



ANA LAURA ALMEIDA DOS
SANTOS

**Planárias terrestres (Platyhelminthes,
Geoplanidae) do Chile: taxonomia
integrativa e descoberta de novos táxons
endêmicos**

Land planarians (Platyhelminthes, Geoplanidae) from Chile:
integrative taxonomy and discovery of new endemic taxa

v. único

SÃO PAULO

2021

ANA LAURA ALMEIDA DOS
SANTOS

**Planárias terrestres (Platyhelminthes,
Geoplanidae) do Chile: taxonomia
integrativa e descoberta de novos táxons
endêmicos**

**Land planarians (Platyhelminthes, Geoplanidae) from
Chile: integrative taxonomy and discovery of new endemic
taxa**

v. único

Versão simplificada

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo em cumprimento parcial aos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências (Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade).

Orientador: Prof. Dr. Fernando Jesús Carbayo Baz

SÃO PAULO

2021

RESUMO

Geoplanidae compreende mais de 900 espécies e está dividida em quatro subfamílias: Bipaliinae Stimpson, 1857 (cosmopolita), Geoplaninae Stimpson, 1857 (neotropical), Microplaninae Pantin, 1853 (cosmopolita) e Rhynchodeminae Graff, 1896 (cosmopolita). Grande parte dos estudos taxonômicos de planárias terrestres do continente sul americano trata de espécies ao Leste dos Andes, especialmente das regiões sul e sudeste do Brasil, e da Argentina. A diversidade de planárias de países ao Oeste dos Andes, como o Chile, ainda é pouco conhecida. As 28 espécies conhecidas do Chile pertencem a Rhynchodeminae (1), Timyminae (2) e a Geoplaninae (25). As 14 espécies dos gêneros *Geoplana*, *Pasipha* e *Pseudogeoplana* têm posição taxonômica incerta. As demais espécies pertencem aos gêneros *Gusana* (2); *Liana* (1), *Pichidamas* Bulnes (1), *Inakayalia* (3) e *Polycladus* (1), todos endêmicos, exceto *Inakayalia*, que também ocorre nos Andes argentinos. Nesta tese, é conduzido o estudo morfológico e molecular de 20 espécimes recentemente coletados, que resultou na descrição de 15 novas espécies, e na redescritção de outra. Para esta abordagem integrativa, lâminas histológicas foram examinadas ao microscópio, e foram sequenciados os genes mitocondrial COI e nuclear rDNA 28S. Filogenias foram otimizadas usando máxima verossimilhança e inferência bayesiana. Ainda, as espécies de *Gusana* estudadas foram delimitadas com um método baseado nas distâncias genéticas. O Capítulo 1 da tese, já publicado, é um estudo sobre *Timyma*, antes considerado como um relicto sul-americano de um táxon Gondwânico. Os resultados mostram que *Timyma* é grupo irmão de Geoplaninae e é filogeneticamente distante de Bipaliinae. Este relacionamento contradiz a hipótese de *Timyma* como táxon Gondwânico e indica que a cabeça em forma de leque evoluiu independentemente em *Timyma* e em Bipaliinae. Consequentemente, *Timyma* é rediagnosticado e uma nova subfamília é proposta para o gênero. O Capítulo 2 trata da descrição de quatro novas espécies de *Gusana* e o gênero é rediagnosticado. No Capítulo 3, são descritas 10 novas espécies e é testado seu posicionamento filogenético na família Geoplanidae. As filogenias apontam que as espécies chilenas mais os representantes de Geoplaninae, formam um grupo monofilético. Por sua vez, este grupo está dividido em 9 clados principais com 1-4 gêneros, 6 dos quais são gêneros novos aqui propostos. Um dos clados principais

abriga todas as espécies de Geoplaninae ocorrentes ao Leste dos Andes mais uma espécie do Chile. Os outros 8 clados principais são exclusivos do Chile, excetuando *Inakayalia*, que ocorre também nos Andes argentinos. Um clado principal acomoda Timyminae, que é recuperado como irmão de um dos oito clados principais, e não como irmão de Geoplaninae. Cada um destes nove clados e cada um dos novos gêneros pode ser diagnosticado por sinapomorfias morfológicas putativas. Em vista da divergência entre as árvores filogenéticas e a classificação atual, uma nova classificação de Geoplaninae é proposta, Geoplaninae é rediagnosticada, Geoplaninae e Timyminae são rebaixadas a tribo e sete novas tribos são propostas. Este estudo expande consideravelmente o conhecimento da diversidade taxonômica e morfológica das planárias terrestres neotropicais e ilustra a importância da taxonomia integrativa para a classificação dos organismos.

