

## MORPHOLOGICAL REVISION OF FRESHWATER SNAILS, FAMILY PHYSIDAE

### REVISIÓN MORFOLÓGICA DE CARACOLES DULCIACUÍCOLAS, FAMILIA PHYSIDAE

**D. W. Taylor \***

Classification of gastropods has changed over the past two centuries from reliance on shell characters to those of morphology. Such a change in the freshwater pulmonates (Hygrophila) has been especially marked in Planorbidae. A similar situation is evidenced in Physidae (Taylor, 2003), with new characters, a phylogeny, and biogeographic interpretations. Taxonomists will want to consult that work; here I mention only some points of general interest.

Technique is critical: the procedure of anesthetizing, fixing, and preserving. This permitted observation of many characters never before seen in Physidae. And even more, it led to recognition of progressive characters, a basis for inferred lineages of genera, and evaluation of characters and character-states as primitive or advanced. Such phyletic series have not been established in Lymnaeidae, nor in Planorbidae, despite a pretentious work by Hubendick (1955).

Naturally, these new data and interpretations permit new conclusions about biogeography of Physidae. Methodology has been based on works by Croizat (1958; 1964; 1975), elaborated by Craw *et al.* (1999). Emphasis is on the animals, their classification and distribution, through the concepts of track, node, and center of biological diversity. Track: a line drawn on a map that connects the different localities or distribution areas of a particular taxon or group of taxa. Node: the point of intersection between two or more tracks. Center of biological diversity: the greatest concentration of diversity (either taxonomic or non-taxonomic) within the geographic range of a taxon (slightly modified from Craw *et al.*, 1999: 20-21).

The Pacific coast, from southern Mexico to Costa Rica, is the region where most primitive genera are concentrated. This, then, by the method used, approximates the region where Physidae first diversified. True, there are fossils in many other regions,

La clasificación de los gasterópodos ha cambiado, durante los dos últimos siglos, de la confianza en los caracteres de la conchilla a aquellos de la morfología. Este cambio ha sido especialmente marcado en Planorbidae dentro de los pulmonados dulciacuícolas (Hygrophila). Una situación similar se ha evidenciado en Physidae (Taylor, 2003), con nuevos caracteres, filogenia e interpretaciones biogeográficas. Los taxónomos querrán consultar ese trabajo; aquí solo menciono algunos puntos de interés general.

La técnica es crítica: el procedimiento de anestesia, fijación y preservación. Esto ha permitido la observación de muchos caracteres no observados antes en Physidae. Más aún, esto ha conducido al reconocimiento de caracteres progresivos, una base para linajes inferidos de géneros, y a la evaluación de caracteres y estados de caracteres como primitivos o derivados. Tales series filogenéticas no han sido establecidas en Lymnaeidae, ni en Planorbidae, a pesar del pretencioso trabajo de Hubendick (1955).

Naturalmente, estos nuevos datos e interpretaciones habilitan nuevas conclusiones sobre la biogeografía de Physidae. La metodología se ha basado en los trabajos de Croizat (1958; 1964; 1975), elaborados por Craw *et al.* (1999). Se enfatiza en los animales, su clasificación y distribución, a través de los conceptos de trazo, nodo y centro de diversidad biológica. Trazo: línea sobre un que mapa conecta las diferentes localidades o áreas de distribución de un taxón particular o de un grupo de taxa. Nodo: punto de intersección entre dos o más trazos. Centro de diversidad biológica: la mayor con-centración de diversidad (tanto taxonómica como no taxonómica) dentro del rango de distribución de un taxón (modificado de Craw *et al.*, 1999: 20-21).

La costa pacífica, desde el sur de México hasta Costa Rica, es la región donde están concentrados los géneros más primitivos. De acuerdo con el método utilizado, esto nos aproxima a la región donde los Physidae

\* P.O. Box 5532, Eugene, OR 97405, U.S.A.

but fossil shells, just as the modern shells, provide no clue to the identity of the species or relationships. Out of the seven lineages of the family (formalized as tribes), most have spread to North America and Eurasia (Aplexini, Physini, Physellini), or to the Caribbean (Austrinautini). Haitini (sole genus *Haitia*) and Amecanautini (*Mexinauta* and *Mayabina*) range into Andean South America, but these genera occur widely also to the north.

