 201 COI sequences ascribed to *Physella acuta* from 22

countries in America, Europe, and Asia, along with sequences ascribed to *Physa anatina* I. Lea, 1864, *Physa cupreonitens* Cockerell, 1889, *Physa heterostropha* (Say, 1817), *Physella integra* (Haldeman, 1841), and *Physa winnipegensis* (Pip, 2004) from the United States, and *Physella virgata* Gould, 1855, from Canada (Figs. 1, 2). Another three ESUs included COI sequences ascribed to *Physella acuta*, i.e., ESU 22 (Mexico), delimited with low support (bootstrap: 30), ESU 23 (Canada; bootstrap: 90), and ESU 25 (Japan; bootstrap: 74).

COI sequences ascribed to the nominal species *Physella gyrina* were recovered in three distinct groups, delimited as three ESUs, i.e., ESU 20 (Canada and U.S.A., bootstrap: 99), ESU 24 (U.S.A.; bootstrap: 80), and ESU 25 (Canada and U.S.A.; bootstrap: 74). Besides the sequences from *Physella gyrina*, ESU 20 also included one sequence ascribed to *Physella acuta* (U.S.A.) (Figs. 1, 2, S2).

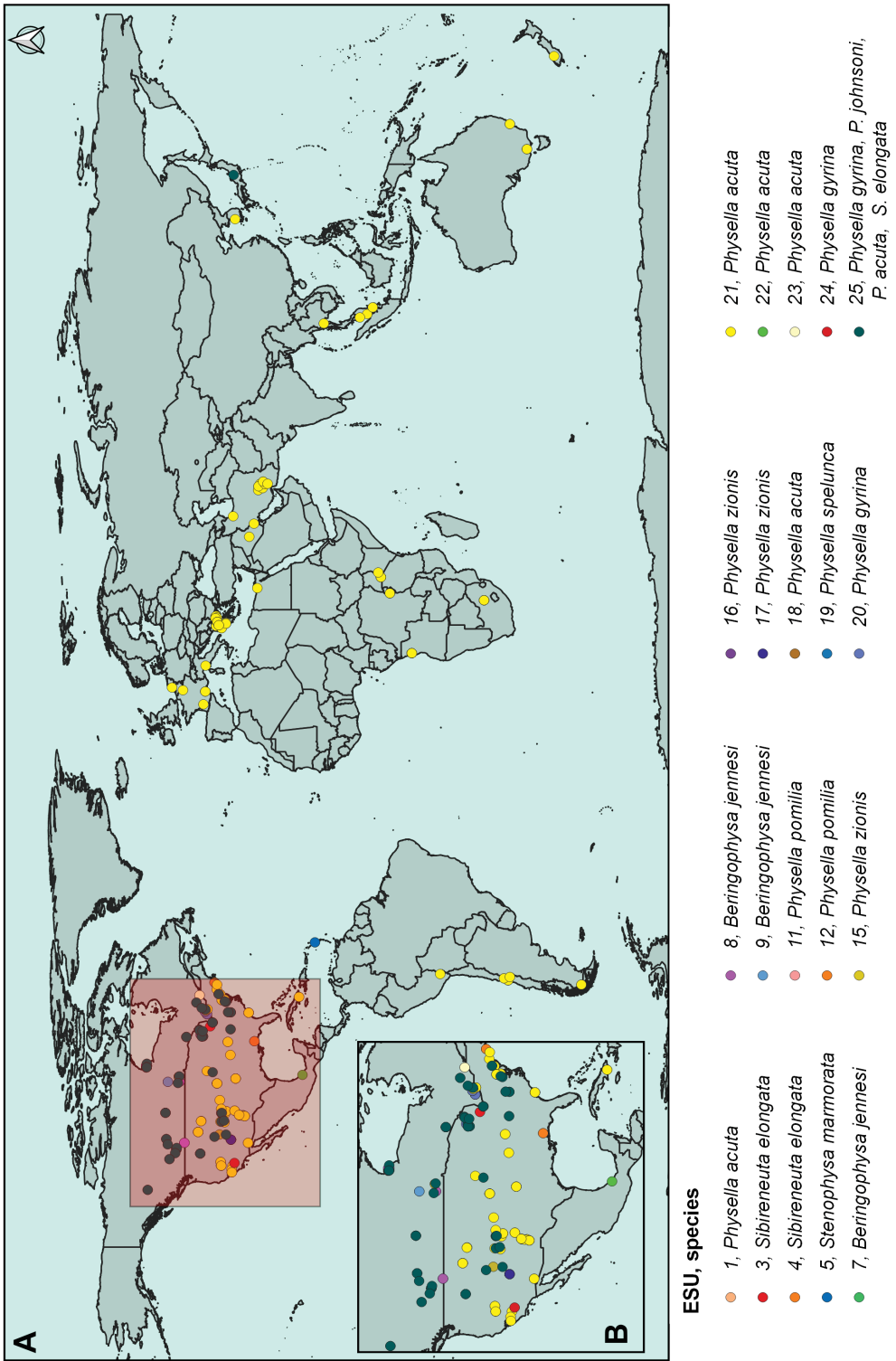
For the delimitation analysis, we used 496 COI sequences ascribed to 25 nominal species. After verifying the taxonomic status of these nominal species in MolluscaBase (2021), we observed that some of them have been synonymized and, thus the sequences were ascribed to 15 valid species. The results from mPTP have confirmed the status of synonyms of some of these nominal species and are described below.

ESU 25 included COI sequences ascribed to *Physella gyrina* (Canada and U.S.A.), *Physa aurea* I. Lea, 1838 (U.S.A.), *Physa wolfiana* I. Lea, 1869 (U.S.A.), and *Physella wrighti* Te & A. H. Clarke, 1985 (Canada) (synonyms of *Physella gyrina* according to MolluscaBase, 2021), besides sequences of *Physella johnsoni* (Clench, 1926) (Canada and U.S.A.), *Physella ancillaria* (Say, 1825) (Canada and U.S.A.), *Physella acuta* (Japan), and *Sibirenauta elongata* (Canada) (Fig. S1). ESU 21 included COI sequences ascribed to *Physella acuta* (from 22 countries in America, Europe, and Asia) and its

FIG. 2. Geographic distribution of the significant evolutionary units (ESUs) recovered using the coalescent delimitation method multi-rate Tree Poisson Process (mPTP). →

SUPPLEMENTAL FIG. S1 (see <https://www.dropbox.com/s/hoz48ulmkst8haj/fig.3.tif?dl=0>). Nominal species recovered as significant evolutionary units (ESUs) by the coalescent delimitation method multi-rate Tree Poisson Process (mPTP).

SUPPLEMENTAL FIG. S2 (see <https://www.dropbox.com/s/rbuk69nin1q4i6j/fig.4.tif?dl=0>). Splitter cases in Physidae using the coalescent delimitation method multi-rate Tree Poisson Process (mPTP). ESU: evolutionary significant unit.



synonyms *Physella integra* (Canada), *Physa anatina* (U.S.A.), *Physa cupreonitens* (U.S.A.), *Physa heterostropha* (U.S.A.), *Physella virgata* (U.S.A.), and *Physa winnipegensis* (Canada) (Figs. 1, 2, S3).

The results of the mPTP and PTP methods were congruent. Both methods recovered evolutionary significant units that included all the sequences ascribed to *Physella hendersoni*; these methods were also congruent in delimiting one ESU including sequences ascribed to *Physella gyrina*, *Physa aurea*, *Physella wrighti*, *Physa wolfiana*, *Physella ancillaria*, and *Physella johnsoni*. In relation to ESU 21 from mPTP, its composition is practically the same as ESU 31 delimited by the PTP, except for the inclusion of sequences ascribed to *Physa cupreonitens*. The two methods also recovered, as ESUs, the nominal species *Aplexa hypnorum*, *Physa fontinalis*, *Physa vernalis*, *Physella hendersoni*, *Physella natricina*, and *Physella spelunca*; and split in the same number of different ESUs, with the same sequence composition, the species *Beringophysa jennessi*, *Physella pomilia*, and *Physella zionis*. Similarity in composition was also observed for ESU 18 from mPTP and ESU 21 from PTP (*Physella acuta*); and for ESU 20 from mPTP and ESU 23 from PTP (*Physella acuta* + *Physella gyrina*).

