

ISSN 2071-9841 (impresa)  
ISSN 2079-0139 (en línea)

# Novitates CARIBAEA

Número 18. Julio, 2021

Museo Nacional de Historia Natural "Prof. Eugenio de Jesús Marciano"



MUSEO  
Nacional de  
HISTORIA  
NATURAL  
*Prof. Eugenio de Jesús Marciano*

# Novitates CARIBAEA

## Editores

**Celeste Mir**  
c.mir@mnhn.gov.do  
**Carlos Suriel**  
c.suriel@mnhn.gov.do

Museo Nacional de Historia Natural “Prof. Eugenio de Jesús Marcano”  
Calle César Nicolás Penson, Plaza de la Cultura Juan Pablo Duarte,  
Santo Domingo, 10204, República Dominicana.  
www.mnhn.gov.do

## Comité Editorial

Alexander Sánchez-Ruiz	Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Brasil. alex.sanchezruiz@hotmail.com
Altagracia Espinosa	Instituto de Investigaciones Botánicas y Zoológicas, UASD, República Dominicana. altagraciaspinosa@yahoo.com
Antonio R. Pérez-Asso	Museo Nacional de Historia Natural, República Dominicana. perezasso@hotmail.com
Carlos M. Rodríguez	Ministerio de Educación Superior, Ciencia y Tecnología, República Dominicana. carlos_rguez96@yahoo.com
Christopher C. Rimmer	Vermont Center for Ecostudies, USA. crimmer@vtcostudies.org
Daniel E. Perez-Gelabert	United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USA. perezd@si.edu
Esteban Gutiérrez	Museo Nacional de Historia Natural de Cuba. esteban@mnhnc.inf.cu
Gabriel de los Santos	Museo Nacional de Historia Natural, República Dominicana. g.delossantos@mnhn.gov.do
Gabriela Nunez-Mir	Department of Biology, Virginia Commonwealth University, USA. gcnunezmir@vcu.edu
Giraldo Alayón García	Museo Nacional de Historia Natural de Cuba. moffly@informed.sld.cu
James Parham	California State University, Fullerton, USA. jparham@fullerton.edu
Jans Morffe Rodríguez	Instituto de Ecología y Sistemática, Cuba. jans@ecologia.cu
José A. Ottenwalder	Museo Nacional de Historia Natural, República Dominicana. biodiversidad@codetel.net.do
José D. Hernández Martich	Escuela de Biología, UASD, República Dominicana. hernandezmartich@yahoo.com
Julio A. Genaro	Museo Nacional de Historia Natural, República Dominicana. polimita@hotmail.com
Luis F. de Armas	Instituto de Ecología y Sistemática, Cuba. luisdearmas1945@gmail.com
Luis M. Díaz	Museo Nacional de Historia Natural de Cuba. luisfromcuba@yahoo.es
Miguel Santiago Núñez	Museo Nacional de Historia Natural, República Dominicana. m.nunez@mnhn.gov.do
Nayla García Rodríguez	Instituto de Ecología y Sistemática, Cuba. nayla@ecologia.cu
Ruth Bastardo	Instituto de Investigaciones Botánicas y Zoológicas, UASD, República Dominicana. r_bastardo@hotmail.com
S. Blair Hedges	Center for Biodiversity, Temple University, Philadelphia, USA. sbh@temple.edu
Sixto J. Incháustegui	Grupo Jaragua, Inc., República Dominicana. sixtojinchaustegui@yahoo.com
Steven C. Latta	National Aviary, USA. steven.latta@aviary.org

*Novitates Caribaea* (ISSN 2071-9841, versión impresa; ISSN 2079-0139, versión en línea) es una revista científica de revisión por pares del Museo Nacional de Historia Natural “Prof. Eugenio de Jesús Marcano”, República Dominicana. Su naturaleza, objetivos y características se explican en el documento “Directrices a los autores” que aparece en esta misma publicación. Es de acceso libre y su versión impresa se distribuye gratuitamente. El contenido de las contribuciones publicadas será siempre responsabilidad de los autores.

Acceso a versión en línea:  
novitatescaribaea.do

Para envío de manuscritos y mensajes:  
novitatescaribaea@mnhn.gov.do

**Diagramación:** Rosy Languasco  
r.languasco@mnhn.gov.do

De esta publicación, *Novitates Caribaea*, núm. 18, se imprimieron 140 ejemplares en los talleres de la editora Amigo del Hogar, Santo Domingo, República Dominicana, en julio del 2021.



WEB OF SCIENCE  
BIOSIS Biological Zoological  
Previews Abstracts Record

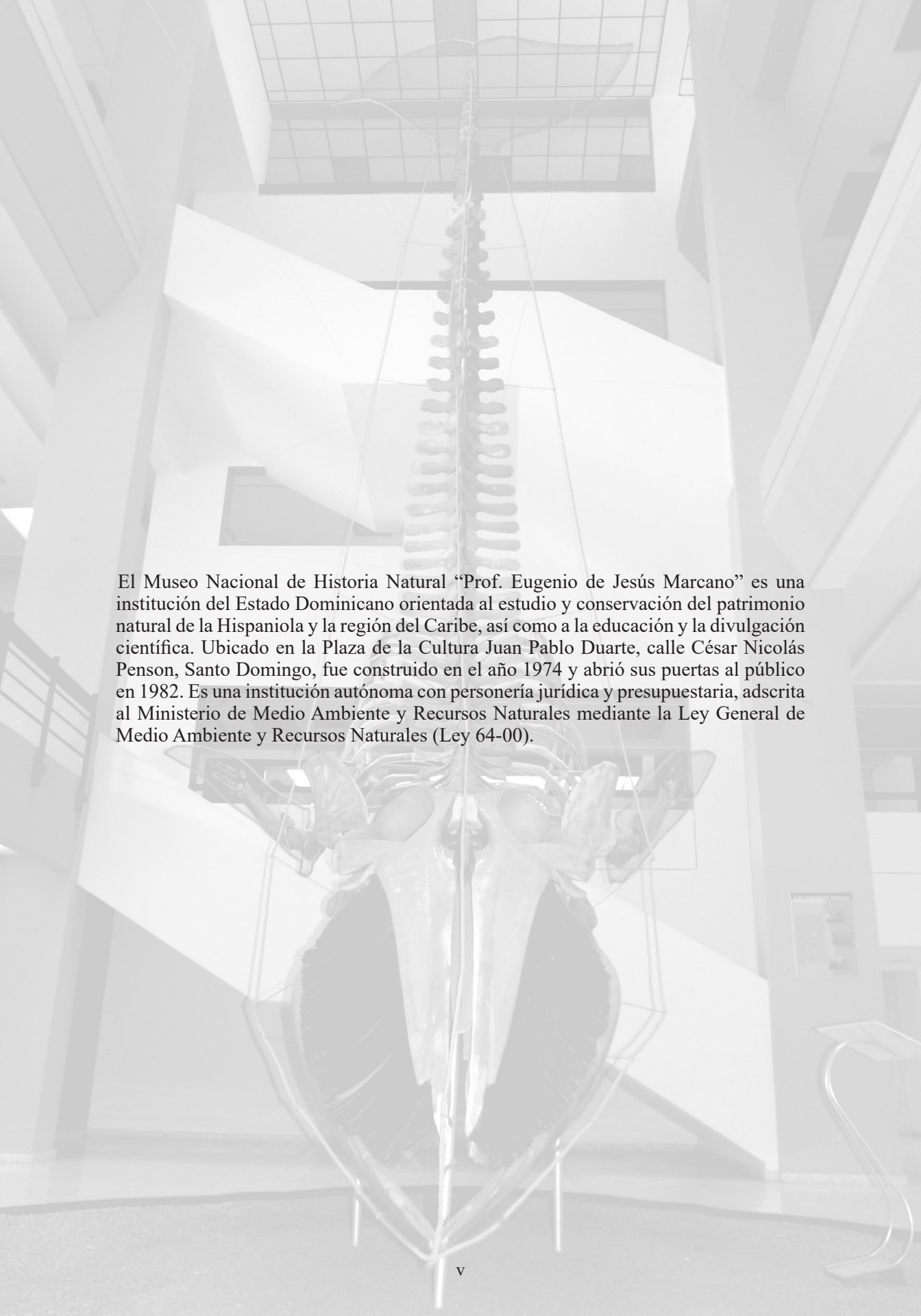




Novitates  
CARIBAEA

Número 18. Julio, 2021






El Museo Nacional de Historia Natural “Prof. Eugenio de Jesús Marciano” es una institución del Estado Dominicano orientada al estudio y conservación del patrimonio natural de la Hispaniola y la región del Caribe, así como a la educación y la divulgación científica. Ubicado en la Plaza de la Cultura Juan Pablo Duarte, calle César Nicolás Penson, Santo Domingo, fue construido en el año 1974 y abrió sus puertas al público en 1982. Es una institución autónoma con personería jurídica y presupuestaria, adscrita al Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales mediante la Ley General de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Ley 64-00).



## EL GÉNERO *SOLIERELLA* EN LAS ANTILLAS (HYMENOPTERA: APOIDEA, CRABRONIDAE)

### The genus *Solierella* in the Antilles (Hymenoptera: Apoidea, Crabronidae)

Julio A. Genaro

Investigador Asociado, Museo Nacional de Historia Natural “Prof. Eugenio de Jesús Marcano”. César Nicolás Penson, Plaza de la Cultura Juan Pablo Duarte, Santo Domingo, República Dominicana;  [orcid.org/0000-0002-1604-3254](https://orcid.org/0000-0002-1604-3254), [polimita@hotmail.com](mailto:polimita@hotmail.com).

### RESUMEN

El género *Solierella* comprende avispas depredadoras de pequeño a mediano tamaño, las cuales no han sido debidamente estudiadas en el Neotrópico. En este trabajo se revisa el género para las Antillas, con la adición de una especie nueva: *S. garridoi* para la Hispaniola (República Dominicana), la cual constituye el primer registro del género para la isla. La nueva especie está cercanamente emparentada con *S. sola* Genaro y Portuondo, de Cuba. Una combinación de caracteres la separa de la especie cubana y de las especies neárticas o neotropicales conocidas. Se presenta una clave para diferenciar las dos especies antillanas.

*Palabras clave:* avispas, especie nueva, taxonomía, clave.

### ABSTRACT

The genus *Solierella* comprises small to medium-sized predatory wasps, which have not been properly studied in the Neotropics. The genus for the Antilles is reviewed in this paper, with the inclusion of a new species: *S. garridoi* for Hispaniola (Dominican Republic), which is the genus' first record for the island. The new species is closely related to *S. sola* Genaro and Portuondo, from Cuba. A combination of characters differentiates it from the Cuban species and the known Nearctic or Neotropical ones. A key is presented to separate the two Antillean species.