Only Stenophysini are native to eastern South America, and include the only genus of Physidae restricted to South America. The group is the most advanced of all tribes in Physidae: the pore of the penial canal is not at the tip of the penis as in other groups, but on the side of the penis. The best-known species of the family is *Stenophysa marmorata*, for which there are detailed field and laboratory studies, ecology, biogeographic interpretations, water chemistry (Harrison & Rankin, 1976a; 1976b, 1978; Rankin & Harrison, 1979; Ross & Harrison, 1977) and morphology (Paraense, 1986) from St. Vincent, Lesser Antilles, the type locality. The species has been recorded repeatedly from Brasil. Under that name there are detailed studies of the radula (Mello & Ueta, 1973) and nervous system (Vaz, 1979). But as yet there is no morphological confirmation that these Brazilian studies indeed refer to "*Stenophysa marmorata*". One does not know what species, or how many, may have passed under that name. Without doubt further studies will reveal unsuspected complexity.

All South American Stenophysini show derived character states. *Stenophysa spathidophallus* is an intriguing problem. I found it in Singapore, a major center of commerce in tropical fishes, but surely it is from the American tropics. Assuming that the species is from an area near the range of *S. marmorata* (Fig. 1), northeastern South America is a likely source. This "homeless" species has perhaps the most unusual penis in the family: the tip is a broad, flat blade, like a spatula (hence the name). However does this structure function?

*Afrophysa* (badly named from a bad study of specimens introduced into Africa), is known to be native only to the vicinity of Porto Alegre in southern Brasil. It is most like the Caribbean *S. marmorata*, but with even more extreme specializations of the penis. "*Stenophysa*" *minor* of Argentina and Uruguay represents yet another lineage within Stenophysini (Taylor, in prep.), with extreme modifications of the penis. Will future study show that the more southern the species, the more specialized the characters of the penis?

se diversificaron por primera vez. Hay por cierto fósiles en muchas otras regiones, pero las conchillas fósiles, como en el caso de las conchillas actuales, no proveen elementos para la identidad de las especies o sus relaciones. De los siete linajes de la familia (formalizados como tribus), la mayoría se han expandido a América del Norte y Eurasia (Aplexini, Physini, Physellini), o al Caribe (Austrinautini). Haitini (único género *Haitia*) y Amecanautini (*Mexinauta* y *Mayabina*) se extienden hasta la Sudamérica andina, pero esos géneros de distribuyen también ampliamente hacia el norte.

Sólo los Stenophysini son nativos del este de Sudamérica, e incluyen el único género de Physidae restringido a Sudamérica. Este grupo es el más derivado de todas las tribus de los Physidae: el poro del canal peneano no se encuentra en el extremo del pene como en otros grupos, sino en el costado del mismo. La especie mejor conocida de la familia es *Stenophysa marmorata*, para la cual hay detallados estudios de campo y de laboratorio, ecología, interpretaciones biogeográficas, química del agua (Harrison & Rankin, 1976a; 1976b; 1978; Rankin & Harrison, 1979; Ross & Harrison, 1977) y morfología (Paraense, 1986) de San Vicente, Antillas menores, su localidad típica. Esta especie ha sido repetidamente registrada para Brasil. Bajo este nombre existen detallados estudios de la rádula (Mello & Ueta, 1973) y sistema nervioso (Vaz, 1979). Sin embargo, no hay confirmación morfológica de que estos estudios brasileños se refieran efectivamente a "*Stenophysa marmorata*". No conocemos qué especie, o cuántas especies, puedan haber sido incluidas bajo ese nombre. Sin duda futuros estudios revelarán una complejidad insospechada.