Our phylogenetic analysis recovered three genera as monophyletic groups, with high support values, i.e., *Aplexa* J. Fleming, 1820 (BS: 100, one species represented by three sequences), *Sibirenauta* Starobogatov & Streletzkaia, 1967 (BS: 100, one species represented by 23 sequences), and *Beringophysa* Starobogatov & Budnikova, 1976 (BS: 92, one species represented by 82 sequences). *Stenophysa* E. von Martens, 1898 was recovered with low support (BS: 31, one species represented by two sequences). *Physa* Draparnaud, 1801 was recovered as a polyphyletic group (nine species represented by 28 sequences) and *Physella* Haldeman, 1842 was recovered as a paraphyletic group (10 species represented by 357 sequences).

DISCUSSION

The present study allowed us to affirm that the multi-rate Poisson Tree Processes (mPTP)

was the delimitation method that represented a more accurate alternative to solve inconsistencies in recognizing and delimiting significant evolutionary units in Physidae. Most inferences of ESUs using mPTP showed high bootstrap support. The matrices of genetic distance generated for the mPTP showed that most of the pairwise combinations of ESUs presented interspecific distance > 5% which is considered as the threshold of interspecific distance for Physidae (Young et al., 2021). The mPTP presented the highest frequency of match profiles and showed the smallest number of splitter cases. Some ESUs delimited by the mPTP with high support values and intraspecific genetic distances < 5% were split into different ESUs by the other methods, with low support. All of these results demonstrate the strong support for most of the ESUs delimited by mPTP and the corresponding taxonomic outcomes concerning species limits.

Considering our dataset, the geographic representation of available mtDNA COI sequences was greater for some species than others. This is a result of the more restricted distribution of some species, the lower number of sequences available for others, and the introduction in non-native areas, as is the case of *Physella acuta*, for which there are sequences from specimens collected in 22 different countries. Our final dataset also presented an asymmetrical number of sequences available per species. These asymmetries, however, are not expected to influence the outcome of the species delimitation analysis. The methodological improvements present in the mPTP, particularly the adjustment of the intraspecific divergences to the distinct exponential distributions, makes this method flexible and adjustable to the specific characteristics of the sampling (i.e., unequal sampling with species highly sampled in a location, and species sampled in several locations) and populations (i.e., number of species, number of sequences by species, and nucleotide divergence) (Zhang et al., 2013; Kapli et al., 2017). The mPTP is a version of the PTP that improves the estimation in phylogenies that present different inter- and intraspecific rates. The speciation rate might be constant between sister species, but the intraspecific coalescence rate and the genetic distance can

SUPPLEMENTAL FIG. S3 (see <https://www.dropbox.com/s/hkr5h952u1erjhx/fig5.tif?dl=0>). Lumper cases in Physidae using the coalescent delimitation method multi-rate Tree Poisson Process (mPTP). ESU: evolutionary significant unit.

vary significantly, even between sister species; thus the mPTP is responsible for the different rates of ramification events into each species delimited (Kapli et al. 2017). When a nominal species presents well-delimited evolutionary limits, the algorithm considers it as one ESU. Otherwise nominal, phylogenetically related species can compose a single ESU (lumper model), or sequences from different nominal species can be separated in several ESUs (splitter model).

The use of DNA sequences available in public databases can lead to some issues related to the labeling of sequences when the data is unpublished, or when the criteria used for species identification is not mentioned in the associated studies. Species misidentifications and the consequent mislabeling of the sequences can lead to errors during the interpretation of phylogenetic reconstructions. This problem, however, can be mitigated by using sequences obtained from specimens identified based on acknowledged operational criteria for the taxonomic group under analysis. All sequences used in the present study were originally labeled based on morphological and/or molecular identification of the species. Most of the sequences were associated with available studies, and among these sequences, 56% were labeled based on morphological identification, 32% were labeled based on the molecular identification, and 12% were labeled based on both morphological and molecular identification of the species.

The interpretation of our results was based on the information on species identification method for each mt DNA COI sequence. In most cases, sequence labeling was congruent with grouping in ESUs that recovered a nominal species and ESUs that included sequences ascribed to nominal species considered as synonyms in previous molecular studies. Mislabeling was detected for only three sequences, that is, KM612096, erroneously ascribed to *Physa* (now *Beringophysa*) *jennessi* and included in ESU 9 (Pip & Franck, 2008); LC429395 ascribed to *Physella acuta* from Japan, included in ESU 25; and MG421132 ascribed to *Sibirenauta elongata*, included in ESU 25.

The results of the ESUs delimitation from mPTP reveal three scenarios. The first was the recovery of nominal species as significant evolutionary units; the second was the recovery of ESUs formed by different nominal species (lumper cases) and, in the third scenario the nominal species appear scattered in different

ESUs (splitter cases). Those scenarios are discussed below.

Seven nominal species were recovered as single ESUs, i.e., the present taxonomy is consistent with ESU's delimitation (i.e., *Aplexa hypnorum*, *Stenophysa marmorata*, *Physa fontinalis*, *Physa vernalis*, *Physella natricina*, *Physella spelunca*, *Physella hendersoni*). Additionally, *Sibirenauta elongata* and *Physella zionis* were both recovered in different ESUs, however, with low support. Thus, our findings corroborate the previous lines of evidence that sustain the validity of these nine species. All of these species were recovered as well-supported monophyletic clades in previous studies, i.e., *Physella natricina* (Gates et al., 2013; Young et al., 2021), *Physella spelunca* (Wethington & Guralnick, 2004; Young et al., 2021), *A. hypnorum* (see Vinarski et al., 2011), *Stenophysa marmorata* (Wethington & Lydeard, 2007; Young et al., 2021), *Physa fontinalis* (Wethington & Lydeard, 2007; Albrecht et al., 2009; Young et al., 2021), *Physa vernalis* (Wethington & Lydeard, 2007; Young et al., 2021), *Sibirenauta elongata* (see Wethington & Lydeard, 2007), and *Physella zionis* (Wethington & Lydeard, 2007; Young et al., 2021).

The validity of *Physella natricina* and *Physella spelunca* was questioned by Gates et al. (2013). By using both morphology and molecular phylogeny with the markers mtCOI and mt16S, these authors observed that the genetic distance between *Physella natricina* and other groups was significantly greater than the genetic distance within *Physella natricina*. Both species were delimited as candidate species by Young et al. (2021), using mPTP and two distance-based methods for delimitation (ASAP and SPN).

Although we recovered *Stenophysa marmorata* as a single ESU, we cannot discard the possibility of cryptic diversity in this nominal species. Historically, *Stenophysa marmorata* is considered to have a neotropical distribution, its occurrence having been recorded in several localities of Central and South America (Taylor, 2003; Bony et al., 2008). Taylor (2003), however, proposed that the native distribution of *Stenophysa marmorata* is restricted to its type locality in the Caribbean; the presence of this species in South America being explained by human introduction or, more likely, by taxonomic misidentifications. In the present study, only COI sequences of *Stenophysa marmorata* from Guadeloupe were available. Thus, the real diversity of physids in the neotropics remains

to be elucidated, as confirmed by the scarcity of DNA sequences of physid species native to South America in deposited databases and published molecular studies.

ESU 21 from mPTP included sequences ascribed to the species *Physella acuta* and its synonyms *Physa anatina*, *Physa heterostropha*, *Physella integra*, *Physella virgata*, *Physa winnipegensis*, and *Physa cupreonitens*, confirming that these nominal species could in fact be one phylogenetic species. Dillon et al. (2002) have shown that *Physa heterostropha* and *Physella integra* are not reproductively isolated from *Physella acuta*, and they suggested that the name *Physella acuta* should be used for the populations of these species occurring in Europe. Anderson (2003) has shown that the internal anatomy of *Physella acuta* and *Physa heterostropha* is indistinguishable. Additionally, Dillon et al. (2005) have demonstrated the absence of reproductive isolation between *Physella virgata* and *Physella acuta*. Furthermore, Wethington & Lydeard (2007) did not find evidence of monophyly for the nominal species *Physella acuta*, *Physa heterostropha*, *Physella virgata*, and *Physella integra*.