*Keywords:* wasps, new species, taxonomy, key.

### INTRODUCCIÓN

El género *Solierella* agrupa avispas cosmopolitas, de pequeño a mediano tamaño (Bohart y Menke, 1976). Estas se caracterizan por tener el tegumento negro con marcas claras en el mesosoma y las patas, aunque existe una tendencia a encontrar especies con el tegumento del metasoma rojizo, en el sur de California, Centro y Suramérica (Williams, 1950; Bohart, 1990a; obs. pers. del autor).

Una combinación de caracteres morfológicos identifica a los miembros de este género, aunque muchos son variables, incluso se han encontrado especies donde los machos presentan 12 segmentos antenales, en lugar de 13 como es usual (Schmid-Egger y Arens, 2017). Entre los caracteres más importantes para reconocerlas en nuestra área están: tamaño corporal pequeño (longitud menor de 10 mm); color del tegumento negro con marcas blancas; antena de color homogéneo en el macho; macho con último segmento antenal más largo que los 2–3 precedentes juntos; cabeza con carena frontal en forma de V; ala anterior con tres celdillas submarginales, donde la segunda es peciolada y recibe solamente una vena recurrente (2m–cu).

Las especies de Norteamérica han sido mejor estudiadas (Williams, 1950; Bohart, 1990a y b), que las de Centro o Suramérica, donde han aparecido publicaciones dispersas sobre la descripción de especies nuevas (Menke, 1967; Sielfeld, 1975; Bohart, 1990b). Ejemplos de aportes en otras partes del mundo incluyen a Schmid-Egger *et al.* (2021), quienes revisaron las especies de Irán; Grouet y Bitsch (2016), que describieron una especie nueva para Francia; y Schmid-Egger y Arens (2017) para Grecia. Genaro y Portuondo (2001) describen la primera y única especie conocida para las Antillas (Amarante, 2002, 2005; Genaro, 2006; Pulawski, 2021).

El conocimiento sobre la biología reproductiva en el género se debe a observaciones parciales, las cuales demuestran que nidifican en oquedades en el interior de palitos u otras cavidades, incluso en túneles abandonados en el suelo. Los nidos son aprovisionados con Heteroptera o Psocoptera aunque también se ha observado Orthoptera (Bohart y Menke, 1976).

### OBJETIVOS

- Describir una especie nueva de *Solierella* para la Hispaniola (República Dominicana).
- Registrar por primera vez la presencia del género para la Hispaniola.
- Presentar una clave para separar las dos especies antillanas.

### MATERIALES Y MÉTODOS

Las abreviaturas son usadas de la siguiente forma: cada tergo o esterno metasomal es llamado T o S, respectivamente, seguido por un número que lo define específicamente, ejemplo: T1 es el primer tergo y S1 el primer esterno. La densidad de las puntuaciones está dada en términos de la relación entre el diámetro de la puntuación (d) y el inter-espacio (i) entre ellas, como ejemplo  $i = 2d$ , para demostrar su separación. Para la terminología del propodeo se sigue a Gibbs (2011) mientras que para el clípeo a Pulawski (1988).

*Acrónimos*: NMNH, National Museum of Natural History, Institución Smithsonian, Washington, DC, Estados Unidos.

### RESULTADOS

#### Taxonomía

Familia Crabronidae, subfamilia Crabroninae, tribu Mischophini

*Solierella garridoi* **sp. nov.**

(Figs. 1–7)

lsid:zoobank.org:pub:F675DCED-D475-45F8-ABE7-30F1B9CB933E

*Diagnosis*. Tamaño pequeño, tegumento negro con marcas blanco hueso en mesosoma y patas (Figs. 1 y 4); pubescencia corta, plateada; lóbulo del clípeo con puntuaciones grandes profundas, principalmente en la hembra; metapostnoto con líneas longitudinales subparalelas que corren de margen anterior a margen posterior, ramificándose apicalmente algunas de ellas (Figs. 3 y 4); último segmento antenal del macho ligeramente más largo que los dos precedentes unidos (Fig. 7). Una combinación de caracteres la separa de la especie cubana y de las especies neárticas conocidas. Entre estos caracteres están la forma del margen apical del clípeo, la escultura del tegumento del metapostnoto y la longitud del último segmento antenal del macho. *Solierella garridoi* **sp. nov.** es más robusta que *S. sola* Genaro y Portuondo, presenta el área central del clípeo groseramente puntuada, mientras que en *S. sola* es lisa y el metapostnoto tiene un mayor número de líneas longitudinales.

*Diagnosis in English.* Small size, back with ivory-white markings on mesosoma and legs (Figs. 1 and 4); pubescence silvery and short; lobe of the clypeus with deep, big punctures, mainly in the female; metapostnotum with longitudinal, subparallel carinae emerging from anterior margin and attaining to posterior margin, some of them branched apically (Figs. 3 and 4); last segment of the male antenna longer than the two preceding one together (Fig. 7). A combination of characters separates it from the Cuban species and known Nearctic species. These characters include the apical margin of the clypeus, the sculpture of the integument of the metapostnotum, and the length of last flageromelle of male. *Solierella garridoi* **sp. nov.** is more robust than *S. sola* Genaro and Portuondo, and presents the central area of the clypeus coarsely punctuated, while in *S. sola* it is smooth, and the metapostnotum with more longitudinal striae.

### Descripción de la hembra

*Longitud corporal total aproximada:* 5.5 mm. *Longitud ala anterior:* 3.5 mm.

*Coloración.* Tegumento negro con marcas blanco hueso en las siguientes áreas: banda alargada en tibia y fémur (tendiendo a reducirse en la pata media y desapareciendo en el fémur posterior); mancha en lóbulo pronotal y tégula; franja en área dorsal del pronoto, interrumpida en el centro; franja cubriendo casi todo el metanoto; dos espinas de la tibia posterior. Castaño rojizo en la mitad basal de la mandíbula y, en margen apical de tergos y externos.

*Escultura del tegumento.* Cabeza (Fig. 2). Clípeo con área central abultada, con puntuaciones grandes, profundas, unidas hacia el margen libre, volviéndose mayores en el área central, donde aparece una carena elevada que se ramifica hacia la frente en forma de V. Puntuaciones unidas en la frente ( $i = 0$ ); irregulares en vértex y gena ( $i = 1/2-1d$ ). Mesosoma. Pronoto, pre-episterno y mesepisterno con puntuaciones unidas ( $i = 0$ ); mesoescuto con puntuaciones irregulares ( $i = 0-1d$ ), algo mayores en área del disco; escutelo con el mismo patrón, con puntuaciones más pequeñas y unidas en la mitad basal; puntuaciones pequeñas y aisladas sobre metanoto debido a la modificación del tegmento que es blanco hueso; metapostnoto con estrías longitudinales subparalelas que tienden algunas a ramificarse cerca del margen posterior (Fig. 3); propodeo ligeramente reticulado en área anterior y central, con estrías semiparalelas en mitad basal. Metasoma. Tergos con puntuaciones irregulares pequeñas, las más pequeñas de todo el cuerpo ( $i = 0-1.5d$ ). Esternos con tegumento granulado; S6 con área central impuntuada pulida, bordeada a cada lado por una hilera de puntuaciones (mayores que en los tergos) que tienden a acercarse hacia el ápice.

*Pubescencia.* Densa, recostada, plateada cubriendo el clípeo, áreas supraclipeal y paraocular, base de la mandíbula, gena y vértex, en la cabeza. En mesosoma presente en: pre-episterno, mesepisterno, axila, superficie lateral del propodeo, coxas (pelos más cortos) y tarsos, donde es más fina, corta y separada. Metasoma: cubriendo área basal de T1; áreas laterales de los tergos, extendiéndose en márgenes anterior y posterior un poco hacia el centro.

*Estructura.* Clípeo elevado en zona media, ligeramente producido. Antena con 12 segmentos; último segmento antenal ligeramente más largo que el anterior. Área malar muy reducida. Ala anterior con tres celdillas submarginales, la segunda peciolada y recibiendo solo una vena recurrente (2m-cu), (como en Fig. 6). Metapostnoto rectangular (Fig. 3).

### Descripción del macho

Similar a la hembra, excepto lo siguiente: *Longitud corporal total aproximada:* 4.5 mm. *Longitud ala anterior:* 2.8 mm.

*Coloración.* Franja longitudinal blanco hueso en basitarso.

*Escultura del tegumento.* Esternos con tegumento granuloso y puntuaciones irregulares ( $i = 0.5\text{--}3d$ ) en la mitad posterior.

*Estructura.* Clípeo producido en forma de triángulo en la zona central (Fig. 5); antena con 13 segmentos; longitud del último segmento antenal ligeramente superior que los dos precedentes unidos (Fig. 7). Área malar ligeramente mayor. Metapostnoto triangular, algo más reticulado en área central y posterior (Fig. 4).

## Tipos

*Holotipo hembra.* HISPANIOLA, República Dominicana, camino a Pedernales, Los Arroyos, Provincia Pedernales, xi.2003, col. J. A. Genaro (NMNH). *Paratipo macho.* Con los mismos datos que la hembra (NMNH); faltan las alas izquierdas. Números catalográficos pendientes de ser asignados.

## Etimología

Dedicada a Orlando H. Garrido, destacado naturalista cubano, por sus aportes al conocimiento de numerosos grupos de la fauna, donde se destacan las aves, reptiles, mamíferos e insectos.