Palavras-chave: Platelminhos terrestres. Taxonomia integrativa. Morfologia. Histologia. Sistemática filogenética.

ABSTRACT

Geoplanidae comprises approximately 900 species and is divided into four subfamilies: Bipaliinae Stimpson, 1857 (cosmopolitan), Geoplaninae Stimpson, 1857 (neotropical), Microplaninae Pantin, 1853 (cosmopolitan), and Rhynchodeminae Graff, 1896 (cosmopolitan). A substantial part of the taxonomic studies of land planarians from South American dealt with species from the East of the Andes, especially from the southern and southeastern regions of Brazil, and from Argentina. The diversity of Geoplanidae from West of the Andes, such as Chile, is still little known. The 28 known species described from Chile belong to Rhynchodeminae (1), Timyminae (2) and Geoplaninae (25). Within Geoplaninae, the 14 species of the genera *Geoplana*, *Pasipha* and *Pseudogeoplana* have uncertain taxonomic position. The other species are housed in the genera *Gusana* (2); *Liana* (1), *Pichidamas* (1), *Inakayalia* (3) and *Polycladus* (1), all endemic, except *Inakayalia*, which occurs in the Argentinean Andes. In this thesis, the morphological and molecular studies of 20 recently collected specimens resulted in

the description of 15 new species, and the redescription of 1 species. For this integrative approach, histological slides were examined under the microscope and the mitochondrial COI and nuclear rDNA 28S genes were sequenced. Phylogenies were inferred using maximum likelihood and Bayesian inference as optimality criteria. Furthermore, the *Gusana* species studied here were delimited with a genetic distances method. Chapter 1 of the thesis, already published, is a study on *Timyma*, taxon considered as a South American relict of the Gondwana. The results show that *Timyma* is the sistergroup of Geoplaninae and is phylogenetically distant from Bipaliinae. This relationship contradicts the hypothesis of *Timyma* as a Gondwanic taxon and indicates that the semilunate headplate evolved independently in *Timyma* and Bipaliinae. Consequently, *Timyma* is re-diagnosed and a new subfamily is proposed for the genus. Chapter 2 deals with the description of four new species of *Gusana* and a re-diagnosis of the genus. In Chapter 3, 10 new species are described and their phylogenetic position in the Geoplanidae family is tested. The phylogenies indicate that these species plus the representatives of Geoplaninae, form a monophyletic group. In turn, this group is divided into 9 main clades with 1-4 genera each, 6 of which are new genera proposed here. One of the main clades houses all species of Geoplaninae occurring East of the Andes plus one species from Chile. The other 8 main clades are exclusive to Chile, except for *Inakayalia*. One main clade accommodates Timyminae, which is sister to one of the other eight main clades. Each of these clades and each of the new genera can be diagnosed by putative morphological synapomorphies. In view of the divergence between the phylogenetic trees and the current classification, a new classification of Geoplaninae is proposed and Geoplaninae is re-diagnosed. Furthermore, Geoplaninae and Timyminae are down-ranked to tribe and seven new tribes are proposed. This study considerably expands the knowledge of the taxonomic and morphological diversity of neotropical Geoplanidae and illustrates the integrative taxonomy importance for the classification of living organisms.

Keywords: Land flatworms. Integrative taxonomy. Morphology. Histology. phylogenetic systematics.

INTRODUÇÃO GERAL

a) Planárias terrestres: classificação e riqueza.

As planárias terrestres (Geoplanidae, Platyhelminthes) são vermes de vida livre denominados tricládidos por apresentarem intestino organizado em três ramos principais. Estes animais possuem forma do corpo variando entre achatado dorso-ventralmente e subcilíndrico, e comprimento que varia de poucos milímetros até, excepcionalmente, um metro (especialmente em espécies asiáticas). Esses animais são sensíveis à luz e perdem os líquidos corpóreos com muita facilidade. Uma solução adaptativa que contorna essas limitações é o hábito noturno de vida; durante o dia, se abrigam embaixo de troncos caídos na floresta e embaixo de rochas (Carbayo, 2005). São hermafroditas, de reprodução sexuada, e predadores de pequenos invertebrados, tais como: minhocas, opiliões, lesmas, nemertinos, etc. (Cseh et al., 2017).