Physa winnipegensis is considered a synonym of *Physella acuta*, according to MolluscaBase (2021). The phylogenetic analysis of Pip & Franck (2008) recovered *Physa winnipegensis* as a distinct clade within the *Physella acuta* group, and the analysis provided by the centre and the Arctic Research Division of Fisheries and Oceans Canada (DFO) suggest that this result falls within the genetic variability of *Physella acuta*. Thus, *Physella winnipegensis* should not be considered as a valid species, but a synonym of *Physella acuta*, which is in accordance with the findings of Wethington et al. (2009). Furthermore, evidence of small genetic distance between *Physella acuta* and *Physa anatina* has previously been provided by Gates et al. (2013). Correspondingly, our findings indicate that the populations of the nominal species *Physella integra* (Europe and Canada), *Physa heterostropha* (Europe and U.S.A.), *Physa anatina* and *Physa cupreonitens* (U.S.A.), and *Physa winnipegensis* (Canada) should be ascribed to the species *Physella acuta*. Thus, the evidence provided by the present study, allied with the results of previous authors, corroborates the hypothesis that these nominal species represent synonyms of *Physella acuta*.

ESU 20 from mPTP has included sequences ascribed to *Physella acuta* (one sequence from

Canada) and *Physella gyrina* (12 sequences from Canada and one sequence from U.S.A.). Both species are considered valid (MolluscaBase, 2021). *Physella gyrina* is a common species, with a wide native distributional range that includes southeastern Alaska and Canada and most of the United States, overlapping in some areas with the distribution of *Physella acuta* (see Taylor, 2003). The grouping of these two nominal species into one ESU can be explained by an error of taxonomic attribution. Among the sequences ascribed to *Physella gyrina*, 12 were obtained by Telfer et al. (2015) during a rapid diversity survey in a natural reserve in Canada, using DNA barcoding. The other sequence was provided by Rudko et al. (2018) and ascribed to *Physella gyrina* because it presented 68.5% similarity with one sequence attributed to *Physella gyrina* by Telfer et al. (2015). The sequence ascribed to *Physella acuta* was provided by Wethington & Lydeard (2007) and came from a morphologically identified specimen. Thus, this result should not be interpreted as synonymy between *Physella gyrina* and *Physella acuta*, considering the results of Dillon and Wethington (2004), who demonstrated postmating reproductive isolation between *Physella acuta* and *Physella gyrina*; and Dillon et al. (2011), who observed sexual isolation between *Physella gyrina* and *Physella pomilia* and *Physella carolinae* (Wethington, Wise, & Dillon, 2009), as well as *Physella acuta*. Bearing in mind the results of the present study, with the inclusion of DNA sequences ascribed to *Physella acuta* in three well-supported and related ESUs (20, 21, and 23), ESU 20 could represent a cryptic species, which should be further investigated through the integration of molecular and morphological analyses.

ESU 9 includes two sequences from *Physa skinneri* and one of *Beringophysa jennessi*. The sequences ascribed to *Physa skinneri* are from the study by Pip & Franck (2008) and the sequence KM612096 ascribed to *B. jennessi* are from a barcoding project. The attribution of this sequence to *B. jennessi* could represent a misidentification, because here it was recovered in ESU 8, formed exclusively by 80 sequences of *B. jennessi*, with high support. Young et al. (2021) also considered the sequence KM612096 as a case of misidentification. ESU 7 was well supported and included only one sequence of *B. jennessi*, and it is still necessary to investigate whether

there is cryptic diversity associated with this nominal species.

ESU 25 includes all of the available sequences of *Physella ancillaria* (Canada and U.S.A.; 70 sequences), *Physa aurea* (U.S.A.; two sequences), *Physella johnsoni* (Canada and U.S.A.; seven sequences), *Physa wolfiana* (U.S.A.; one sequence), *Physella wrighti* (Canada; two sequences), *Physella acuta* (Japan; one sequence), *Sibirenauta elongata* (Canada; one sequence), and *Physella gyrina* (Canada and U.S.A.; 26 sequences). Among these nominal species, at least three have already been suggested as synonyms of *Physella gyrina*. Molecular analysis also suggested that *Physella johnsoni* and *Physella gyrina* represent ecophenotypes of the same species (Remigio et al., 2001). Taylor (2003) also considered *Physella johnsoni* as a synonym of *Physella gyrina*. Wethington & Guralnick (2004) observed that the genetic distance between *Physella wrighti*, *Physa aurea*, and *Physella gyrina* is < 6%, indicating that these three nominal species represent a single phylogenetic species. Dillon & Wethington (2004) verified the absence of reproductive isolation between *Physa aurea* and *Physella gyrina*. *Physella ancillaria* was considered to be a valid species by Taylor (2003); nonetheless, this author stressed that the information on the distribution of this species is scarce, as is the availability of preserved specimens in malacological collections. Among the sequences of *Physella gyrina* included in ESU 25, 16 (61.5% of the total) were obtained from specimens identified by means of penial anatomy (Remigio et al., 2001; Wethington & Guralnick, 2004; Gates et al., 2013). Regarding *Physella ancillaria*, 21.4% of the sequences (i.e., 15 sequences from the study of Wethington & Lydeard, 2007) come from specimens identified based on penial anatomy. The sequences attributed to *Physa aurea* and *Physa wolfiana* also come from specimens identified through penial anatomy (Wethington & Guralnick, 2004), whereas the identification of the specimens associated with the sequences of *Physella johnsoni* and *Physella wrighti* were based on shell morphology (Remigio et al., 2001; Wethington & Guralnick, 2004). The fact that sequences of different nominal species, validated through morphological identification, were grouped together in one ESU demonstrates the difficulty in establishing interspecific boundaries. This is because the morphological differences between nominal species, taken as diagnostic criteria, could in

fact reflect intraspecific variability. The inclusion in this ESU of a single sequence of *Physella acuta* collected in Japan and one of *Sibirenauta elongata* collected in Canada could represent misidentifications. The sequence of *Physella acuta* was used as an outgroup in the work of Saito et al. (2018). According to these authors, the specific identification of the specimens of *Hygrophila* included in the outgroup was beyond the scope of their study, the species attribution being based on catalogs and species lists. The sequence attributed to *Sibirenauta elongata* was derived from a DNA barcoding study, with no associated publication, so we could not check the criteria used for specific identification.

In the present study, COI sequences ascribed to the nominal species *Physella acuta* (ESUs 1, 18, 20, 21, 23, and 25), *Beringophysa jennessi* (ESUs 7, 8, and 9), *Physella pomilia* (ESUs 11 and 12), and *Physella gyrina* (ESUs 20, 24, and 25) were separated into more than one ESU, with high support, which could indicate the presence of cryptic species. All of the sequences of *B. jennessi* were from Canada, those grouped in ESU 8 being from Manitoba and Alberta, and those delimited as ESU 7 from Ontario (Pukaskwa National Park, Hattie Cove). It is therefore necessary to investigate whether these two entities present a geographic distribution restricted to these areas.

COI sequences ascribed to *Physella acuta* were recovered in four well-supported ESUs [ESU 1 (BS:100), ESU 18 (BS:100), ESU 20 (BS:99), and ESU 23 (BS: 90)], as well as ESUs 24 and 25 delimited with low support. It is interesting to note that *Physella acuta* is an invasive cosmopolitan species, able to reproduce through self-fertilization and established in non-native areas for a long time (Albrecht et al., 2009; Ng et al., 2015, 2018; Vinarski, 2017; Ebbs et al., 2018). Despite the wide distribution of *Physella acuta* in non-native areas around the world, the presence of genetic structuring as well as cryptic diversity in those populations has never been investigated. However, even within its native distributional range in North America, there is evidence of genetic structuring in populations in the western and eastern United States (Ebbs et al., 2018). The occurrence of *Physella acuta* was recorded in several freshwater environments in Africa (Bourguignat, 1864; Brown, 1967; Itagaki et al., 1975; Paraense & Pointier, 2003; Allan et al., 2017; Lawton et al., 2018; Koudenoukpo et al., 2020), the history of introduction being

longer in some countries than others. Here, ESU 18 exclusively recovered a sequence ascribed to *Physella acuta* corresponding to specimens from Angola. Lawton et al. (2018) compared mitochondrial COI gene sequences between isolates of *Physella acuta* from Angola, Burundi, and South Africa. Their phylogenetic reconstruction showed a clade formed exclusively by sequences of *Physella acuta* from Angola; their analysis based on genetic distance, however, did not show significant divergence between the isolates from these different locations and between *Physella acuta* populations from Africa and other countries.