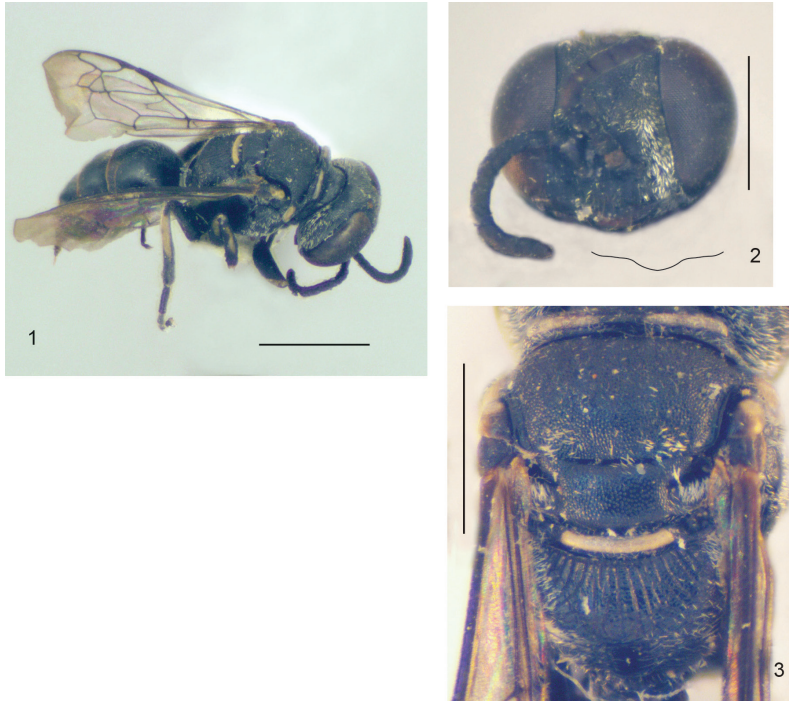
## Comentario

El área donde se recolectó la especie nueva representa una región de clima seco (como es usual en el sur de República Dominicana), al igual que algunas áreas bajas donde se obtuvo la especie cubana, aunque esta última, también es encontrada en zonas montañosas algo más húmedas de la región Oriental de Cuba. La mayoría de las especies neárticas viven en las zonas secas de Norteamérica (Bohart y Menke, 1976). Tanto la especie cubana (Genaro y Portuondo, 2001) como algunas especies norteamericanas (Bohart, 1990b) fueron colectadas con platos amarillos o pan traps (nombre en inglés), lo que indica la efectividad de este método de colecta en la obtención de ejemplares.

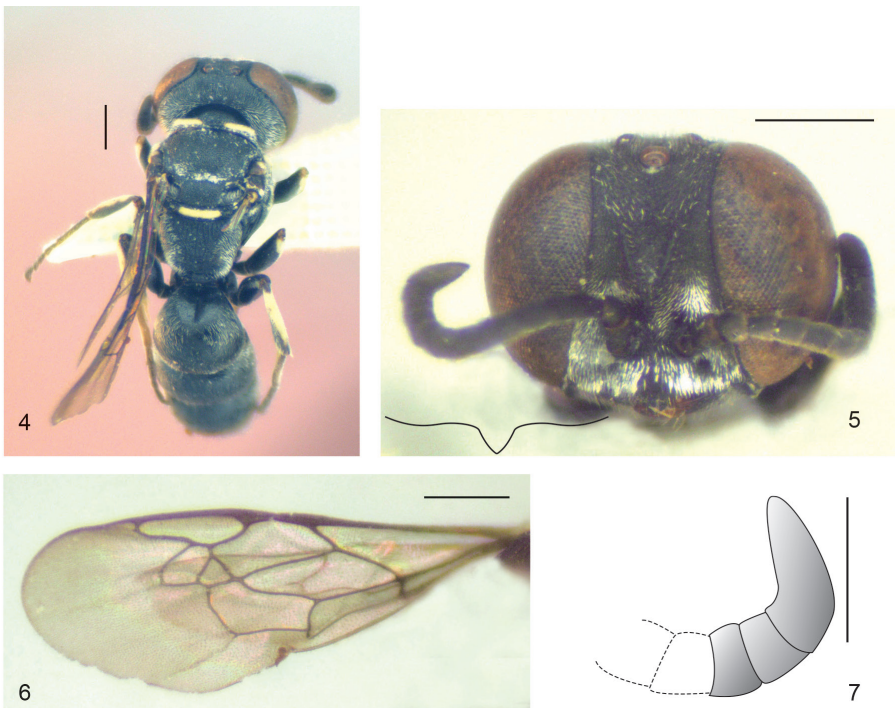
### Clave dicotómica para separar las especies antillanas del género *Solierella*

- 1A. Antena con 12 segmentos; último segmento antenal no diferenciado (longitud similar a los anteriores cercanos); margen libre del lóbulo del clípeo rectangular o ligeramente producido, nunca triangular; metasoma con seis tergos visibles. Hembras.....2
- 1B. Antena con 13 segmentos; último segmento antenal diferenciado (más largo que los anteriores cercanos); margen libre del lóbulo del clípeo triangular; metasoma con siete tergos visibles. Machos.....3
- 2A. Área media del clípeo lisa, sin puntuaciones grandes; metapostnoto con numerosas líneas transversas en mitad central y posterior. Cuba.....*Solierella sola*
- 2B. Área media del clípeo con puntuaciones grandes; metapostnoto con escasas líneas transversas en mitad central y posterior (predominan líneas longitudinales que corren de margen anterior a margen posterior). Hispaniola.....*Solierella garridoi* **sp. nov.**
- 3A. Último segmento antenal más largo que los tres precedentes unidos; mitad central y posterior del metapostnoto con muchas estrías transversales (reticulado). Cuba.....*Solierella sola*
- 3B. Último segmento antenal más corto que los tres precedentes unidos; mitad central y posterior del metapostnoto con pocas estrías transversales (no reticulado). Hispaniola.....*Solierella garridoi* **sp. nov.**





Figuras 1–3. *Solierella garridoi* sp. nov., hembra holotipo. 1, habito semilateral. 2, cabeza en vista frontal y contorno del margen libre del clipeo. 3, metapostnoto y propodeo. Escalas: Figura 1 = 1.5 mm, Figuras 2 y 3 = 1.0 mm.



Figuras 4–7. *Solierella garridoi* sp. nov., macho paratipo. 4, habito dorsal. 5, cabeza en vista frontal y contorno del margen libre del clipeo. 6, ala anterior con la presencia del ala posterior debajo. 7, dibujo de la antena mostrando los últimos flagerómelos. Escalas: Figuras 4–6 = 0.5 mm, Figura 7 = 0.3 mm.

## AGRADECIMIENTOS

A Víctor González (San Juan, Puerto Rico) por el apoyo financiero para la realización de numerosas expediciones a República Dominicana, lo que permitió la recolecta de valioso material. A los integrantes del Grupo Jaragua (Santo Domingo) por el apoyo logístico, fundamentalmente a Ivonne Arias y Héctor Andújar. A los colegas A. Pérez-Asso, E. Gutiérrez y G. Alayón por la ayuda en el trabajo de campo. Cristina Juarrero amablemente procesó las imágenes y conformó las láminas. A Carlos Suriel por el apoyo y sugerencias editoriales durante la publicación de este manuscrito, así como a un revisor anónimo cuyas recomendaciones mejoraron el original.

## LITERATURA CITADA

- Amarante, S. T. P. 2002. A synonymic catalog of the Neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). *Arquivos de Zoologia*, 37: 1–139.
- Amarante, S. T. P. 2005. Addendum and corrections to A synonymic catalog of Neotropical Crabronidae and Sphecidae. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 45: 1–18.
- Bohart, R. M. 1990a. New species of *Solierella* from Western North America (Hymenoptera, Sphecidae). *Psyche*, 97: 193–202.
- Bohart, R. M. 1990b. New species and a key to North American *Solierella* in the *inermis* group (Hymenoptera: Sphecidae: Larrinae: Miscophini). *Psyche*, 97: 229–240.
- Bohart, R. M. y A. S. Menke. 1976. *Sphecid wasps of the world. A generic revision*. University of California Press, Berkeley, 695 pp.
- Genaro, J. A. 2006. Checklist and distribution patterns of apoid wasps (Hymenoptera: Apoidea: Sphecidae and Crabronidae) of Cuba. *Zootaxa*, 1171: 47–68.
- Genaro, J. A. y E. Portuondo. 2001. Dos especies nuevas de avispa para Cuba y La Española (Hymenoptera: Sphecidae). *Solenodon*, 1: 45–48.
- Gibbs J. 2011. Revision of the metallic *Lasioglossum* (*Dialictus*) of eastern North America (Hymenoptera: Halictidae: Halictini). *Zootaxa*, 3073: 1–216.
- Grouet, G. y J. Bitsch. 2016. *Solierella seabrai* Andrade, 1950, espèce méconnue du sud de la France (Hymenoptera, Crabronidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 121 (1): 41–46.
- Menke, A. S. 1967. New species of Neotropical Sphecidae. *The Pan-pacific Entomologist*, 43: 309–314.
- Pulawski, W. J. 1988. Revision of North American *Tachysphex* wasps including Central American and Caribbean species (Hymenoptera: Sphecidae). *Memoirs of the California Academy of Sciences*, 10: 1–211.
- Pulawski, W. J. 2021. Catalog of Sphecidae. [www.calacademy.org/scientists/projects/catalog-of-sphécidae](http://www.calacademy.org/scientists/projects/catalog-of-sphécidae) (accesado: 5 marzo, 2021).
- Schmid-Egger, C. y W. Arens. 2017. A new species of *Solierella* Spinola, 1851 from Greece (Hymenoptera, Crabronidae). *Linzer Biologische Beiträge*, 49: 937–940.


- Schmid-Egger, C., M. Fallahzadeh y M. Sadeghi. 2021. A review of *Solierella* Spinola, 1851 (Hymenoptera, Crabronidae) from Iran with description of four new species. *Zootaxa*, 4920 (1): 101–113.
- Sielfeld, W. H. 1975. Nuevas especies chilenas del género *Solierella* Spin. (Hymenoptera: Larrinae: Mischophini). *Revista Chilena de Entomología*, 9: 57–61.
- Williams, F. X. 1950. The wasps of the genus *Solierella* in California (Hymenoptera, Sphecidae, Larrinae). *Proceedings California Academy of Science*, 26: 355–417.

[Recibido: 03 de abril, 2021. Aceptado para publicación: 24 de mayo, 2021]

INVENTARIO DE LAS ABEJAS (HYMENOPTERA: APOIDEA)  
DE LA RESERVA ECOLÓGICA SIERRA DE LA GÜIRA,  
PINAR DEL RÍO, CUBA

**Inventory of bees (Hymenoptera: Apoidea) of the  
Sierra de La Güira Ecological Reserve, Pinar del Río, Cuba**

Dayron Breto

Museo de Historia Natural “Tranquilino Sandalio de Noda”. ECOVIDA. Calle Martí # 202, esquina a Comandante Pinares, Pinar del Río, CP 20100, Cuba;  [orcid.org/0000-0002-0027-6408](https://orcid.org/0000-0002-0027-6408); [dayron.breto@gmail.com](mailto:dayron.breto@gmail.com).

RESUMEN

Se presenta la composición de especies de abejas en seis localidades de la Reserva Ecológica Sierra de La Güira, Pinar del Río. Las observaciones y recolectas se realizaron entre los años 2013 y 2019, en las siguientes formaciones vegetales: bosque semideciduo, pinares, vegetación secundaria y vegetación ruderal. Se registraron 42 especies, correspondientes a 21 géneros y cuatro familias. Las especies endémicas representaron el 26.2 % y se destacan los nuevos registros de *Hylaeus royesi* y *Megachile droegei*, ampliándose su distribución hacia Cuba occidental. Se analizó la distribución de las abejas en algunas formaciones vegetales, encontrándose que la vegetación secundaria y el bosque semideciduo albergaron el mayor número de especies.