As planárias terrestres são animais de baixa vagilidade e rios, montanhas, áreas desmatadas, entre outros, são barreiras geográficas para sua dispersão (Álvarez-Presas et al. 2011). Tais características tornam as planárias terrestres modelos potenciais para o estudo de Biogeografia (Sunnucks et al. 2006; Alvarez-Presas et al. 2011).

Esses organismos são Platelmintos da ordem Tricladida Lang, 1881. Tricladida é dividida em três subordens: Maricola Hallez, 1892, Cavernicola Sluys, 1990 e Continenticola Carranza et al., 1998, sendo esta última composta por planárias de água doce e planárias terrestres. Dentro de Continenticola há duas superfamílias, Planairoidea e Geoplanoidea, esta última abarca algumas espécies de planárias de água doce e todas as espécies de planárias terrestres. E, finalmente, a família Geoplanidae Stimpson, 1857 é exclusiva de planárias terrestres.

Existem formalmente cinco subfamílias em Geoplanidae: Bipaliinae Stimpson, 1857, Geoplaninae Stimpson, 1857, Microplaninae Pantin, 1853, Rhynchodeminae Graff, 1896 e Timyminae Almeida & Carbayo, 2021 (in Almeida et al., 2021), entre as quais se distribuem cerca de 900 espécies (Carbayo, et. al., 2013). As subfamílias Bipaliinae, Microplaninae e Rhynchodeminae possuem distribuição cosmopolita,

enquanto que a subfamília Geoplaninae é exclusiva da região Neotropical, com representantes nas regiões à leste e à oeste da Cordilheira dos Andes (Carbayo, *et al.*, 2013; Grau & Carbayo, 2010, Froehlich, 1957; Winsor *et al.* 1998).

A subfamília Geoplaninae, com 346 espécies nominais (<http://planarias.each.usp.br>; acesso em 19 junho 2021), foi principalmente estudada por Schirch (1929), Riester (1938), Hyman (1938, 1939, 1941, 1955, 1962), Marcus (1951), Du Bois Reymond-Marcus (1951a), Froehlich (1955a, b, 1956a, b, 1959, 1967), E. M. Froehlich (1955, 1978), E. M. Froehlich e Froehlich (1972), Carbayo e Leal-Zanchet (2003), Leal-Zanchet e Souza (2003), Carbayo *et. al.*, (2013), Negrete & Brusa (2012, 2018), Negrete *et al.*, (2010, 2011, 2014, 2015, 2016, 2019, 2020).

Apesar dos esforços realizados pelos pesquisadores, os estudos taxonômicos de planárias terrestres no continente Sul Americano são principalmente oriundos das porções sul e sudeste da Mata Atlântica brasileira e, em menor quantidade, proveniente do território Argentino. Pouco se conhece dessa fauna em outros países da América do sul, especialmente da porção oeste dos Andes, como o Chile.

As planárias terrestres chilenas conhecidas pela Ciência compreendem 28 espécies (Grau & Carbayo, 2010, Bulnes & Carbayo, 2018, Almeida *et al.*, 2021), de ocorrência registrada desde as proximidades do rio Huasco (28° S), na região do Atacama, até o Parque Nacional Laguna San Rafael (46° S). Estas espécies estão alocadas na subfamília Rhynchodeminae, Timyminae e, principalmente em Geoplaninae.

b) Histórico de estudo das planárias terrestres do Chile.

A fauna de planárias terrestres do Chile, com 28 espécies, é proveniente de coletas apenas esporádicas. Muitas descrições de espécies foram realizadas a partir apenas de aspectos externos da morfologia dos indivíduos, ou, quando incluindo informações de microanatomia interna, apresentando informações taxonomicamente importantes de forma incompleta, especialmente em ocasiões em que espécimes-tipo são imaturos (Grau & Carbayo, 2010).

O estudo da fauna de planárias terrestres chilena teve início durante o século XIX, com o famoso naturalista inglês Charles Darwin, que atracou na costa do Chile durante uma expedição a bordo do navio HMS Beagle. Darwin examinou e descreveu quatro espécies de planárias: *Planaria elongata*, *Planaria maculata*, *Planaria pallida* e *Planaria semilineata* (Darwin, 1844). Apenas descreveu o aspecto externo dos animais. Atualmente, as quatro espécies estão alocadas no gênero *Pseudogeoplana* Ogren & Kawakatsu, 1990. Este gênero foi proposto para espécies insuficientemente conhecidas para uma classificação inequívoca (Ogren & Kawakatsu, 1990).