We included the COI sequences of *Physella acuta* from the study of Lawton et al. (2018) in our dataset. Four sequences of *Physella acuta* from Angola were recovered as ESU 18. The other 14 sequences of *Physella acuta* from Angola, as well as four sequences from Burundi and eight sequences from South Africa, were recovered in ESU 21. The recovery of the highly supported ESU 18, genetically distant from the other clades that grouped sequences of *Physella acuta*, demonstrated the presence of cryptic diversity in a physid population from Angola identified as *Physella acuta*.

Due to similarities in the anatomy of the penial complex (Dillon et al., 2007), *Physella hendersoni* has previously been considered a synonym of *Physella pomilia*. However, Dillon (2009) observed reproductive isolation between the two species, which were also recovered as monophyletic groups in the analysis provided by Wethington & Lydeard (2007). Herein, the grouping of the sequences ascribed to *Physella hendersoni* in a single evolutionarily significant unit (ESU 13), rejects the status of the synonymy of *Physella pomilia*. Both the sequences ascribed to *Physella hendersoni*, included in ESU 13, and the sequences attributed to *Physella pomilia*, included in ESU 12, come from specimens identified by the anatomy of the penial complex by Wethington & Guralnick (2004) and Wethington & Lydeard (2007), respectively, showing that, in this case, the two species can be delimited through both morphological and molecular criteria.

We observed an overlap in the distribution of ESUs 21 and 25, which correspond to *Physella acuta* and *Physella gyrina* and ESUs 3, 8, and 11 that correspond to *Sibirenauta elongata*, *Beringophysa jennessi*, and a cryptic species under the name of *Physella pomilia*, respectively. Both *Physella gyrina* and *Physella acuta* are known to be widely distributed in

North America, which in some cases overlap the distribution of other native species. Geographic range overlap and co-occurrence are well known for physid species and could be due to species' intrinsic characteristics or species introduction. In the United States, *Aplexa hypnorum*, *Physella gyrina*, and *Physella acuta* are known to overlap their distributions across the state of Michigan (Dillon & Wethington, 2004); *Physella natricina*, *Physella gyrina*, and *Physella acuta* are thought to coexist in Snake River, Idaho (Gates et al., 2013).

The co-occurrence of morphologically similar species of Physidae is an issue for species identification because it could hide species diversity. The use of molecular methods for the clarification of species limits is essential in the cases where species are cryptic when coexisting with common, taxonomically close, and morphologically resembling species (Young et al., 2021). The more traditional molecular approach—using genetic distance as the sole criterion for defining interspecific boundaries—can bring good resolution in some cases (Remigio et al. 2001; Wethington & Guralnick, 2004). However, for some co-occurring nominal species, doubts about species validity persist when the values of genetic distance are relatively low. Thus, in the present study, we integrated three criteria to access intra- and interspecific limits, i.e., coalescence, support values for the clades recovered in the phylogenetic reconstruction, and the value of 5% of genetic distance as proposed by Young et al. (2021).

In the present study, we did not intend to resolve supraspecific relationships and the classification systems available for Physidae. However, our results concerning physid genera corroborate previous phylogenetic studies available for this family. According to the classification proposed by Te (1980), based on shell morphology and characteristics of the penial complex, Physidae includes the subfamilies Aplexinae and Physinae. Aplexinae includes the genera *Aplexa* and *Stenophysa* and Physinae includes *Physa* and *Physella*. More recently, Taylor (2003) proposed a new taxonomic arrangement comprising 15 tribes and 15 genera ascribed to the subfamilies proposed by Te (1980). The available phylogenetic information for Physidae, however, suggests a simpler taxonomic arrangement based on monophyly of the nominal genera (Wethington & Lydeard, 2007; Pip & Frank, 2008).

Our phylogenetic analysis recovered only *Aplexa*, *Sibirenauta*, and *Beringophysa* as monophyletic groups, whereas *Physa* was recovered as a polyphyletic group and *Physella* as a paraphyletic group. Moreover, the low support values separating *Stenophysa marmorata* from other species of Physidae corroborate the findings of Wethington & Lydeard (2007) who have proposed that *Stenophysa marmorata*, the sole representative of the genus *Stenophysa* E. von Martens, 1898, should be ascribed to the genus *Physa* (Physinae), with the absence of a preputial gland as a plesiomorphy, and not a synapomorphy with representatives of Aplexinae as previously suggested by Te (1980). Separation of the genera *Physa* (Europe) and *Physella* (America) was based on differences in mantle traits (presence of digitations and the mantle partially covering the shell; Baker, 1928). Our phylogenetic analysis did not recover these two genera as monophyletic groups, demonstrating that these morphological traits do not reflect evolutionary relationships between the species ascribed to the two genera.

Our results corroborate the finds of previous authors, indicating that the number of valid genera for Physidae and the allocation of the species in those genera will probably change when a more inclusive phylogeny, with a greater number of sequences from different genera, especially those created by Taylor (2003) for neotropical physids, is available.

Considering the limitations of morphological criteria to delimit species of Physidae, the use of an approach that considers the phylogenetic species concept (Hausdorf, 2011) and the integration of data from multiple sources (Dayrat, 2005; Padial et al., 2010; Pante et al., 2015) is now ascribed to the reliability of new species descriptions and the resolution of cryptic species complexes. For a practical reason, the results of many studies that aimed to quantify biodiversity are limited to the indication of operational taxonomic units (OTUs) (Telfer et al., 2015; Dopheide et al., 2019). However, when there is interest in delimiting and describing cryptic species, the mere indication of an OTU is considered insufficient, because its validation remains undetermined. The recovery here of ESUs that show cryptic diversity could constitute the first step in a process of reverse taxonomy (Michaloudi et al., 2018; Young et al., 2021), including a subsequent phase in which multiple sources of evidence should be gathered to clarify species identity or justify the description of a new species.

In conclusion, the low sensitivity of methods based on genetic distance to the limits of intraspecific similarity can hinder the molecular delimitation of freshwater snail species. The barcoding approach has been extensively used to detect new lineages, but standardized criteria are still needed to better infer species limits. The algorithms PTP and mPTP that we used are based on the phylogenetic species concept (PSC). The PSC defines a species as a grouping of organisms with patterns of ancestry and descent, which differ from other clusters (Eldredge & Cracraft, 1980). The algorithms group lineages that have similar evolutionary histories, and that have not have enough time to accumulate nucleotide substitutions. Consequently, the recovered ESUS are lineages that share similar evolutionary histories and that differ significantly from other lineages. Coalescent methods therefore appear promising to solve taxonomic divergences shared by several freshwater snail families, because they provide a more accurate delimitation of independent evolutionary lineages, which can ultimately guide the species validation processes. The number of gastropod lineages represented in public databases is growing exponentially. Gastropods represent excellent study models for delimitation algorithms based on the PSC, because they present abundant DNA sequences from genes with high mutation rates of the same morphospecies available in public databases.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Joel C. Creed for revising the English. We deeply appreciate all comments provided by the two anonymous reviewers.