*Palabras clave:* Anthophila, inventario de especies, registros nuevos, endemismo, las Antillas.

ABSTRACT

Bees species composition at six localities of Sierra de La Güira Ecological Reserve was studied. The observations and collections were performed between 2013 and 2019, at the following vegetal formations: semideciduous forest, pine forest, seminatural vegetation and ruderal vegetation. Forty-two species were recorded, corresponding to 21 genera and four families. The endemic species represent the 26.2 % and the new records of *Hylaeus royesi* and *Megachile droegei* are remarkable, expanding its distribution toward the western Cuba. The bee's distribution in some vegetation types was also analyzed, concluding that seminatural vegetation and semideciduous forest contained the greater number of species.

*Keywords:* Anthophila, species inventory, new records, endemism, the Antilles.

INTRODUCCIÓN

Las abejas son polinizadores significativos de la inmensa mayoría de las angiospermas en ecosistemas urbanos, agroforestales y naturales. No obstante, la fragmentación de los hábitats y la expansión de la frontera agrícola reducen la disponibilidad de recursos florísticos que las abejas utilizan en la elaboración y aprovisionamiento de sus nidos (Ricketts, 2004). Por ese motivo, continúan siendo objeto de numerosos esfuerzos de conservación ante el declive de sus poblaciones (Hopwood, 2008; Egerer *et al.*, 2019).

El archipiélago cubano posee una de las faunas de abejas más ricas del Caribe insular, con cerca de 100 especies (Genaro, 2008). Tan solo en los últimos 20 años, más de una docena de especies nuevas han sido descritas para Cuba, la mayoría recolectadas en las zonas boscosas

y mejor conservadas del país (*e.g.* Engel, 2001, 2006a y b; Genaro, 2001a, b y c, 2003, 2016, 2021; Sheffield y Genaro, 2013). Además, las regiones montañosas y los hábitats con menor grado de antropización son los que preservan valores elevados de endemismo (Genaro, 2008; Duarte y López, 2019).

La Reserva Ecológica Sierra de La Güira es una de las zonas núcleo y a su vez, sitio de conservación del Área Protegida de Recursos Manejados Mil Cumbres. Los inventarios faunísticos realizados en esta región incluyen grupos de insectos como los dípteros, coleópteros, hemípteros y lepidópteros (Rodríguez-Velázquez, 2005; Fernández-García *et al.*, 2009; Hidalgo-Gato y Rodríguez-León, 2010; Núñez, 2010). Hasta el momento ningún estudio ha sintetizado la información taxonómica, ecológica y/o biogeográfica sobre las abejas de esta reserva.

Solo algunos inventarios se destacan por ofrecer listas de abejas de otros territorios de Cuba: Rohwer y Holland (1917) y Genaro (2004) para la Isla de La Juventud, García *et al.* (1973) para la zona de Jibacoa-Cayajabos, Fernández-Triana *et al.* (2002) para la provincia de Granma, y Portuondo y Fernández-Triana (2004) para los macizos montañosos de la región Oriental. Además, en diferentes áreas protegidas se han efectuado “inventarios biológicos rápidos” que ofrecen listas de abejas y de otros grupos de organismos para identificar comunidades biológicas importantes y sugerir acciones de conservación (Fong *et al.* 2005a y b; Maceira *et al.*, 2005, 2006).

## OBJETIVOS

- Proporcionar los datos de composición y valores de endemismo de las abejas conocidas para la Reserva Ecológica Sierra de La Güira.

## MATERIALES Y MÉTODOS

La Reserva Ecológica Sierra de La Güira se localiza en el extremo oriental de la Sierra de los Órganos (entre 22°38'–22°40'N y 83°23'–83°27'O), al oeste del municipio Los Palacios, entre la carretera de La Güira y el río San Diego. Se extiende sobre un área totalmente terrestre de 2 065 ha, caracterizada por la presencia de mogotes, con una altura máxima de 514 m s.n.m. y la presencia de cavernas con formaciones secundarias en su interior, como la Cueva de Los Portales (Ruiz-Plasencia *et al.*, 2019). Los suelos en la base de la sierra son pardos carbonatados y en las laderas, cimas y hoyos son de tipo redzinas rojas y protoredzinas. El promedio anual de precipitaciones es de 1 448 mm, con un período de máxima pluviosidad entre los meses de junio y septiembre. La temperatura media anual es de 24.95 °C, con una variación anual que no supera los 6 °C. Los principales tipos de vegetación presentes son el complejo de vegetación de mogote (compuesto por el bosque semideciduo mesófilo y el matorral de la cima), los pinares, el bosque de galería y la vegetación ruderal (Ventosa y Fuentes, 2011).

Entre los años 2013 y 2019 se realizaron observaciones y recolectas en seis localidades del área de estudio (Fig. 1), empleando métodos de colecta pasivos (trampas de platos coloreados) y activos (inspección y captura con la red entomológica). Se utilizaron nueve trampas de platos azules, amarillos y blancos (tres de cada color), de 10 cm de diámetro y 5 cm de profundidad debido a su efectividad para capturar abejas diminutas y de vuelo débil que con frecuencia pasan inadvertidas para el observador (Prendergast *et al.*, 2020). Las trampas permanecieron a nivel del suelo y separadas entre sí por una distancia de 3 metros. La red entomológica se empleó para capturar especies detectadas o simplemente barriendo sobre la vegetación, prestando particular atención a los parches de flores y las áreas de nidificación de abejas.



Las visitas a las localidades se efectuaron en días de poco viento, con cielo despejado y en el horario de mayor actividad del grupo (09:00–13:00 horas). Se recorrieron senderos en zonas con diferencias de altitud y entre las siguientes formaciones vegetales: bosque semideciduo, pinares, vegetación secundaria y vegetación ruderal.

La identificación requirió la consulta de claves y descripciones dispersas en la literatura, así como la comparación con las colecciones científicas de referencia depositadas en el Instituto de Ecología y Sistemática (IES) y el Museo Nacional de Historia Natural de Cuba (MNHNCu). El arreglo sistemático para las familias y los géneros de abejas está de acuerdo con Michener (2007), excepto para el género *Melissoctepis*, donde se sigue la propuesta de Gonçalves (2021). El material testigo se encuentra en la colección privada del autor (DB) y en el Museo de Historia Natural de Pinar del Río (MHNTSN).

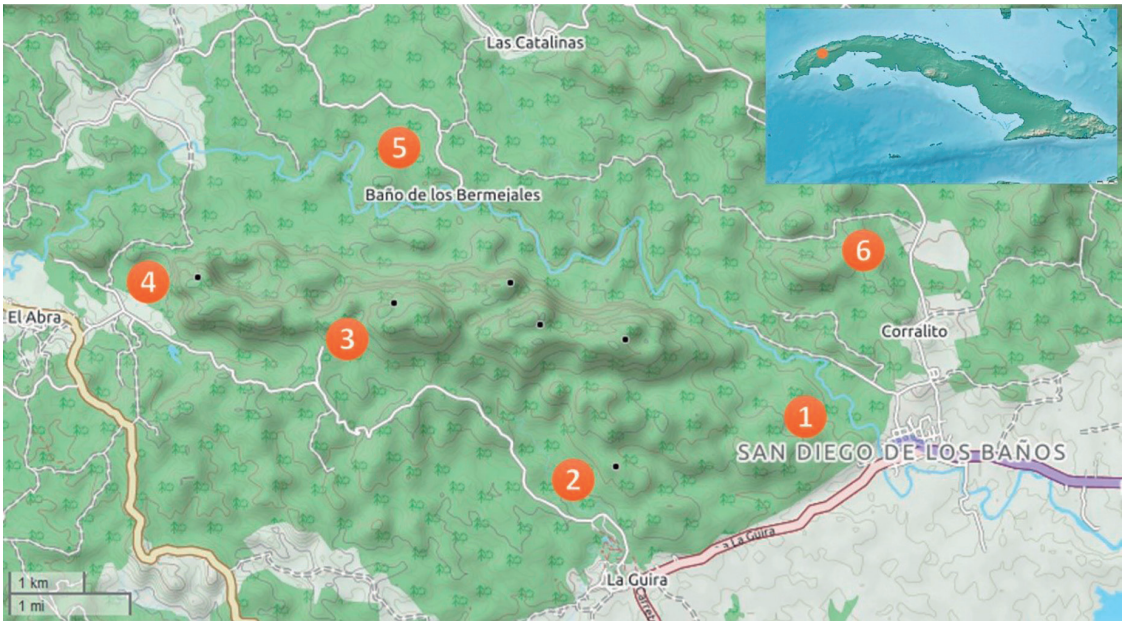


Figura 1. Localidades de la Reserva Ecológica Sierra de La Güira. 1, San Diego de Los Baños. 2, La Güira. 3, Cabañas de Los Pinos. 4, Cueva de Los Portales. 5, Los Bermejales. 6, Las Yeguas.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Para la Reserva Ecológica Sierra de La Güira se registraron 21 géneros y 42 especies de abejas (Tabla I), lo cual representa el 67.7 % de los géneros y el 44.2 % de las especies citadas en Cuba. La familia Apidae abarca la mayor cantidad de géneros y especies, mientras que el género *Lasioglossum* (Halictidae) se destaca por su elevado número de especies. En cuanto al endemismo, el 26.2 % de las especies presentes en la reserva son endémicas de Cuba, mientras que el 47.6 % lo son de la región de las Antillas. Estos valores de endemismo son notables si se considera la elevada vagilidad de este grupo de insectos, lo cual incide en la ausencia de endemismos locales. Cifras similares de representatividad de especies y endemismo fueron obtenidos por Genaro (2004) para la Isla de la Juventud.