Charles Blanchard descreveu outra espécie chilena, *Polycladus gayi* Blanchard, 1845, espécie consideravelmente grande e que causou confusão, pois o autor inverteu a posição da cabeça com a da cauda e, assim, considerou erroneamente que os poros do corpo se situavam na metade anterior do corpo (Moseley, 1877).

Ainda no final do século XIX, Ludwig von Graff (1899) realizou um profundo estudo taxonômico de espécies de vários países do mundo. Graff estudou e descreveu, com riqueza de detalhes, nove espécies de planárias do Chile, a saber, *Geoplana albopunctata*, *Geoplana chilensis*, *Geoplana cruciata*, *Geoplana lata*, *Geoplana nobilis*, *Geoplana pardalina*, *Geoplana platei*, *Geoplana reticulata* e *Geoplana sagittata*, a partir de espécimes que recebeu de doação (Graff, 1899). Nenhuma destas espécies está atualmente em *Geoplana*. *Geoplana chilensis* foi transferida para *Pasipha*; *Geoplana cruciata*, *Geoplana lata* e *Geoplana platei* foram transferidas para *Gusana* e, as demais espécies foram alocada em *Pseudogeoplana*. Nesse trabalho, Graff ainda revisou algumas descrições de Darwin e estudou também a morfologia interna de *Polycladus gayi*.

Ernest Marcus estudou, entre planárias marinhas e de água doce, uma planária terrestre do Chile. Todos esses espécimes são oriundos de coletas realizadas pela Universidad Sueca de Lund durante uma expedição naquele país (1948-1949). A espécie chilena *Amaga ruca* (Marcus, 1954) foi, recentemente, reestudada e transferida para o novo gênero *Wallmapuplana* Negrete et al., 2020.

C. G. Froehlich (1967) fez algumas considerações biogeográficas sobre as planárias terrestres. Para Froehlich, as espécies chilenas paralelas ao gênero *Artioposthia* Graff,

1896 são particularmente interessantes para fins biogeográficos porque apresentam características morfológicas tidas como primitivas na época. Uma destas características é a presença de testículos ventrais, como ocorre nas espécies da região Australiana, e não dorsais, como é típico em Geoplaninae, táxon restrito à região Neotropical. Para o autor, isso seria uma evidência da antiga união entre América do Sul, Austrália e Nova Zelândia e, portanto a fauna das Geoplanidae do continente Sul Americano teria duas origens geográficas distintas: neotropical e australiana (C. G. Froehlich, 1967).

Um dos trabalhos mais completos sobre taxonomia de planárias do Chile foi realizado por E. M. Froehlich (1978), onde foram descritas sete espécies novas, outras duas espécies antes conhecidas foram redescritas e três gêneros novos e endêmicos do Chile foram propostos: *Gusana* Froehlich, 1978, *Liana* Froehlich, 1978 e *Timyma* Froehlich, 1978. Trabalhos mais atuais e também esporádicos contribuem lentamente para o conhecimento dessa fauna (Grau & Carbayo, 2010; Grau & Carbayo, 2011; Grau et al., 2012; Bulnes et al., 2018, Negrete et al., 2020, Almeida et al., 2021).

c) Composição da fauna chilena de planárias terrestres.

As planárias terrestres (Platyhelminthes, Geoplanidae) do Chile compreendem 28 espécies, distribuídas em três subfamílias. Geoplaninae Stimpson, 1857, de distribuição exclusivamente neotropical, é a subfamília com mais representantes do Chile, com quatro espécies em três gêneros endêmicos: *Gusana*, *Liana* e *Pichidamas*. Ocorrem também no Chile uma espécie de Caenoplanini Ogren & Kawakatsu, 1991 (Rhinchodeminae Graff, 1896, subfamília de distribuição cosmopolita), e duas espécies de *Timyma*, alocadas na recém proposta subfamília Timyminae Almeida et al., 2021, conhecida apenas do Chile.