LITERATURE CITED

- Abdelkrim, J., L. Aznar-Cormano, B. Buge, A. Fedosov, Y. Kantor, P. Zaharias, & N. Puillandre, 2018, Delimiting species of marine gastropods (Turridae, Conoidea) using RAD sequencing in an integrative taxonomy framework. *Molecular Ecology*, 27 (22): 4591–4611.
- Aksenova, O. V., I. N. Bolotov, M. Y. Gofarov, A. V. Kondakov, M. V. Vinarski, Y. V. Bespalaya, Y. S. Kolosova, D. Palatov, S. E. Sokolova, V. M. Spitsyn, A. Tomilova, O. V. Travina, & I. V. Vikhrev, 2018, Species richness, molecular taxonomy and biogeography of the radicine pond snails (Gastropoda: Lymnaeidae) in the Old World. *Scientific Reports*, 8: 11199, <https://doi.org/10.1038/s41598-018-29451-1>.
- Aksenova, O., M. Vinarski, I. Bolotov, A. Kondakov, Y. Bespalaya, A. Tomilova, I. Paltser, & M. Gofarov, 2017, Two *Radix* spp. (Gastropoda:

- Lymnaeidae) endemic to thermal springs around Lake Baikal represent ecotypes of the widespread *Radix auricularia*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 55(4): 298–309.
- Aksenova, O. V., M. V. Vinarski, A. V. Kondakov, A. A. Tomilova, V. S. Artamonova, A. A. Makhrov, O. D. Kononov, M. Yu. Gofarov, Y. Fang, & I. N. Bolotov, 2019, A new *Radix* species from Qinling Mountains, China (Gastropoda: Lymnaeidae). *Ecologica Montenegrina*, 26: 137–146.
- Albrecht, C., O. Kroll, M. E. Terrazas, & T. Wilke, 2009, Invasion of ancient Lake Titicaca by the globally invasive *Physa acuta* (Gastropoda: Pulmonata: Hygrophila). *Biological Invasions*, 11: 1821–1826.
- Alda, P., M. Lounnas, A. A. Vázquez Perera, R. Ayaqui, M. Calvopiña, M. Celi-Erazo, R. T. Dillon Jr., L. C. Gonzalez Ramirez, E. S. Loker, J. Muzzio-Aroca, A. Orlando, O. Noya, A. E. Pereira, L. M. Robles, R. Rodriguez-Hidalgo, N. Uribe, P. David, P. Jarne, J.-P. Pointier, & S. Hurtrez-Boussès, 2020, Systematics and geographical distribution of *Galba* species, a group of cryptic and worldwide freshwater snails. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 157: 107035, <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.107035>.
- Allan, F., J. C. Sousa-Figueiredo, R. Paulo, A. M. Emery, C. Mirante, A. Sebastião, A. Luciano, A. Ficato, P. Van-Dunem, M. Brito, & D. Rollinson, 2017, Mapping freshwater snails in north-western Angola: distribution, identity, and molecular diversity of medically important taxa. *Parasites and Vectors*, 10: 460, <https://doi.org/10.1186/s13071-017-2395-y>.
- Anderson, R., 2003, *Physella (Costatella) acuta* (Draparnaud) in Britain and Ireland, its taxonomy, origins, and relationship to other introduced Physidae. *Journal of Conchology*, 38: 7–21.
- Arias, A., I. Fernández-Rodríguez, O. Sánchez, & Y. J. Borrell, 2020, Integrative taxonomy reveals the occurrence of the Asian freshwater snail *Sinotaia cf. quadrata* in inland waters of SW Europe. *Aquatic Invasions*, 15(4): 616–632.
- Baker, F. C., 1928, The freshwater Mollusca of Wisconsin. *Bulletin of Wisconsin Geological and Natural History Survey*, 70(1): 407–475.
- Bargues, M. D., P. Artigas, M. Khoubbane, & S. Mas-Coma, 2011, DNA sequence characterization and phylogeography of *Lymnaea cousini* and related species, vectors of fascioliasis in northern Andean countries, with description of *L. meridensis* n. sp. (Gastropoda: Lymnaeidae). *Parasites & Vectors*, 4: 132, <https://doi.org/10.1186/1756-3305-4-132>.
- Bargues, M. D., P. Artigas, M. Khoubbane, P. Ortiz, C. Naquira, & S. Mas-Coma, 2012, Molecular characterization of *Galba truncatula*, *Lymnaea neotropica* and *L. schirazensis* from Cajamarca, Peru and their potential role in transmission of human and animal fascioliasis. *Parasites & Vectors*, 5: 174, <https://doi.org/10.1186/1756-3305-5-174>.
- Bargues, M. D., & S. Mas-Coma, 1997, Phylogenetic analysis of lymnaeid snails based on 18S rDNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 14(5): 569–577.
- Benson, D. A., K. Clark, I. Karsch-Mizrachi, D. J. Lipman, J. Ostell, & E. W. Sayers, 2015, GenBank. *Nucleic Acids Research*, 44(D1): D67–D72.
- Beran, L., 2004, Which *Physella* (Mollusca: Gastropoda) lives in the Czech Republic? *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 68: 241–243.
- Blaxter, M. L., 2004, The promise of a DNA taxonomy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 359: 669–679.
- Bony, Y. K., N. C. Kouassi, D. Diomandé, G. Gourene, M. Verdoit-Jarraya, & J.-P. Pointier, 2008, Ecological conditions for spread of the invasive snail *Physa marmorata* (Pulmonata: Physidae) in the Ivory Coast. *African Zoology*, 43(1): 53–60.
- Bourguignat, J. R., 1864, *Malacologie de l'Algérie, ou Histoire Naturelle des Animaux Mollusques Terrestres et Fluviatiles Recueillis Jusqu'à ce Jour dans nos Possessions du Nord de l'Afrique, Volume 4*. Paris, 454 pp.
- Britton, D., & R. McMahon, 2004, Environmentally and genetically induced shell-shape variation in the freshwater pond snail *Physa (Physella) virgata* (Gould, 1855). *American Malacological Bulletin*, 19: 93–100.
- Brown, D. S., 1967, A review of the freshwater Mollusca of Natal and their distribution. *Annals of the Natal Museum*, 18: 477–494.
- Burch, J. B., 1982, North American freshwater snails: identification keys, generic synonymy, supplemental notes, glossary, references, index. *Walkerana*, 1(4): 1–365.
- Caldeira, R. L., L. K. Jannotti-Passos, & O. S. Carvalho, 2009, Molecular epidemiology of Brazilian *Biomphalaria*: a review of the identification of species and the detection of infected snails. *Acta Tropica*, 111(1): 1–6.
- Caldeira, R. L., T. M. Teodoro, L. K. Jannotti-Passos, P. M. Lira-Moreira, C. D. O. Goveia, & O. S. Carvalho, 2016, Characterization of South American snails of the genus *Biomphalaria* (Basommatophora: Planorbidae) and *Schistosoma mansoni* (Platyhelminthes: Trematoda) in molluscs by PCR-RFLP. *BioMed Research International*, 2016: 1045391, <https://doi.org/10.1155/2016/1045391>.
- Campbell, D. C., S. A. Clark, & C. Lydeard, 2017, Phylogenetic analysis of the Lancinae (Gastropoda, Lymnaeidae) with a description of the U.S. federally endangered Banbury Springs lanx. *Zookeys*, 663: 107–132.
- Collado, G. A., 2017, Unraveling cryptic invasion of a freshwater snail in Chile based on molecular and morphological data. *Biodiversity Conservation*, 26: 567–578.
- Collado, G. A., & M. A. Mendez, 2012, Phylogenetic relationships and taxonomy of Altiplano populations of *Biomphalaria* (Gastropoda: Planorbidae): inference from a multilocus approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 165: 795–808.
- Collado, G. A., M. A. Vidal, K. P. Aguayo, M. A. Méndez, M. A. Valladares, F. J. Cabrera, L. E.