Tabla I. Abejas recolectadas en la Reserva Ecológica Sierra de la Güira: información taxonómica, localidades y tipo de vegetación

Especies	Localidades	Tipo de vegetación
HYMENOPTERA: APOIDEA		
Familia COLLETIDAE		
1. <i>Colletes submarginatus</i> Cresson, 1865 [EA]	1, 6	BSM, VS
2. <i>Caupolicana nigrescens</i> (Cresson, 1869) [E]	1, 5, 6	–
3. <i>Hylaeus royesi</i> Raw, 1984 [EA]	6	VS
Familia HALICTIDAE		
4. <i>Nomia robinsoni</i> Cresson, 1865 [EA]	1–6	BSM, P, VS, VR
5. <i>Agapostemon poeyi</i> (Lucas, 1856) [EA]	1–6	BSM, P, VS
6. <i>Agapostemon femoralis</i> (Guérin-Méneville, 1844) [E]	2, 3, 6	BSM, VS
7. <i>Lasioglossum ferrerii</i> (Baker, 1906) [EA]	1, 6	VS
8. <i>Lasioglossum gundlachii</i> (Baker, 1906) [EA]	1–6	BSM, P, VS
9. <i>Lasioglossum havanense</i> (Baker, 1906) [EA]	1–6	BSM, P, VS
10. <i>Lasioglossum mestrei</i> (Baker, 1906) [EA]	1–6	BSM, VS, VR
11. <i>Lasioglossum parvum</i> (Cresson, 1865) [EA]	1–6	BSM, P, VS, VR
12. <i>Lasioglossum (Habralictellus)</i> sp. 1	5	P
13. <i>Lasioglossum (Habralictellus)</i> sp. 2	5	P
14. <i>Melissoleptis genaroi</i> Engel, 2006 [E]	6	P, VS
15. <i>Augochlora elegans</i> Cresson, 1865 [EA]	1–6	BSM, P, VS
16. <i>Augochlora regina</i> Smith, 1853 [EA]	1–6	BSM, P, VS
Familia MEGACHILIDAE		
17. <i>Coelioxys rufipes</i> Guérin-Méneville, 1844 [EA]	1–6	BSM, P, VS, VR
18. <i>Megachile curta</i> Cresson, 1865	2, 3, 5, 6	P, VS
19. <i>Megachile droegei</i> Sheffield y Genaro, 2013 [E]	1	VS
20. <i>Megachile singularis</i> Cresson, 1865 [E]	6	BSM, P, VS
21. <i>Megachile poeyi</i> Guérin-Méneville, 1844 [EA]	1–6	BSM, P, VS, VR
Familia APIDAE		
22. <i>Xylocopa cubaecola</i> Lucas, 1857	1–6	BSM, P, VS, VR
23. <i>Ceratina cockerelli</i> Smith, 1907	2–6	BSM, VS
24. <i>Ceratina cyaniventris</i> Cresson, 1865 [E]	1–6	BSM, P, VS, VR
25. <i>Nomada cubensis</i> Cresson, 1865 [EA]	1–6	BSM, P, VS, VR
26. <i>Nomada pilipes</i> (Cresson, 1865) [EA]	6	VR
27. <i>Triepeolus vicinus</i> (Cresson, 1865) [EA]	6	BSM

Tabla I. Continuación

Especies	Localidades	Tipo de vegetación
28. <i>Triepeolus wilsoni</i> (Cresson, 1865) [E]	2, 3, 6	BSM, VS
29. <i>Exomalopsis pulchella</i> Cresson, 1865	1–6	BSM, P, VS, VR
30. <i>Exomalopsis similis</i> Cresson, 1865	1–6	BSM, P, VS, VR
31. <i>Florilegus lanierii</i> (Guérin-Méneville, 1844)	1–6	BSM, P, VS, VR
32. <i>Melissodes mimica</i> (Cresson, 1869) [EA]	2, 6	BSM, VS
33. <i>Melissodes pullata</i> Cresson, 1865 [E]	1–3, 6	BSM, VS
34. <i>Melissodes cubensis</i> LaBerge, 1956 [E]	1–6	BSM, P, VS
35. <i>Melissodes leprieuri</i> (Blanchard, 1846) [E]	1–6	BSM, P, VS
36. <i>Centris fasciata</i> Smith, 1854 [EA]	1–3, 6	VS, VR
37. <i>Centris poecila</i> Lepeletier, 1841	1–6	BSM, P, VS, VR
38. <i>Centris fulviventris</i> Cresson, 1865 [EA]	6	VS, VR
39. <i>Centris aethiops</i> Cresson, 1865 [EA]	6	VS
40. <i>Mesoplia</i> sp. [E]	6	BSM, P, VS
41. <i>Melipona beecheii</i> Bennett, 1831 [I]	1–6	BSM, P, VS, VR
42. <i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758 [I]	1–6	BSM, P, VS, VR

Localidades: 1, San Diego de Los Baños. 2, La Güira. 3, Cabañas de Los Pinos. 4, Cueva de Los Portales. 5, Los Bermejales. 6, Las Yeguas. Vegetación: BSM, Bosque Semideciduo Mesófilo; P, Pinares; VS, Vegetación Secundaria; VR, Vegetación Ruderal. E: Endémico; EA: Endémico Antillano; I: Introducida.

Un total de siete especies (16.7 %) fueron detectadas en no más de una localidad y un solo tipo de vegetación, mientras que 13 abejas (31 %) fueron recolectadas en todas las localidades y todos los tipos de vegetación, evidenciándose diferencias en el uso del hábitat entre especies y/o tamaño de sus poblaciones.

Estas diferencias indican que algunas de las especies que fueron detectadas en pocas localidades y tipos de vegetación podrían ser más vulnerables a cambios ambientales en comparación con las de hábitos generalistas. Sin embargo, como sucede en el caso de *Nomada pilipes*, su presencia en la reserva es casual, debido posiblemente a que esta especie es más abundante en llanuras y sabanas con frecuencia antropizadas (Genaro, 2008).

Al comparar los datos obtenidos para la reserva con los valores informados para Cuba por Genaro (2008) se advierte la presencia en el área de las cuatro familias reportadas para el país, así como de los tres géneros de la familia Colletidae conocidos en la isla (Tabla II). En el área protegida, las familias que compartieron mayor número de especies con la fauna de abejas cubana fueron Apidae y Megachilidae (63.6 % y 62.5 %, respectivamente).



Tabla II. Composición taxonómica de las abejas en la Reserva Ecológica Sierra de La Güira

	Reserva Ecológica Sierra de La Güira	Cuba
Número total de géneros (y de especies)	21 (42)	31 (95)
Número de géneros (y de especies) por familia		
COLLETIDAE	3 (3)	3 (10)
HALICTIDAE	5 (13)	8 (34)
MEGACHILIDAE	2 (5)	4 (18)
APIDAE	11 (21)	16 (33)

Figura 2. Nuevos registros de abejas para Cuba occidental. A, *Megachile droegei* (Megachilidae). B, *Hylaeus royesi* (Colletidae).

Con la presencia en la reserva de *Hylaeus royesi* y *Megachile droegei* (Fig. 2) se amplía la distribución geográfica de estas especies. El hallazgo de *Megachile droegei* es inesperado, pues hasta el momento era conocida solo de la Bahía de Guantánamo (Sheffield y Genaro, 2013). En cambio, *Hylaeus royesi* ha sido previamente reportada en Jamaica y la región centro-oriental de Cuba (Raw, 1984; Genaro, 2016).

Las abejas cleptoparásitas están representadas con siete especies pertenecientes a los géneros *Nomada*, *Triepeolus*, *Mesoplia* y *Coelioxys*. Estas depositan sus huevos en los nidos provisionados con polen por otras especies de abejas hospederas. Sheffield *et al.* (2013) afirman que la presencia de cleptoparásitos es indicador de la estabilidad funcional de los ensambles de abejas y demuestran que sitios con mayor número de especies cleptoparásitas tienen valores más bajos de dominancia debido al efecto regulador del cleptoparasitismo sobre las poblaciones de abejas.

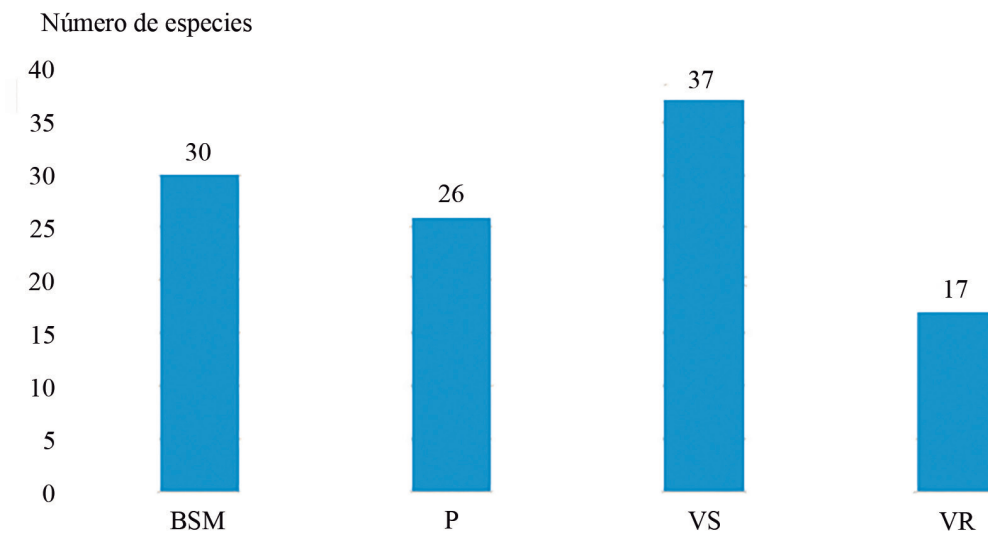


Figura 3. Número de especies de abejas identificadas por tipo de formación vegetal. BSM, Bosque Semidecíduo Mesófilo; P, Pinares; VS, Vegetación Secundaria; VR, Vegetación Ruderal.

Las formaciones vegetales secundarias o seminaturales, el bosque semidecíduo mesófilo y los pinares exhibieron mayor número de especies que la vegetación ruderal ( $n = 17$ ), con más de 25 especies registradas en cada una (Fig. 3). Las abejas nativas que acudieron a la vegetación ruderal fueron sobre todo especies generalistas de los géneros *Exomalopsis*, *Centris*, *Lasioglossum*, *Megachile* y *Xylocopa*. Estos resultados son comprensibles si tenemos en cuenta que varios estudios señalan la preferencia de las abejas por forrajear en plantas nativas, aunque en áreas perturbadas las abejas también visitan plantas exóticas (Williams *et al.*, 2011; Chrobock *et al.*, 2013). La vegetación natural es esencial para sostener las poblaciones de abejas nativas, por la disponibilidad y calidad de los recursos florísticos que ofrece durante los diferentes períodos de actividad de las abejas (Egerer *et al.*, 2019).

## CONCLUSIÓN

La degradación y destrucción de la vegetación natural parecen ser la principal amenaza para la fauna de abejas en la Reserva Ecológica Sierra de La Güira, sobre todo para las especies que no son generalistas. En este sentido, se necesitan realizar monitoreos para conocer el tamaño de las poblaciones, pues las abejas son susceptibles a las alteraciones del hábitat y constituyen buenos indicadores para medir el efecto de cambios naturales o inducidos en los ecosistemas (Reyes-Novelo *et al.*, 2009). Este trabajo ofrece una aproximación al conocimiento de la composición y endemismo de las abejas de la Reserva Ecológica Sierra de La Güira para la aplicación adecuada de programas de manejo y conservación de recursos naturales en el área.