Outras cinco espécies chilenas que antes estavam alocadas em *Geoplana* Stimpson, 1857, foram, após uma revisão do gênero (Almeida et al., 2019), retiradas de *Geoplana* e permanecem sob o status de *incertae sedis*. Além destas, são registradas para o Chile outras 9 espécies de planárias de *Pseudogeoplana* Ogren & Kawakatsu, 1990, grupo que comporta espécies insuficientemente conhecidas em termos morfológicos e que,

portanto, impossibilita uma classificação inequívoca. As subfamílias Bipaliinae Stimpson, 1857 e Microplaninae Pantin, 1953 não têm representantes no Chile.

Apesar dos esforços em se conhecer as planárias terrestres do Chile, muitas descrições carecem de informações morfológicas taxonomicamente importantes e, por isso, são insuficientes para a devida identificação. Considerando a quantidade atual de espécies conhecidas e coletas preliminares, estima-se que o número real para aquele país seja muito superior ao que se conhece (Grau & Carbayo, 2010).

Em expedições recentes realizadas no Chile, principalmente em dezembro de 2010, por Carbayo e colaboradores, foi coletada uma quantidade expressiva de espécimes, incluindo animais de regiões não exploradas previamente com esta finalidade. Análises preliminares apontaram que muitos dos animais representam novos táxons. Estes animais foram fixados à maneira de facilitar estudos morfológicos e moleculares, e descortinam uma oportunidade excepcional para ampliar o conhecimento taxonômico e sistemático das planárias neotropicais. Através do estudo destes animais, nossos objetivos são ampliar o conhecimento sobre a diversidade morfológico-taxonômica e propor hipóteses de relacionamento filogenético entre Geoplaninae.

Os resultados desse estudo reforçam o que já supunham Grau & Carbayo (2012), de que a riqueza de espécies chilenas conhecidas pela Ciência é subestimada em relação a sua real condição. Essa tese está dividida em três capítulos. No capítulo I, é redescrita *Timyma juliae* Froehlich, 1978, e descrita uma nova espécie do gênero. A partir de dados moleculares, também é inferida uma hipótese de relacionamento filogenético de *Timyma* com as demais Geoplanidae e proposta uma nova subfamília. Este trabalho já está publicado e, aqui, apresentamos a versão aceita para publicação no periódico *Zoologia Scripta*. No capítulo II, apresentamos quatro espécies novas de *Gusana* e suas relações filogenéticas com as demais Geoplaninae. No capítulo III, apresentamos uma hipótese de relacionamento filogenético entre as espécies chilenas e a demais Geoplanidae, descrevemos uma espécie nova de *Pichidamas*, e mais nove espécies novas distribuídas em sete novos gêneros aqui propostos. Os gêneros são alocados em um total de nove novas tribos de Geoplaninae. Esta visão ampliada da diversidade morfológica e taxonômica, implicou também na rediagnose de Geoplaninae, a proposição de Geoplanini para a maior parte das espécies ao Leste dos

Andes, e o re-ranqueamento de Timyminae, que passa a ser considerada tribo.

CONCLUDING REMARKS

This thesis signifies a contribution to expand the scarce knowledge of the systematics of the Neotropical land planarians, especially those of the West Andean region. The main contributions to the systematics of the group can be summarized as follows:

- *Timyma* is not closely related to the Asian Bipaliinae, nor an ingroup of the land planarians from the Eastern Andes, but a member of a group at the same Linnean rank level than Geoplaninae sensu Almeida et al. (2019). A new species of *Timyma* is described so that the genus now consists of two species.
- Four new species of *Gusana* as described through an integrative approach, now accounting for six species. The new species are also delimited by means of a method based on genetic distances.
- Eleven additional land planarian species from Chile are described, also through a morphology and molecular-based approach. The great morphological diversity discovered substantiates the proposal of six new genera, these genera housed in several new tribes. For the already known Chilean genera, including *Inakayallia*, the respective tribe is also suggested.
- The phylogenetic framework inferred from COI and 28S genes with maximum likelihood as the optimality criterion retrieved nine main clades. Most of the genera and the tribes can be diagnosed through putative synapomorphies. Congruence between distribution of the morphological synapomorphic traits of the new taxa and their phylogenetic interrelationships suggests that the new classification proposed here for Geoplaninae is natural.

- Strikingly, a genus erected here is nested within the clade embracing all the species from the Eastern Andes. This systematic position might be explained by dispersal of the ancestral lineage of the genus to the West of the Andes. However, this hypothesis must be considered only tentative because of the low statistical support of the relationships of genus with the remaining members.
- Numerous supra-specific taxa were proposed from a few species sampled across Chile in an only two-week long field campaign. Hopefully new samplings and new systematic studies will support the classification of Geoplaninae and expand the knowledge of the morphological and taxonomic richness of this Chilean invertebrate fauna.