- Pastenes, D. E. Gutiérrez Gregoric, & N. Puillandre, 2019, Morphological and molecular analysis of cryptic native and invasive freshwater snails in Chile. *Scientific Reports*, 9: 7846, <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41279-x>.
- Collado, G. A., M. A. Vidal, C. Torres-Díaz, F. J. Cabrera, J. F. Araya, & G. Darrigan, 2020, Morphological and molecular identification of the invasive freshwater snail *Physa acuta* (Gastropoda: Physidae) into Llanquihue Lake, Chilean Patagonia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 92(2): e20181101, <https://doi.org/10.1590/0001-3765202020181101>.
- Correa, A. C., J. S. Escobar, P. Durand, F. Renaud, P. David, P. Jarne, J.-P. Pointier, & S. Hurtrez-Boussès, 2010, Bridging gaps in the molecular phylogeny of the Lymnaeidae (Gastropoda: Pulmonata), vectors of fascioliasis. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 381, <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-381>.
- Correa, A. C., J. S. Escobar, O. Noya, L. E. Velasquez, C. Gonzalez-Ramirez, S. Hurtrez-Boussès, & J.-P. Pointier, 2011, Morphological and molecular characterization of Neotropic Lymnaeidae (Gastropoda: Lymnaeoidea), vectors of fascioliasis. *Infection, Genetics and Evolution*, 11: 1978–1988.
- Dar, Y., S. Amer, R. Z. Eddine, & G. Dreyfuss, 2016, Characterization of *Pseudosuccinea columella* and *Radix natalensis* (Gastropoda: Lymnaeidae) in Egypt using shell and molecular data. *Molluscan Research*, 36(1): 22–28.
- Dayrat, B., 2005, Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 407–415.
- Dillon, R. T., 2009, Empirical estimates of reproductive isolation among the *Physa* species of South Carolina (Pulmonata: Basommatophora). *The Nautilus*, 123: 276–281.
- Dillon, R. T., & S. J. Jacquemin, 2015, The heritability of shell morphometrics in the freshwater pulmonate gastropod *Physa*. *PLOS ONE*, 10(4): e0121962, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121962>.
- Dillon, R., J. Robinson, T. Smith, & A. Wethington, 2005, No reproductive isolation between freshwater pulmonate snails *Physa virgata* and *P. acuta*. *The Southwestern Naturalist*, 50(4): 415–422.
- Dillon, R. T., J. Robinson, & A. Wethington, 2007, Empirical estimates of reproductive isolation among the freshwater pulmonate snails *Physa acuta*, *P. pomilia*, and *P. hendersoni*. *Malacologia*, 49: 283–292.
- Dillon, R. T., & A. R. Wethington, 2004, No-choice mating experiments among six nominal taxa of the subgenus *Physella* (Basommatophora: Physidae). *Heldia*, 6: 69–78.
- Dillon, R. T., & A. R. Wethington, 2006, The Michigan Physidae revisited: a population genetic survey. *Malacologia*, 48: 133–142.
- Dillon, R. T., A. R. Wethington, & C. Lydeard, 2011, The evolution of reproductive isolation in a simultaneous hermaphrodite, the freshwater snail *Physa*. *BMC Evolutionary Biology*, 11: 144, <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-144>.
- Dillon, R. T., A. Wethington, J. Rhett, & T. Smith, 2002, Populations of the European freshwater pulmonate *Physa acuta* are not reproductively isolated from American *Physa heterostropha* or *Physa integra*. *Invertebrate Biology*, 121: 226–234.
- Dopheide, A., L. K. Tooman, S. Grosser, B. Agabiti, B. Rhode, D. Xie, M. Stevens, N. Nelson, T. R. Buckley, A. J. Drummond, & R. Newcomb, 2019, Estimating the biodiversity of terrestrial invertebrates on a forested island using DNA barcodes and metabarcoding data. *Ecological Applications*, 29(4): e01877, <https://doi.org/10.1002/eap.1877>.
- Ebbs, E. T., E. S. Loker, & S. V. Brant, 2018, Phylogeography and genetics of the globally invasive snail *Physa acuta* Draparnaud 1805, and its potential to serve as an intermediate host to larval digenetic trematodes. *BMC Evolutionary Biology*, 18: 103, <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1208-z>.
- Eldredge, N., & J. Cracraft, 1980, *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. Columbia University Press, New York, 349 pp.
- Estrada, V. E., L. E. Velásquez, R. L. Caldeira, E. E. Bejarano, W. Rojas, & O. S. Carvalho, 2006, Phylogenetics of South American *Biomphalaria* and description of a new species (Gastropoda: Planorbidae). *Journal of Molluscan Studies*, 72(3): 221–228.
- Fujisawa, T., & T. G. Barraclough, 2013, Delimiting species using single-locus data and the Generalized Mixed Yule Coalescent approach: a revised method and evaluation on simulated data sets. *Systematic Biology*, 62(5): 707–724.
- Funk, D. J., & K. E. Omland, 2003, Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 397–423.
- Gates, K., B. Kerans, J. Keebaugh, S. Kalinowski, & N. Vu, 2013, Taxonomic identity of the endangered Snake River *Physa*, *Physa natricina* (Pulmonata: Physidae) combining traditional and molecular techniques. *Conservation Genetics*, 14: 159–169.
- Gregoric, D. E. G., N. F. Ciocco, & A. Rumi, 2014, Two new species of *Chilina* Gray from Cuyo Malacological Province, Argentina (Gastropoda: Hygrophila: Chiliniidae). *Molluscan Research*, 34(2): 84–97.
- Gregoric, D. E. G., & M. De Lucía, 2016, Freshwater gastropods diversity hotspots: three new species from the Uruguay River (South America). *PeerJ*, 4: e2138, <https://doi.org/10.7717/peerj.2138>.
- Gustafson, K. D., B. J. Kensinger, M. G. Bolek, & B. Luttbeg, 2014, Distinct snail (*Physa*) morphotypes from different habitats converge in shell shape and size under common garden conditions. *Evolutionary Ecology Research*, 16: 77–89.
- Habib, M. R., S. Lv, Y.-H. Guo, W.-B. Gu, C. J. Standley, R. L. Caldeira, & X. Zhou, 2018, Morphological and molecular characterization of invasive *Biomphalaria straminea* in southern