## AGRADECIMIENTOS

A Julio A. Genaro por el envío de literatura y sus acertadas sugerencias durante la revisión del manuscrito original. A Sandra Duarte (MNHNCu) y Elba E. Reyes (IES) por facilitar el acceso a las respectivas colecciones.

## LITERATURA CITADA

- Chrobock, T., P. Winiger, M. Fischer y M. van Kleunen. 2013. The cobblers stick to their lasts: Pollinators prefer native over alien plant species in a multi-species experiment. *Biological Invasions*, 15: 2577–2588.
- Duarte, S. y A. López. 2019. Patrones de distribución de las Abejas (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila) en Cuba y otras regiones de los Neotrópicos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 65: 119–129.
- Egerer, M., J. M. Cecala y H. Cohen. 2019. Wild Bee Conservation within Urban Gardens and Nurseries: Effects of Local and Landscape Management. *Sustainability*, 12: 293–311.
- Engel, M. S. 2001. Three new *Habralictellus* bee species from the Caribbean (Hymenoptera: Halictidae). *Solenodon*, 1: 33–37.
- Engel, M. S. 2006a. A new genus of cleptoparasitic bees from the West Indies (Hymenoptera: Halictidae). *Acta Zoológica Cracoviensia*, 49B (1–2): 1–8.
- Engel, M. S. 2006b. The *Sphecodes* of Cuba (Hymenoptera: Halictidae). *Acta Zoológica Cracoviensia*, 49B (1–2): 73–78.
- Fernández-García, I., M. E. Favila y G. López. 2009. Coleópteros (Insecta, Coleoptera) del Área Protegida de Recursos Manejados Mil Cumbres, Sierra del Rosario, Cuba. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 45: 317–325.
- Fernández-Triana, J. L., H. Sariol, M. A. Vega, S. Ricardo, M. González y E. Portuondo. 2002. Datos preliminares sobre la biodiversidad del orden Hymenoptera en la provincia Granma, Cuba. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 31: 43–48.
- Fong, A., D. Maceira, W. S. Alverson y J. M. Shopland (Eds.) 2005a. *Cuba: Siboney-Juticí. Rapid Biological Inventories Report 10*. The Field Museum, Chicago, 204 pp.
- Fong, A., D. Maceira, W. S. Alverson y T. Wachter (Eds.) 2005b. *Cuba: Parque Nacional "Alejandro de Humboldt". Rapid Biological Inventories Report 14*. The Field Museum, Chicago, 370 pp.
- García, I., R. Alayo, N. Novoa, A. Nicholas, R. González, L. De Armas, D. Domínguez, C. Somoza, De la Osa, J. De la Cruz, y O. H. Garrido. 1973. Informe del trabajo faunístico realizado en el Plan Jibacoa-Cayajabos. *Serie Biológica*, 43: 1–25.
- Genaro, J. A. 2001a. Especie nueva de *Melissoptila* para Cuba y La Española (Hymenoptera: Apidae). *Avicennia*, 14: 61–64.
- Genaro, J. A. 2001b. Especies nuevas de abejas de Cuba y La Española (Hymenoptera: Colletidae, Megachilidae, Apidae). *Revista de Biología Tropical*, 49 (3–4): 1027–1035.
- Genaro, J. A. 2001c. Tres especies nuevas de abejas del género *Lasioglossum* (*Dialictus*), grupo *Habralictellus* para Cuba (Hymenoptera: Halictidae). *Solenodon*, 1: 38–44.
- Genaro, J. A. 2003. El género *Colletes* en Cuba (Hymenoptera: Apiformes: Colletidae). *Solenodon*, 3: 53–56.

- Genaro, J. A. 2004. Las abejas de la Isla de la Juventud, Cuba (Hymenoptera: Apoidea). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 34: 177–179.
- Genaro, J. A. 2008. Origins, composition and distribution of the bees of Cuba (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). *Insecta Mundi*, 0052: 1–16.
- Genaro, J. A. 2016. Especies nuevas y nuevos registros de abejas para Las Antillas (Hymenoptera: Anthophila; Colletidae, Halictidae). *Novitates Caribaea*, 10: 38–51.
- Genaro, J. A. 2021. Especies nuevas de *Lasioglossum* Curtis de las altas montañas de las Antillas Mayores y estado actual del conocimiento del taxon *Habralictellus* Moure y Hurd (Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). *Insecta Mundi*, 0853: 1–17.
- Gonçalves, R. B. 2021. A revised genus-level classification for the Neotropical groups of the cleptoparasitic bee tribe Sphecodini Schenck (Hymenoptera, Apidae, Halictinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 65 (1): 1–10.
- Hidalgo-Gato, M. M. y R. Rodríguez-León. 2010. Auchenorrhyncha (Insecta: Hemiptera) del Área Protegida Mil Cumbres (Pinar del Río, Cuba). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 46: 491–497.
- Hopwood, J. L. 2008. The contribution of roadside grassland restorations to native bee conservation. *Biological Conservation*, 141: 2632–2640.
- Maceira, D., A. Fong, W. S. Alverson y T. Wachter (Eds.) 2005. *Cuba: Parque Nacional La Bayamesa. Rapid Biological Inventories Report 13*. The Field Museum, Chicago, 243 pp.
- Maceira, D., A. Fong y W. S. Alverson (Eds.) 2006. *Cuba: Pico Mogote. Rapid Biological Inventories Report 09*. The Field Museum, Chicago, 191 pp.
- Michener, C. D. 2007. *The Bees of the World* (2nd Edition). Baltimore: Johns Hopkins University Press. xvi+953 pp.
- Núñez, R. 2010. Especies del orden Lepidoptera (Insecta) en el Área Protegida de Recursos Manejados “Mil Cumbres”, Pinar del Río, Cuba. *Poeyana*, 498: 31–38.
- Prendergast, K. S., M. H. M. Menz, K. W. Dixon, y P. W. Bateman. 2020. The relative performance of sampling methods for native bees: an empirical test and review of the literature. *Ecosphere* 11 (5): e03076.
- Portuondo, E. y J. L. Fernández-Triana. 2004. Biodiversidad del orden Hymenoptera en los macizos montañosos de Cuba Oriental. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 35: 121–136.
- Raw, A. 1984. Four new species of bees from Jamaica (Hymenoptera). *Revista Brasileira de Entomologia*, 28 (4): 491–495.
- Reyes-Novelo, E., V. Meléndez, H. Delfín y R. Ayala. 2009. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) como bioindicadores en el Neotrópico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 10: 1–13.

- Ricketts, T. H. 2004. Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. *Conservation Biology*, 18: 1262–1271.
- Rodríguez-Velázquez, D. 2005. Dípteros (Insecta: Diptera) del Área Protegida “Mil Cumbres”, Pinar del Río, Cuba. *Cocuyo*, 15: 22–24.
- Rohwer, S. A. y W. J. Holland. 1917. List of the Hymenoptera collected on the Isle of Pines by G. A. Link, Sr., 1912–1913, and contained in the Carnegie Museum. *Annals of the Carnegie Museum*, 11: 291–296.
- Ruiz-Plasencia, I., J. Hernández-Albernas y E. Ruiz-Rojas. 2019. Catálogo de las Áreas Protegidas de Cuba (pp. 116–366). En: *Las Áreas Protegidas de Cuba* (I. Ruiz-Plasencia, Ed.). Centro Nacional de Áreas Protegidas, 386 pp.
- Sheffield, C. S. y J. A. Genaro. 2013. A new species of *Megachile* (*Litomegachile*) from Cuba, the Antilles (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of Melittology*, 19: 1–17.
- Sheffield, C. S., A. Pindar, L. Packer y P. G. Kevan. 2013. The potential of cleptoparasitic bees as indicator taxa for assessing bee communities. *Apidologie*, 44: 501–510.
- Ventosa, I., y I. M. Fuentes. 2011. Flora espermatófito y las formaciones vegetales de la Sierra de la Güira, Pinar del Río, Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 32–33: 145–162.
- Williams, N. M., D. Cariveau, R. Winfree y C. Kremen. 2011. Bees in disturbed habitats use, but do not prefer, alien plants. *Basic and Applied Ecology*, 12: 332–341.

[Recibido: 22 de enero, 2021. Aceptado para publicación: 09 de mayo, 2021]

FIRST RECORD OF THE GENUS *OEDICEROIDES*  
(AMPHIPODA: AMPHILOCHIDEA: OEDICEROTIDAE) FOR  
THE GULF OF MEXICO, WITH THE DESCRIPTION OF A NEW SPECIES

**Primer registro del género *Oediceroides* (Amphipoda: Amphilochidea: Oedicerotidae)  
del Golfo de México, con la descripción de una especie nueva**

Carlos Varela<sup>1a\*</sup> and Heather D. Bracken-Grissom<sup>1b</sup>

<sup>1</sup>Institute of Environment and Department of Biological Sciences, Florida International University, Florida, USA;

<sup>1a</sup>[orcid.org/0000-0003-3293-7562](https://orcid.org/0000-0003-3293-7562); <sup>1b</sup>[orcid.org/0000-0002-4919-6679](https://orcid.org/0000-0002-4919-6679), [heather.bracken@gmail.com](mailto:heather.bracken@gmail.com).

\*Corresponding author: [varela06@gmail.com](mailto:varela06@gmail.com).

ABSTRACT

The genus *Oediceroides* Stebbing, 1888 represents a group of 23 species of amphipods that live from shallow coastal areas to abyssal plains. Most of these species have been collected in deep waters from localities in the South Atlantic and Pacific Oceans, and only one species has been found in the Mediterranean Sea. Many oediceroids inhabit waters more than 200 meters deep with only four species confined to shallow waters. This is the first occasion in which a species belonging to the genus *Oediceroides* is recorded for the Gulf of Mexico. Here, we describe *O. improvisus* **sp. nov.**, a species of marine deep-water amphipod collected in 925 meters of water. This species has carapace, mouthpart and pereopodal characters that unite it with other members of the genus. It differs from all other species due to unique rostral and pereopod seven characters, all discussed in detail further in this description. To date, only 20 deep-sea (>200 meters) benthic amphipods have been recorded in the Gulf of Mexico, in comparison with more than 200 species of shallow water representatives from the same region. Our study provides evidence that the deep waters of the Gulf of Mexico still hold undescribed biodiversity.

*Keywords:* Amphipoda, Oedicerotidae, *Oediceroides*, Gulf of Mexico, deep sea.