BIBLIOGRAFIA

Almeida, A.L.; Marques, F.P.L. & Carbayo, F. 2019. 'Endless forms most beautiful': taxonomic revision of the planarian *Geoplana vaginuloides* (Darwin, 1844) and discovery of numerous congeners (Platyhelminthes: Tricladida). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 185 (1): 1-65. [doi:10.1093/zoolinnean/zly022](https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zly022).

Almeida, A. L, Francoy T. M, Álvarez-Presas M. & Carbayo F. 2021. Convergent evolution: A new subfamily for bipaliin-like Chilean land planarians (platyhelminthes). *Zool Scr.* 2021;00:1–9. <https://doi.org/10.1111/zsc.12479>

Álvarez-Presas, M., Carbayo, F., Rozas, J., & Riutort, M. (2011). Land planarians (Platyhelminthes) as a model organism for finescale phylogeographic studies: Understanding patterns of biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 887–896. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02220.x>

Blanchard, É. (1847). Sur l'organisation des vers. Chapitre IV. *Annales des Sciences Naturelles. Troisième Série Zoologie*, 8: 119-149.

Boll, P. K. & Leal-Zanchet, A. M. 2018. Diversity out of simplicity: interaction behavior of land planarians with co-occurring invertebrates.

Bulnes, V. N.; Grau, J. H. & Carbayo, F. 2018. A new Chilean genus and species of land planarian (Platyhelminthes: Tricladida, Geoplaninae) with cephalic retractor muscle and adenodactyl. *Journal of Natural History*, 56: 2553-2566.

CARBAYO, F. 2005. Procedimentos de campo e laboratório para a caracterização das planárias terrestres neotropicais (Platyhelminthes: Tricladida). *Caderno La Salle XI*. 2 (1): 131-144.

Carbayo, F. & Leal-Zanchet, A. M. 2003. Two new genera of geoplaninid land planarians (Platyhelminthes: Tricladida: Terricola) of Brazil in the light of cephalic specializations. *Invertebrate Systematics*, 17: 449–468.

Carbayo, F.; Álvarez-Presas, M.; Olivares, C. T.; Marques, F. P. L.; Froehlich, E. M. & Riutort, M. 2013. Molecular phylogeny of Geoplaninae (Platyhelminthes) challenges current classification: proposal of taxonomic actions. *Zoologica Scripta* 42: 508-528.

Carranza, S., Ruiz-Trillo, I., Littlewood, D. T. J., Riutort, M. & Baguña, J. 1998a. A reappraisal of the phylogenetic and taxonomic position of land planarians (Platyhelminthes, Turbellaria, Tricladida) inferred from 18S rDNA sequences. *Pedobiologia*, 42, 433–440.

Carranza, S., Littlewood, D. T. J., Clough, K. A., Ruiz-Trillo, I., Baguña, J. & Riutort, M. 1998b. A robust molecular phylogeny of the Tricladida (Platyhelminthes: Seriata) with a discussion on morphological synapomorphies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265, 631–640.

Cseh, A., Carbayo, F. & Froehlich, E. M. 2017. Observations on food preference of Neotropical land planarians (Platyhelminthes), with emphasis on *Obama anthropophila*, and their phylogenetic diversification. *Zoologia (Curitiba)*, 34: 1984-4689. <https://doi.org/10.3897/zoologia.34.e12622>.

Darwin C. 1844. Brief descriptions of several terrestrial planariae and of some remarkable marine species, with an account of their habits. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 14: 241–251.

FROEHLICH, C.G. 1955. Sobre morfologia e taxonomia das Geoplanidae. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, São Paulo, Sér. Zoologia*, 19 (16): 289-369.

Froehlich, C. G. (1955c). Notas sobre geoplanas brasileiras. *Papeis Avulsos do Departamento de Zoologia*, 12, 189–198.

Froehlich, C. G. (1956). Tricladida Terricola das regiões de Teresópolis e Ubatuba. *Papeis Avulsos do Departamento de Zoologia* 12(16), 313-344.

Froehlich, C. G. (1956b). Planárias Terrestres do Paraná. *Dusenía*, 7, 173–196

Froehlich, G. C. 1959. On geoplanids from Brazil. *Bol. Fac. Fil. Ci. Letras, Univ. São Paulo, Zool.*, 22: 201-265.