- China. *Infectious Diseases of Poverty*, 7: 120, <https://doi.org/10.1186/s40249-018-0505-5>.
- Hausdorf, B., 2011, Progress toward a general species concept. *Evolution*, 65: 923–931.
- Isaac, N. J., J. Mallet, & G. M. Mace, 2004, Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(9): 464–469.
- Itagaki, H., N. Suzuki, Y. Ito, T. Hara, & T. Wonde, 1975, Study on the Ethiopian freshwater molluscs, especially on the identification, distribution and ecology of vector snails of human schistosomiasis. *Japanese Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 3(2): 107–134.
- Jukes, T. H., & C. R. Cantor, 1969, Evolution of protein molecules. Pp. 21–131, in: H. N. Munro, ed., *Mammalian Protein Metabolism, Volume 3*. Academic Press, New York, xvii + 571 pp.
- Kapli, P., S. Lutteropp, J. Zhang, K. Kobert, P. Pavlidis, A. Stamatakis, & T. Flouri, 2017, Multi-rate Poisson Tree Processes for single-locus species delimitation under maximum likelihood and Markov Chain Monte Carlo. *Bioinformatics*, 33(11): 1630–1638.
- Katoh, K., J. Rozewicki, & K. D. Yaamada, 2017, MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics*, 20(4): 1160–1166.
- Kingman, J. F. C., 1982, The coalescent. *Stochastic Processes and Their Application*, 13(3): 235–248.
- Knapp, S., E. N. Lughadha, & A. Paton, 2005, Taxonomic inflation, species concepts and global species lists. *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 7, 8.
- Koudounoukpo, Z. C., O. H. Odountan, B. Van Bocxlaer, R. Sablon, A. Chikou, & T. Backeljau, 2020, Checklist of the fresh and brackish water snails (Mollusca, Gastropoda) of Bénin and adjacent West African ecoregions. *ZooKeys*, 942: 21–64.
- Lawton, S. P., F. Allan, P. M. Hayes, & N. J. Smit, 2018, DNA barcoding of the medically important freshwater snail *Physa acuta* reveals multiple invasion events into Africa. *Acta Tropica*, 188: 86–92.
- Linscott, T. M., K. Weaver, V. Morales, & C. E. Parent, 2020, Assessing species number and genetic diversity of the mountain snails (Oreohelnicidae). *Conservation Genetics*, 21: 971–985.
- Lukhtanov, V. A., 2019, Species delimitation and analysis of cryptic species diversity in the XXI century. *Entomological Review*, 99: 463–472.
- Lydeard, C., D. C. Campbell, & M. Golz, 2016, *Physa acuta* Draparnaud, 1805 should be treated as a native of North America, not Europe. *Malacologia*, 59: 347–350.
- Meyer, C. P., & G. Paulay, 2005, DNA barcoding: error rates based on comprehensive sampling. *PLOS Biology*, 3: e422, <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030422>.
- Michaloudi, E., S. Papakostas, G. Stamou, V. Nedčla, E. Tihlaříková, W. Zhang, & S. A. J. Declerck, 2018, Reverse taxonomy applied to the *Brachionus calyciflorus* cryptic species complex: morphometric analysis confirms species delimitations revealed by molecular phylogenetic analysis and allows the (re)description of four species. *PLOS ONE*, 13(9): e0203168, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203168>.
- Modica, M. V., N. Puillandre, M. Castelin, Y. Zhang, & M. Holford, 2014, A good compromise: rapid and robust species proxies for inventorying biodiversity hotspots using the Terebridae (Gastropoda: Conoidea). *PLOS ONE*, 9(7): e102160, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102160>.
- MolluscaBase, eds., 2021, MolluscaBase. <http://www.molluscabase.org> (accessed March 31, 2021).
- Monaghan, M. T., R. Wild, M. Elliot, T. Fujisawa, M. Balke, D. J. Inward, D. C. Lees, R. Ranai-vosolo, P. Eggleton, T. G. Barraclough, & A. P. Vogler, 2009, Accelerated species inventory on Madagascar using coalescent-based models of species delineation. *Systematic Biology*, 58(3): 298–311.
- Moritz, C., & C. Cicero, 2004, DNA barcoding: promise and pitfalls. *PLOS Biology*, 2: 1529–1531.
- Morningstar, C. R., K. Inoue, B. K. Lang, & D. J. Berg, 2018, A comprehensive status, phylogenetic, and anatomical review of *Stagnicola caperata* (Say, 1829) in the south-west United States. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28: 527–534.
- Ng, T. H., Y. Limpanont, Y. Chusongsang, P. Chusongsang, & S. Panh, 2018, Correcting misidentifications and first confirmation of the globally-invasive *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae) in Thailand and Laos. *BiolInvasions Records*, 7(1): 15–19.
- Ng, T. H., S. K. Tan, & D. C. J. Yeo, 2015, Clarifying the identity of the long-established, globally-invasive *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae) in Singapore. *BiolInvasions Records*, 4(3): 189–194.
- Ohari, Y., K. Hayashi, U. K. Mohanta, T. Oshida, & T. Itagaki, 2020, Phylogenetic relationships between Lymnaeidae in relation to infection with *Fasciola* sp. in Hokkaido, Japan. *Molluscan Research*, 40(2): 160–168.
- Ohlweiler, F. P., T. J. Rossignoli, R. G. S. Palasio, & R. Tuan, 2020, Taxonomic diversity of *Biomphalaria* (Planorbidae) in São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*, 20(2): e20200975, <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2020-0975>.
- Padial, J. M., S. Castroviejo-Fisher, J. Köhler, C. Vilà, J. C. Chaparro, & I. De La Riva, 2009, Deciphering the products of evolution at the species level: the need for an integrative taxonomy. *Zoologica Scripta*, 38: 431–447.
- Padial, J. M., A. Miralles, I. De La Riva, & M. Vences, 2010, The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7: 16, <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>.
- Palasio, R. G. S., M. C. A. Guimarães, F. P. Ohlweiler, & R. Tuan, 2017, Molecular and morphological identification of *Biomphalaria* species from the state of São Paulo, Brazil. *ZooKeys*, 668: 11–32.

- Palasio, R. G. S., I. G. Xavier, F. Chiaravalotti-Neto, & R. Tuan, 2019, Diversity of *Biomphalaria* spp. freshwater snails and associated mollusks in areas with schistosomiasis risk, using molecular and spatial analysis tools. *Biota Neotropica*, 19(4): e20190746, <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2019-0746>.
- Pante, E., C. Schoelincq, & N. Puillandre, 2015, From integrative taxonomy to species description: one step beyond. *Systematic Biology*, 64(1): 152–160.
- Paraense, W. L., & J.-P. Pointier, 2003, *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae): a study of topotypic specimens. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98(4): 513–517.
- Pepe, M. S., R. L. Caldeira, O. S. Carvalho, G. Müller, L. K. Jannotti-Passos, A. Pozza, H. L. da Cunha Amaral, & M. E. Aires Berne, 2009, *Biomphalaria* molluscs (Gastropoda, Planorbidae) in Rio Grande do Sul, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 104: 783–786.
- Pereira, A. E., N. Uribe, & J.-P. Pointier, 2020, Lymnaeidae from Santander and bordering departments of Colombia: morphological characterization, molecular identification and natural infection with *Fasciola hepatica*. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports*, 20: 100408, <https://doi.org/10.1016/j.vprsr.2020.100408>.
- Pfenninger, M., M. Cordellier, & B. Streit, 2006, Comparing the efficacy of morphologic and DNA-based taxonomy in the freshwater gastropod genus *Radix* (Basommatophora, Pulmonata). *BMC Evolutionary Biology*, 6: 100, <https://doi.org/10.1186/1471-2148-6-100>.
- Pilgrim, E. M., S. A. Jackson, S. Swenson, I. Turcsanyi, E. Friedman, L. Weigt, & M. J. Bagley, 2011, Incorporation of DNA barcoding into a large-scale biomonitoring program: opportunities and pitfalls. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(1): 217–231.
- Pip, E. & J. P. C. Franck, 2008, Molecular phylogenetics of central Canadian Physidae (Pulmonata: Basommatophora). *Canadian Journal of Zoology*, 86(1): 10–16.
- Plam, M., A. Jørgensen, T. K. Kristensen, & H. Madsen, 2008, Sympatric *Biomphalaria* species (Gastropoda: Planorbidae) in Lake Albert, Uganda, show homoplasies in shell morphology. *African Zoology*, 43(1): 34–44.
- Prévo, V., K. Jordaens, G. Sonet, & T. Backeljau, 2013, Exploring species level taxonomy and species delimitation methods in the facultatively self-fertilizing land snail genus *Rumina* (Gastropoda: Pulmonata). *PLOS ONE*, 8(4): e60736, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060736>.
- Puillandre, N., A. E. Fedosov, P. Zaharias, L. Aznar-Cormano, & Y. I. Kantor, 2017, A quest for the lost types of *Lophiotoma* (Gastropoda: Conoidea: Turridae): integrative taxonomy in a nomenclatural mess. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 181(2): 243–271.
- Pujadas, J. M., M. Farber, J.-P. Pointier, C. Giudici, C. Wisnivesky, & L. Prepelitchi, 2015, New record for *Galba neotropica* (d'Orbigny, 1835) in Argentina, with a detailed analysis of its morphology and molecular characteristics. *Molluscan Research*, 35(3): 153–160.
- R Core Team, 2017, R: a language and environment for statistical computing. <https://www.R-project.org/>.
- Rannala, B., 2015, The art and science of species delimitation. *Current Zoology*, 61(5): 846–853.
- Remigio, E. A., D. A. Lepitzki, J. S. Lee, & P. D. Hebert, 2001, Molecular systematic relationships and evidence for a recent origin of the thermal spring endemic snails *Physella johnsoni* and *Physella wrighti* (Pulmonata: Physidae). *Canadian Journal of Zoology*, 79(11): 1941–1950.
- Rudko, S. P., R. L. Reimink, K. Froelich, M. A. Gordy, C. L. Blankespoor, & P. C. Hanington, 2018, Use of qPCR-based cercariometry to assess swimmer's itch in recreational lakes. *EcoHealth*, 15: 827–839.
- Saadi, A. J., A. Davison, & C. M. Wade, 2020, Molecular phylogeny of freshwater snails and limpets (Panpulmonata: Hygrophila). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 190(2): 518–531.
- Saito, T., T. Hirano, L. Prozorova, V. Tu Do, A. Sulikowska-Drozd, T. Sitnikov, P. Surenkhorloo, D. Yamazaki, Y. Morii, Y. Kameda, H. Fukuda, & S. Chiba, 2018, Phylogeography of freshwater planorbid snails reveals diversification patterns in Eurasian continental islands. *BMC Evolutionary Biology*, 18(1): 164, <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1273-3>.
- Say, T., 1821, Description of univalve shells of the United States. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 2(1): 149–179.
- Schniebs, K., P. Glöer, S. Quiñonero-Salgado, J. Lopez-Soriano, & A. K. Hundsdoerfer, 2018, The first record of *Galba cubensis* (L. Pfeiffer, 1839) (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeidae) from open fields of Europe. *Folia Malacologica*, 26(1): 3–15.
- Schniebs, K., P. Glöer, M. V. Vinarski, & A. K. Hundsdoerfer, 2011, Intraspecific morphological and genetic variability in *Radix balthica* (Linnaeus 1758) (Gastropoda: Basommatophora: Lymnaeidae) with morphological comparison to other European *Radix* species. *Journal of Conchology*, 40(6): 657–678.
- Schniebs, K., P. Glöer, M. V. Vinarski, & A. K. Hundsdoerfer, 2013, Intraspecific morphological and genetic variability in the European freshwater snail *Radix labiata* (Rossmäessler, 1835) (Gastropoda: Basommatophora: Lymnaeidae). *Contributions to Zoology*, 82(1): 55–68.
- Shirokaya, A., Ü. Kebapçı, T. Hauffe, & C. Albrecht, 2012, Unrecognized biodiversity in an old lake: a new species of *Acroloxus* Beck, 1837 (Pulmonata, Hygrophila, Acroloxidae) from Lake Eğirdir, Turkey. *Zoosystematics and Evolution*, 88: 159–170.
- Sørensen, L. V. G., A. Jørgensen, & T. K. Kristensen, 2005, Molecular diversity and phylogenetic relationships of the gastropod genus *Melanoides* in Lake Malawi. *African Zoology*, 40(2): 79–191.