RESUMEN

El género *Oediceroides* Stebbing, 1888, es un grupo de 23 especies de anfípodos que viven desde las áreas costeras poco profundas hasta las llanuras abisales. La mayoría de estas especies se han recolectado en aguas profundas de varias localidades en los océanos Atlántico Sur y Pacífico, y solo se ha encontrado una especie en el Mar Mediterráneo. Las especies de esta familia habitan en aguas de más de 200 metros de profundidad con solo cuatro especies confinadas a aguas poco profundas. Esta es la primera ocasión en la que se registra una especie del género *Oediceroides* para el Golfo de México. En la presente contribución se describe a *O. improvisus*, una nueva especie de anfípodo marino de aguas profundas que se encontró 925 metros de profundidad. Esta especie posee caracteres morfológicos comunes a los representantes del género; sin embargo, difiere de todas las demás especies debido a caracteres únicos en relación al rostro y al séptimo pereópodo, todos discutidos en detalle más adelante en esta descripción. Hasta la fecha, solo se han registrado 20 anfípodos bentónicos de aguas profundas (>200) en el Golfo de México, en comparación con las más de 200 especies de representantes de aguas someras de la misma región. Esta nueva especie proporciona evidencia de que queda mucha diversidad por descubrir en las aguas profundas del Golfo de México y los esfuerzos de muestreo futuros deberían apuntar a esta región.

*Palabras clave:* Amphipoda, Oedicerotidae, *Oediceroides*, golfo de México, profundidad marina.



## INTRODUCTION

Although the deep sea (>200 m) is among the largest ecosystems on the planet, it remains one of the least studied (Ramirez & Billett, 2006). The lack of knowledge is largely due to the challenges of collecting in this environment. Sampling in the deep sea is financially expensive, labor-intensive and challenging due to the low temperatures and high pressures found at increasing depths (Sweetman *et al.*, 2017). Aside from these challenges, the deep sea contains a wealth of biodiversity still left to be discovered. It has been suggested that most of the species collected in the soft benthos of the bathyal or abyssal plains are new to science (Rex *et al.*, 1993; Brandt *et al.*, 2007; Danovaro *et al.*, 2010; Ortiz *et al.*, 2018; Patel *et al.*, 2020).

To date, the collection of amphipods in the Gulf of Mexico have been in shallow waters and, to a lesser extent, across the continental shelf and the continental upper slope of the northern region (Winfield *et al.*, 2006). Conversely, the fauna of the southern Gulf, especially those that live in the deep waters of the central Gulf, have been less studied (Winfield *et al.*, 2006; Lecroy *et al.*, 2009). Across the deep waters of the Gulf of Mexico, only 20 species of deep-water amphipods belonging to 14 families and 17 genera have been recorded (Varela & Gomez, 2015; Winfield *et al.*, 2016, 2021; Ortiz *et al.*, 2018).

The family Oedicerotidae has 45 genera and more than 240 species distributed worldwide from littoral to abyssal zones (Barnard, 1961). Many oedicerotids dig burrows in soft bottom habitat by using their modified pereopods which contain enlarged and spinose articles. The genus with the highest number of species is *Monoculodes* Stimpson, 1853 with 31 species that are distributed throughout the Northern Hemisphere from the littoral to bathyal zones. Within the Gulf of Mexico, only four shallow water oedicerotid species have been recorded. Two of them, *Hartmanodes nyei* (Shoemaker, 1933) and *Americhelidium americanun* (Bousfield, 1973), have distributions that span the entire Gulf of Mexico, while *Ameroculodes miltoni* Foster, 2002 and *Perioculodes cerasinus* Thomas and J. L. Barnard, 1985, can be found in the northeast and southeast regions of the Gulf, respectively (LeCroy *et al.*, 2009).

The genus *Oediceroides* currently has 23 species and a distribution that ranges from shallow to abyssal depths, with only 4 species found in waters with a depth greater than 1500 meters (Sttebing, 1888; Shoemaker, 1925; Barnard, 1937; Barnard, 1961). These species have been found mostly in southern locations of the Atlantic and Pacific oceans and only one species, *O. pilosa* Ledoyer, 1983 has been recorded for the Mediterranean Sea. In this work we present *Oediceroides improvisus* sp. nov., from the northern Gulf of Mexico. This is the first finding of the genus *Oediceroides* for the Gulf of Mexico.

## OBJECTIVES

- To provide the first record of the genus *Oediceroides* for the Gulf of Mexico and the description of a new deep-sea amphipod species.

## MATERIALS AND METHODS

The material used in this study comes from one expedition in the northern Gulf of Mexico in 2018 on the R/V Point Sur as part of the Deep Pelagic Nekton Dynamics of the Gulf of Mexico (DEEPEND) consortium (<http://www.deependconsortium.org>) funded by the Gulf of Mexico Research Initiative (GOMRI).

Sample was collected with a Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System (MOC-10) rigged with six 3-mm mesh nets. During one of the trawls the net accidentally hit the bottom and trawled for a short period of time before being lifted onto the deck of the ship for inspection. Among the limited material collected in the net we found the amphipod that is described in this paper. For more details on the sorting and processing of the collected sample see (Cook *et al.*, 2020; Varela *et al.*, 2021). The vouchered material has been deposited in the National Museum of Natural History (USNM #1645589).

Drawings of the specimen were made using a Wild M5 dissecting microscope with a *camera lucida* (Figs. 1–3). Total length (tl) was measured in millimeters (mm) from the tip of the rostrum to the posterior margin of the telson.

## RESULTS

### Taxonomy

*Oediceroides improvisus* sp. nov. (Figures 1–3)

lsid:zoobank.org:pub:6D9A58B9-E8D1-4145-81FE-C96BC15CD7F7

*Type Material.* Holotype: Non-ovigerous female, 17 mm (tl), Gulf of Mexico (29° 01' N and 87° 31' W). Collected 21 July 2018, 925 meters deep on mud; MOCNESS plankton net. Cruise DP06 (DP06–21JUL18–MOC10–B175N2–104–N0). R/ V Point Sur. National Museum of Natural History (NMNH #1645589) and Florida International University Crustacean Collection (FICC), HBG 9257.

*Diagnosis.* Body segments that are dorsally smooth and without tubercles; the propodus of both gnathopods no more than twice as long as carpus; rostrum, slender, blunt and extends half of the second article of antenna 1; coxa of pereopod 6 with posterior lobe much deeper than anterior lobe; pereopod 7 with the merus almost twice the length of the carpus and the carpus and propodus almost the same width.

*Diagnosis.* Segmentos corporales dorsalmente lisos y sin tubérculos; el propodito de ambos gnatópodos no es más del doble de largo que el carpopodito, rostro, delgado, romo, se extiende la mitad de la longitud del segundo artejo de la antena 1; coxa del pereópodo 6 con lóbulo posterior mucho más profundo que el lóbulo anterior; pereópodo 7 con el meropodito casi dos veces la longitud del carpopodito y carpopodito y propodito casi del mismo ancho.

*Description.* Head as long as the first three segments of body; rostrum as long as the head, narrow, evenly rounded at apex, curved slightly downward and almost reaching the half of the second article of antenna 1, lateral lobes prominently produced forward and obliquely truncated. Pereonite 1 shorter than the measured head, without the rostrum; pereonite 2 subequal to pereonite 1; pereonites from 1 to 6 lack middorsal or dorsolateral processes. Pleonites 1–3 and urosomites 1–3 lack middorsal or dorsolateral processes (Fig. 1A).

Antenna 1 (Fig. 1B) peduncle with three articles, article 1 subequal in length as article 2; article 3 is the shortest. All the articles with feathery setae in the surface. Antenna 2, missing in the specimen.

Right mandible (Fig. 1C) short and stout, cutting-edge with two small, dark teeth at base of cutting edge; *lacinia mobilis* with five teeth; left mandible (Fig. 1D) with two teeth in the cutting edge and two teeth in the *lacinia mobilis*, molar very prominent with triturating surface concave, distal margin with seven accessory setae in both mandibles. Mandibular palp long, 3-segmented, third article nearly as long as second; second and third articles provided on their lower edges with a row of setae.



Maxilla 1 with the internal lobe ovoid, distal margin with 5 feathery setae, distal margin of external lobe with nine robust setae; palp exceeds the length of the external lobe, article 1 short, article 2 curved and elongated with long distal setae (Fig. 1E). Maxilla 2 with both lobes subtriangular, both with long simple distal setae, internal lobe with 9 long setae and external lobe with 14 long marginal setae and groups of minute lateral and facial setae (Fig. 1F).

Maxilliped with the internal lobe that reaches less than half the length of the external lobe, with five long marginal setae and eight robust distal setae; outer lobe widely rounded distally, with seven distal setae, internal margin with setae. Internal and external margins of the palp with groups of long setae, article 4 with a small seta on the internal margin (Fig. 1G).

Epistoma wider than long. Upper lip evenly rounded on lower edge (Fig. 1H). Lower lip devoid of internal lobes; external lobes and mandibular process, subtriangular, margins with short and simple setae (Fig. 1I).

Gnathopod 1, coxa greatly expanded and extended straight forward, basis slender and slightly curved, anterior margin with numerous and long setae; ischium short, subtriangular, with distal setae in the posterior margin; merus slightly longer than ischium with setae in the posterior margin; carpus shorter than propodus with lower margin produced into a prominent lobe, the edge of which is provided with many setae, propodus slightly expanded distally, suboval, palm very convex, defined by one robust seta and furnished throughout with groups of setae; dactylus slender, slightly curved, smooth, and about the length of the fixing palm. (Fig. 2A).

Gnathopod 2, with coxa 2 comparatively narrower than coxa 1 with sides nearly parallel. Basis linear and slender, provided on anterior margin with setae, ischium and merus similar to gnathopod 1; carpus wider than propodus and about two-thirds as long, lower margin produced into a very prominent lobe which is margin with setae, propodus and dactylus as in gnathopod 1 (Fig. 2B).

Pereopod 3 with coxa broader than coxa 2 with sides nearly parallel; basis long and slender with long and plumose setae along both margins, ischium is the smallest of the articles, with a group of distal setae. Merus, carpus and propodus slender and elongated and provided with long and short setae, dactyl is slender, slightly curved and nearly as large as the propodus (Fig. 2C).

Pereopod 4, coxa 4 deeper than coxa 3, anterior margin convex and posterior margin slightly concave, basis, ischium, merus carpus, propodus and dactyl similar to pereopod 3 (Fig. 2D).

Pereopod 5 with coxa 5 slightly over half the depth of coxa 4, posterior lobe much deeper than anterior lobe, basis widest through the upper third of article, posterior margin slightly convex and provided with plumose setae; ischium is the smallest of the articles, with setae in the posterior and distal margins; merus and carpus slender with setae in both margins; propodus and dactyl missing (Fig. 3A).