Todos los Stenophysini sudamericanos poseen caracteres derivados. *Stenophysa spathidophallus* es un problema intrigante. La encontré en Singapur, un gran centro comercial de peces tropicales, pero seguramente proviene del trópico americano. Asumiendo que esta especie es de un área cercana al rango de *S. marmorata* (Fig. 1), el noreste de Sudamérica es un origen probable. Esta especie "sin hogar" posee probablemente el pene más inusual de la familia: el extremo es amplio y aplanado, como una espátula (de ahí el nombre). Sin embargo, ¿funciona esta estructura?

*Afrophysa* (mal nombrada en un estudio de individuos introducidos en África), sólo es nativa de Porto Alegre, en el sur del Brasil. Es muy parecida a la caribeana *S. marmorata*, pero con especializaciones incluso más extremas en el pene. "*Stenophysa*" *minor* de Argentina y Uruguay representa otro linaje dentro de los Stenophysini (Taylor, en prep.), con modificaciones extremas del pene. ¿Mostrará un futuro estudio que cuanto más meridional es la especie más especializados son los caracteres peneanos?

**REFERENCES**

- Craw, R. C., J. R. Grehan & M. J. Heads. 1999. Panbiogeography, tracking the history of life. Oxford, 229 pp.
- Croizat, L. 1958. Panbiogeography. Caracas, Published by the author, 2 vols. in 3.
- Croizat, L. 1964. Space, time, form: the biological synthesis. Caracas, Published by the author, 881 pp.
- Croizat, L. 1975. Biogeografía analítica y sintética de las Américas. Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas, 35: 890 pp.
- Harrison, A. D. & J. J. Rankin. 1976a. Hydrobiological studies of Eastern Lesser Antillean Islands, I, St. Vincent, Freshwater habitats and water chemistry. Archiv für Hydrobiologie, 50 (1): 96-144.
- Harrison, A. D. & J. J. Rankin. 1976b. Hydrobiological studies of Eastern Lesser Antillean Islands, II, St. Vincent, Freshwater fauna, its distribution, tropical river zonation and biogeography. Archiv für Hydrobiologie, 50 (2/3): 275-311.
- Harrison, A. D. & J. J. Rankin. 1978. Hydrobiological studies of eastern Lesser Antillean islands, III, St. Vincent; Freshwater Mollusca—their distribution, population dynamics and biology. Archiv für Hydrobiologie, 54 (2): 123-188.
- Hubendick, B. 1955. Phylogeny in the Planorbidae. Transactions of the Zoological Society of London, 28 (6): 453-542.
- Mello, M. L. S. & M. T. Ueta. 1973. Observations by polarized light on the radula of *Aplexa marmorata*. The Nautilus, 87: 79-82.
- Paraense, W. L. 1986. *Physa marmorata* Guilding, 1828 (Pulmonata : Physidae). Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 81: 459-469. Rio de Janeiro.
- Rankin, J. J. & A. D. Harrison. 1979. Hydrobiological studies of eastern Lesser Antillean islands, IV, St. Vincent; Comparison of field and laboratory populations of *Physa marmorata* Guilding (Gastropoda: Pulmonata). Archiv für Hydrobiologie, 57: 89-116.
- Ross, E. F. & A. D. Harrison. 1977. Effects of environmental calcium deprivation on the egg masses of *Physa marmorata* Guilding (Gastropoda: Physidae) and *Biomphalaria glabrata* Say (Gastropoda: Planorbidae). Hydrobiologia, 55: 45- 48.
- Taylor, D. W. 2003. Introduction to Physidae; biogeography, classification, morphology. Revista de Biología Tropical, 51, Suppl. 1, 287 pp.
- Vaz, J. F. 1979. Apontamentos sobre a anatomia macroscópica do sistema nervoso de *Aplexa marmorata* (Guilding, 1828) - (Basommatophora-Physidae). Encontro dos Malacologistas Brasileiros, 5, Mossoró, 1977, Anais. Porto Alegre, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (Publicações Avulsas FZB, 4), p. 55-67.