Froehlich, C. G. 1967. A contribution to the zoogeography of neotropical land planarians. *Acta Zool. Lilloana*, 23: 153-167.

Froehlich, E. M. & Froehlich, C. G. (1972). Land planarians from the Amazonian Region. *Papeis Avulsos do Departamento de Zoologia*, 26, 29–45.

Froehlich, E. M. 1978. On a collection of chilean land planarians. *Boletim de Zoologia, Universidade de São Paulo*, 3: 7-80.

Graff, L. von. 1896. Ueber das System und die geographische Verbreitung der Landplanarien. *Verhandl Deutsch Zoolog Ges*, 6: 75-93.

Graff, L. V. (1899). Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola (Landplanarien). Engelmann.

Grau, J. H., & Carbayo, F. (2010). Panorama de la diversidad de planarias terrestres (Platyhelminthes: Tricladida) de Chile. *Boletín de Biodiversidad de Chile*, 2, 41–54.

Grau JH, Carbayo F. 2011. A new land planarian species of *Geoplana* (Platyhelminthes, Tricladida, Geoplanidae) from the Valdivian temperate rainforest of southern Chile. *Zoosyst. Evol.* 87:327–334.

Grau, J., Sluys, R. Froehlich, E. M. & Carbayo, F. 2012. Reflections on the genus *Amaga* Ogren and Kawakatsu 1990, and description of a new genus of land planarian (Platyhelminthes: Tricladida: Geoplanidae). *Jour. of Nat. Hist.*, 46: 1529-1546.

Hyman, L. H. (1939). Land planarians from the Hawaiian Islands. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 80, 116-124.

Leal-Zanchet, A. M. & Carbayo, F. 2001. Two new species of Geoplanidae

- (Platyhelminthes, Tricladida, Terricola) from Brazil. *Journal of Zoology*, 253, 433–446.
- Leal-Zanchet, A. M & Souza, S. A. 2003. Redescricao de *Choeradoplana iheringi* Graff (Platyhelminthes, Tricladida, Terricola). *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(3): 523-530.
- Leal-Zanchet, A. M. & Froehlich, E. M. 2006. A species complex in the genus *Notogynaphallia* Ogren and Kawakatsu (Platyhelminthes: Tricladida: Terricola) with a taxonomic revision of homonyms of *Geoplana marginata* Schultze & Müller and a reinterpretation of *Notogynaphallia caissara* (Froehlich) anatomy. *Belgian Journal of Zoology*, 136, 81–100.
- Lemos, V. S. & Leal-Zanchet, A. M. 2008. Two new species of *Notogynaphallia* Ogren & Kawakatsu (Platyhelminthes: Tricladida: Terricola) from Southern Brazil. *Zootaxa*, 1907, 28-46
- Marcus, E. 1951. *Turbellaria brasileiros* (9). *Boletins da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, Série Zoologia* 16: 5–215.
- Marcus, E., 1954. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-1949. II. *Turbellaria*. *Acta Universitet Lund*, 49: 1-115.
- Moseley, H. N., 1877. Notes on the structure of several forms of land planarians, with a description of two new genera and several new species, and a list of all species at present known. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 17: 273-292.
- Negrete, L. H. L., Brusa, F. & Carbayo, F. 2010. A new peruvian land planarian species of the genus *Gigantea* (Platyhelminthes, Tricladida, Geoplanidae). *Zootaxa*, 2422: 43-52.
- Negrete, L. & Brusa, F. 2012. *Choeradoplana crassiphalla* sp. nov. (Platyhelminthes: Tricladida: Geoplanidae): A new species of land planarian from the Atlantic Forest of Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 47: 227-237.

Negrete, L. & Brusa, F. 2016. Land flatworms of the genus *Pasipha* (Platyhelminthes, Geoplanidae) in Argentina, with description of three new species. *Zootaxa*, 4137(4): 187-210.

Negrete, L. & Brusa, F. 2016. First report of the genus *Cratera* (Platyhelminthes, Geoplanidae) in Argentina, with description of a new species and comments on the species of the genus. *ZooKeys*, 610: 1-12. DOI: [10.3897/zookeys.610.9465](https://doi.org/10.3897/zookeys.610.9465)

Negrete, L. H. L., Brusa, F. & Winsor, L. 2011. The blue land planarian *Caenoplana coerulea*, an invader in Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 287-291.