- Stamatakis, A., 2014, RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30(9): 1312–1313.
- Standley, C. J., L. Prepelitchi, S. M. Pietrokovsky, L. Issia, J. R. Stothard, & C. Wisnivesky-Colli, 2013, Molecular characterization of cryptic and sympatric lymnaeid species from the *Galba/Fossarina* group in Mendoza Province, northern Patagonia, Argentina. *Parasites & Vectors*, 6: 304, <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-304>.
- Talavera, G., & J. Castresana, 2007, Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments. *Systematic Biology*, 56(4): 564–577.
- Tamura, K., F. U. Battistuzzi, P. Billing-Ross, O. Murillo, A. Filipiński, & S. Kumar, 2012, Estimating divergence times in large molecular phylogenies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(47): 19333–19338.
- Tamura, K., G. Stecher, & S. Kumar, 2021, MEGA 11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution*, 38(7): 3022–3027.
- Taylor, D. W., 2003, Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophila) biogeography, classification, morphology. *Revista de Biología Tropical*, 51: 1–287.
- Te, G. A., 1980, New classification system for the family Physidae. *Archiv für Molluskenkunde*, 110: 179–184.
- Telfer, A., M. R. Young, J. Quinn, K. Perez, C. N. Sobel, J. E. Sones, V. Levesque-Beaudin, R. Derbyshire, J. Fernandez-Triana, R. Rougerie, et al., 2015, Biodiversity inventories in high gear: DNA barcoding facilitates a rapid biotic survey of a temperate nature reserve. *Biodiversity Data Journal*, 3: e6313, <https://doi.org/10.3897/BDJ.3.e6313>.
- Turner, R. D., & W. J. Clench, 1974, A new blind *Physa* from Wyoming with notes on its adaptation to the cave environment. *The Nautilus*, 88: 80–85.
- Verhaegen, G., & M. Haase, 2021, All-inclusive descriptions of new freshwater snail taxa of the hyperdiverse family Tateidae (Gastropoda, Caenogastropoda) from the South Island of New Zealand. *European Journal of Taxonomy*, 731(1): 71–96.
- Vinarski, M. V., 2017, The history of an invasion: phases of the explosive spread of the physid snail *Physella acuta* through Europe, Transcaucasia and Central Asia. *Biological Invasions*, 19(4): 1299–1314.
- Vinarski, M., 2018, The species question in freshwater malacology: from Linnaeus to the present day. *Folia Malacologica*, 26: 39–52.
- Vinarski, M. V., O. V. Aksenova, Y. V. Bespalaya, I. N. Bolotov, K. Schniebs, M. Y. Gofarov, & A. V. Kondakov, 2016, *Radix dolgini*: the integrative taxonomic approach supports the species status of a Siberian endemic snail (Mollusca, Gastropoda, Lymnaeidae). *Comptes Rendus Biologies*, 339(1): 24–36.
- Vinarski, M. V., O. V. Aksenova, & I. N. Bolotov, 2020, Taxonomic assessment of genetically-delineated species of radicine snails (Mollusca, Gastropoda, Lymnaeidae). *Zoosystematics and Evolution*, 96(2): 577–608.
- Vinarski, M. V., I. N. Bolotov, K. Schniebs, I. O. Nekhaev, & A. K. Hundsdoerfer, 2017, Endemics or strangers? The integrative reappraisal of taxonomy and phylogeny of the Greenland Lymnaeidae (Mollusca: Gastropoda). *Comptes Rendus Biologies*, 340(11/12): 541–557.
- Vinarski, M., K. Schniebs, P. Glöer, & A. Hundsdoerfer, 2011, The taxonomic status and phylogenetic relationships of the genus *Aenigmomphiscola* Kruglov et Starobogatov, 1981 (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae). *Journal of Natural History*, 45(33/34): 2049–2068.
- Walker, B., 1918, *A Synopsis of the Classification of the Freshwater Mollusca of North America, North of Mexico*. University of Michigan Press (Miscellaneous Publications, vol. 6.), Ann Arbor, 213 pp.
- Wethington, A. R., & R. Guralnick, 2004, Are populations of physids from different hot-springs distinctive lineages? *American Malacological Bulletin*, 19: 135–144.
- Wethington, A. R., D. Kirkland, & R. T. Dillon, 2012, Sex bias in interspecific copulation between the hermaphroditic freshwater snails, *Physa acuta* and *P. pomilia*. *American Malacological Bulletin*, 30: 281–285.
- Wethington, A. R., & C. Lydeard, 2007, A molecular phylogeny of Physidae (Gastropoda: Basommatophora) based on mitochondrial DNA sequences. *Journal of Molluscan Studies*, 73: 241–257.
- Wethington, A. R., J. Wise, & R. T. Dillon, 2009, Genetic and morphological characterization of the Physidae of South Carolina (Gastropoda: Pulmonata: Basommatophora), with description of a new species. *The Nautilus*, 123(4): 282–292.
- Xia, X., & P. Lemey, 2009, Assessing substitution saturation with DAMBE. Pp. 615–630, in: P. Lemey, M. Salemi, & A. Vandamme, eds., *The Phylogenetic Handbook: A Practical Approach to Phylogenetic Analysis and Hypothesis Testing*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 723 pp.
- Young, M. K., R. Smith, K. L. Pilgrim, & M. K. Schwartz, 2021, Molecular species delimitation refines the taxonomy of native and nonnative physidine snails in North America. *Scientific Reports*, 11: 21739, <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01197-3>.
- Yule, G. U., 1924, A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J. C. Willis, F. R. S. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Science*, 213: 21–87.
- Zaharias, P., Y. I. Kantor, A. E. Fedosov, F. Criscione, A. Hallan, Y. Kano, J. Bardin, & N. Puillandre, 2020, Just the once will not hurt: DNA suggests species lumping over two oceans in deep-sea snails (*Cryptogemma*). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 190(2): 532–557.

Zhang, J., P. Kapli, P. Pavlidis, & A. Stamatakis, 2013, A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics*, 29: 2869–2876.

Zhao, D., L. F. Kong, T. Sasaki, & Q. Li, 2020, Molecular species delimitation of the genus *Reishia* (Mollusca: Gastropoda) along the coasts of China and Korea. *Zoological Science*, 37(4): 382–390.

Revised ms accepted July 19, 2022