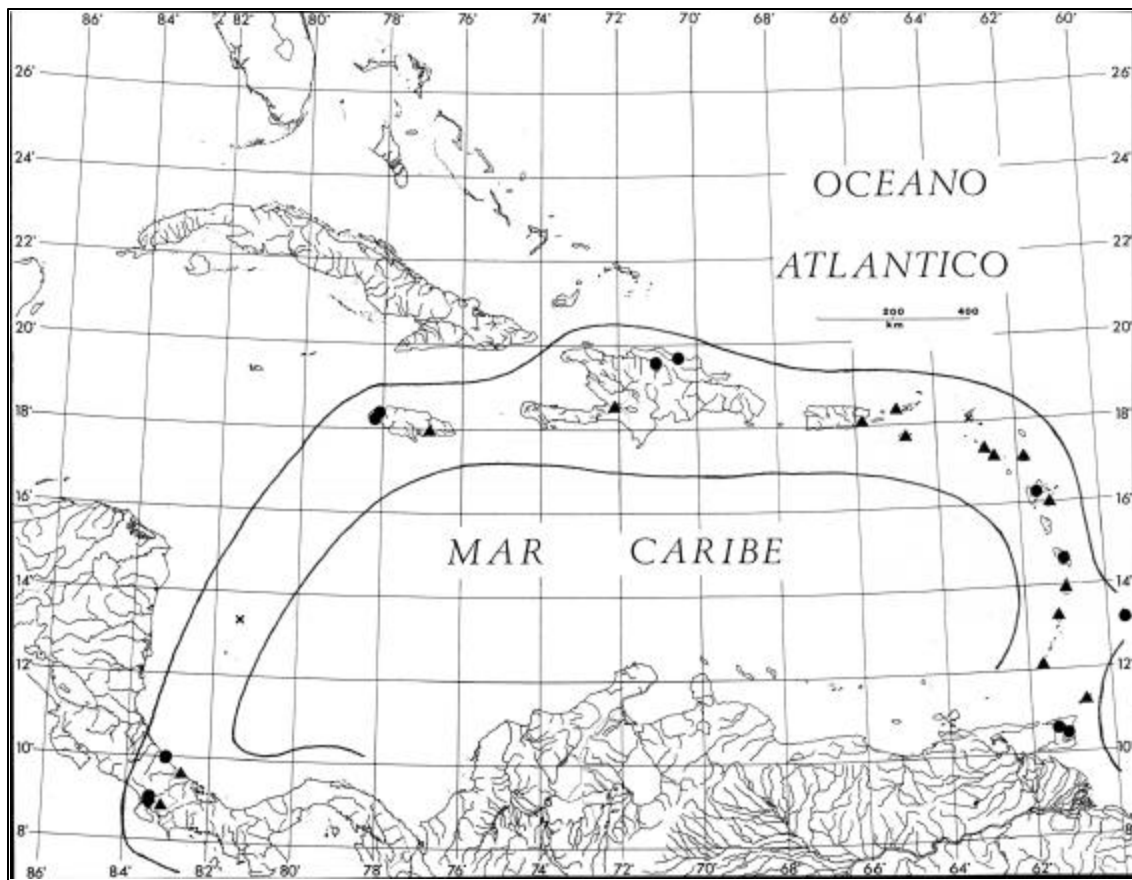


Fig. 1. Distribution of *Stenophysa marmorata* (Guilding). Solid dots, specimens verified morphologically; triangles, shells only; X, literature records. This pattern fills most of the "Antillean Ring", surrounding the Caribbean Sea and excluding Cuba, a standard pattern in the West Indies. Occurrences of the species on the mainland of Venezuela are possible but not yet verified.

Distribución de *Stenophysa marmorata* (Guilding). Círculos rellenos, ejemplares verificados morfológicamente; triángulos, sólo conchillas; X, registros de literatura. Este patrón comprende la mayoría del "Círculo Antillano", que rodea el Mar Caribe y excluye Cuba, un patrón estándar en las Indias Occidentales. La ocurrencia de la especie en tierra firme de Venezuela es posible pero no ha sido verificada aún.