Negrete, L. H. L., Brusa, F. & Damborenea, C. 2012. A new species of *Geoplana* (Platyhelminthes: Tricladida: Geoplanidae) from the Western Amazon basin with comments on the land planarian fauna from Peru. *Zootaxa*, 3358: 55-67.

Negrete, L. H. L., Colpo, K. D. & Brusa, F. 2014. Land planarian assemblages in protected areas of the interior atlantic forest: Implications for conservation. 9(3): e90513. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090513>.

Negrete, L., Leal-Zanchet, A.M. & Brusa, F. 2015. A new species of *Notogynaphallia* (Platyhelminthes, Geoplanidae) extends the known distribution of land planarians in Chacoan province (Chacoan subregion), South America. *Zool. Stud.* **54**, 58. <https://doi.org/10.1186/s40555-015-0136-5>

Negrete, L., H. L., Gira, R. D., & Brusa, F. 2019. Two new species of land planarians (Platyhelminthes, Tricladida, Geoplanidae) from protected areas in the southern extreme of the Paranaense Rainforest, Argentina. *Zoologischer Anzeiger* 279, 38–51. doi:10.1016/j.jcz.2019.01.002

Negrete, L., Álvarez-Presas, M., Riutort, M. and Brusa, F. 2020. Integrative taxonomy of land planarians (Platyhelminthes: Geoplanidae) from the Andean-Patagonian Forests from Argentina and Chile, with the erection of two new genera. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 00, 1-25. doi: 10.1111/jzs.12444

Negrete, L., Amaral, S. V., Ribeiro, G. G., Gonçalves, J. W., Valiati, V. H., Damborenea, C., Brusa, F. & Leal-Zanchet, A. M. 2020. Far away, so close! Integrative taxonomy

reveals a new genus and species of land flatworm (Platyhelminthes: Geoplanidae) from southern South America, *Zoological Journal of the Linnean Society*, 189(3): 722–744, <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlz131>

Ogren, R. E. & Kawakatsu, M. 1990. Index to the species of the family Geoplanidae (Turbellaria, Tricladida, Terricola) Part I: Geoplaninae. *Bulletin of Fujis Women's College*. 29: 79-166.

Ogren, R. E. & Kawakatsu, M. 1991. Index to the species of the family Geoplanidae (Turbellaria, Tricladida, Terricola) Part II: Caenoplaninae and Pelmatoplaninae. *Bulletin of Fujis Women's College*. 29: 35-58.

Pantin, C. F. A. (1953). On the name of the ground fluke *Fasciola terrestris* O. F. Müller, On *Othelosoma symondsi* Gray, and on the genus *Amblyplana* von Graff. *Journal of the Linnean Society Zoology*, 42, 207–218 <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1953.tb02539.x>

Riester, A. 1938. Beiträge zur Geoplaniden-Fauna Brasiliens. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 441: 1–88.

Schirch, P. 1929. Sobre as planárias terrestres do Brasil. *Boletim do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 5(1): 27-38.

Ball, I. R. & Sluys, R. 1990. Turbellaria: Tricladida: Terricola. In: Dindal DL (ed) *Soil biology guide*. John Wiley & Sons, New York, pp 137–153.

Sluys R. & Riutort M. 2018. Planarian Diversity and Phylogeny. *Methods Mol Biol*. 1774:1-56. doi: 10.1007/978-1-4939-7802-1_1. PMID: 29916154.

Stimpson, W. 1857. Prodrömus descriptionis animalium evertēbratorum quæ in Expeditione ad Oceanum, Pacificum Septentrionalem a Republica Federata missa, Johanne Rodgers Duce, observavit er descripsit. Pars I. Turbellaria Dendrocœla. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 9:19-31.

Sunnucks, P., Blackett, M. J., Taylor, J. M., Sands, C. J., Ciavaglia, S. A., Garrick, R. C., Tait, N. N., Rowell, D. M. & Pavlova, A. 2006. A tale of two flatties: different responses of two terrestrial flatworms to past environmental climatic fluctuations at Tallaganda in montane southeastern Australia. *Molecular Ecology*, 15, 4513–4531.

Winsor, L., Johns, P. M., & Yeates, G. W. 1998. Introduction, and ecological and systematic background, to the Terricola (Tricladida). *Pedobiologia*, 42, 389–404.