Pereopod 6 with coxa shallower than coxa 5, posterior lobe much deeper than anterior lobe, basis and ischium similar to pereopod 5. Merus, carpus, propodus and dactyl are missing (Fig. 3B).

Pereopod 7 with coxa small, smaller than coxa 6, widest at anterior margin. Basis and ischium similar to pereopods 5 and 6, merus longer and wider than carpus with setae in both margins, carpus slightly smaller than propodus with setae in posterior margin, propodus slender with setae in both margins, dactyl missing (Fig. 3C).

Epimera 1–3 with anteroventral and posteroventral angles evenly rounded and provided with a fringe of setae (Fig. 3D). Telson as long as wide, distally emarginated (Fig. 3E). Uropod 1, broken, missing both rami, lateral margin with simple setae (Fig. 3F); uropods 2–3, missing in the specimen.

*Color.* Initial documentation of color in the freshly collected specimen was not recorded. However, a few days after the specimen was transferred to 80% ETOH the head and part of the rostrum appeared pink while the upper region of the body segments 1–7 had blue-glisten tonalities. This coloration eventually vanished with extended preservation in ethanol.

*Size:* 17 mm total length.

*Habitat:* Mud.

*Type Locality:* northern Gulf of Mexico (29° 01" N and 87° 31" W).

*Etymology.* This species is called “improvisus” due to the unexpected way in which the material was collected.

### Remarks

*Oediceroides improvisus* **sp. nov.** has several characters that distinguish it from all other species in the genus except *O. abyssorum* (Shoemaker, 1925) from Guadalupe Island in the Pacific Ocean. These characteristics include body segments that are dorsally smooth and without tubercles, the propodus of both gnathopods no more than twice as long as carpus, and a rostrum that is slender, blunt and apically longer than article 1 of antenna 1. Nevertheless, *O. improvisus* **sp. nov.**, contains a set of diagnostic characters unique to this species. This includes a rostrum that extends half the length of the second article of antenna 1, coxa of pereopod 6 with posterior lobe much deeper than anterior lobe, pereopod 7 with the merus almost twice the length of the carpus and the carpus and propodus almost the same width. Conversely, in *O. abyssorum*, the rostrum barely reaches the end of article 1 of antenna 1, coxa 6 possesses an anterior lobe much deeper than posterior lobe, and pereopod 7 has a merus and carpus of similar length and a propodus more slender than the carpus. This is the first species of the genus *Oediceroides* recorded for the Gulf of Mexico. This study highlights the diversity that is still left to be discovered in the deep sea and especially for taxa that can be found in burrows or benthic sediments.

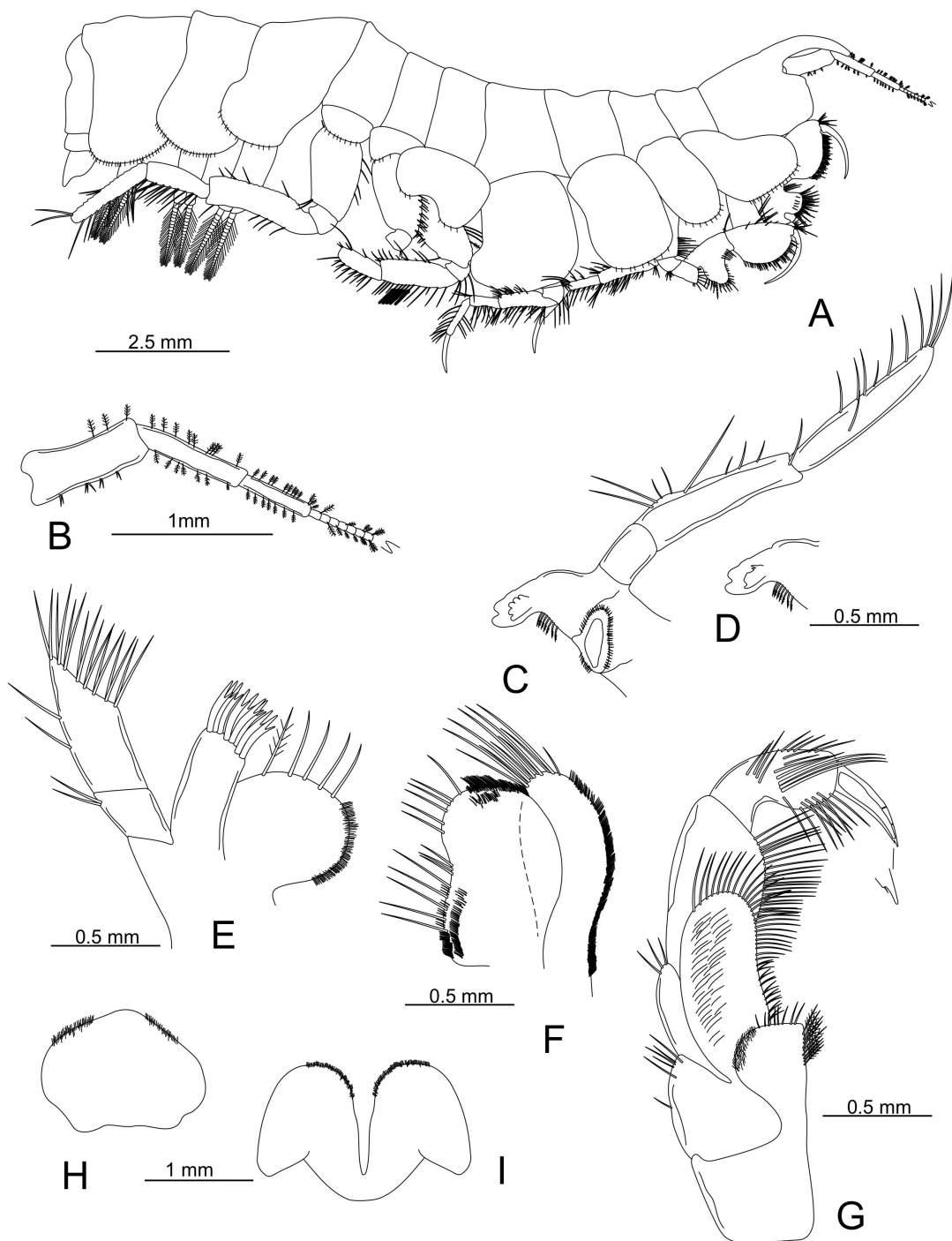


Figure 1. *Oediceroides improvisus* sp. nov. (I). A, lateral view of the specimen; B, antenna 1; C, left mandible; D, right mandible (cutting edge and lacinia mobilis); E, maxilla 1; F, maxilla 2; G, maxilliped; H, upper lip; I, lower lip.

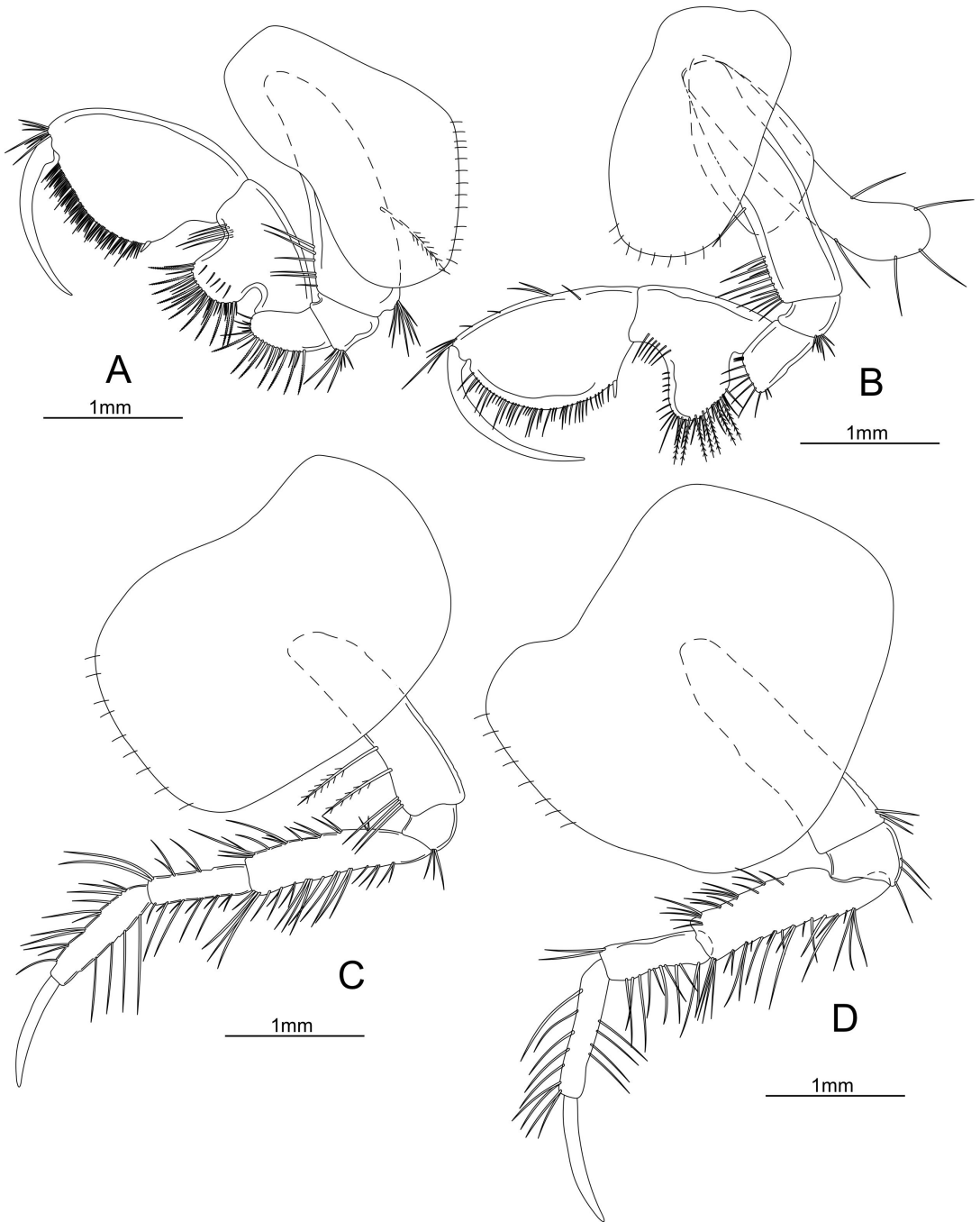


Figure 2. *Oediceroides improvisus* sp. nov. (II). A, gnathopod 1; B, gnathopod 2; C, pereopod 3; D, pereopod 4.

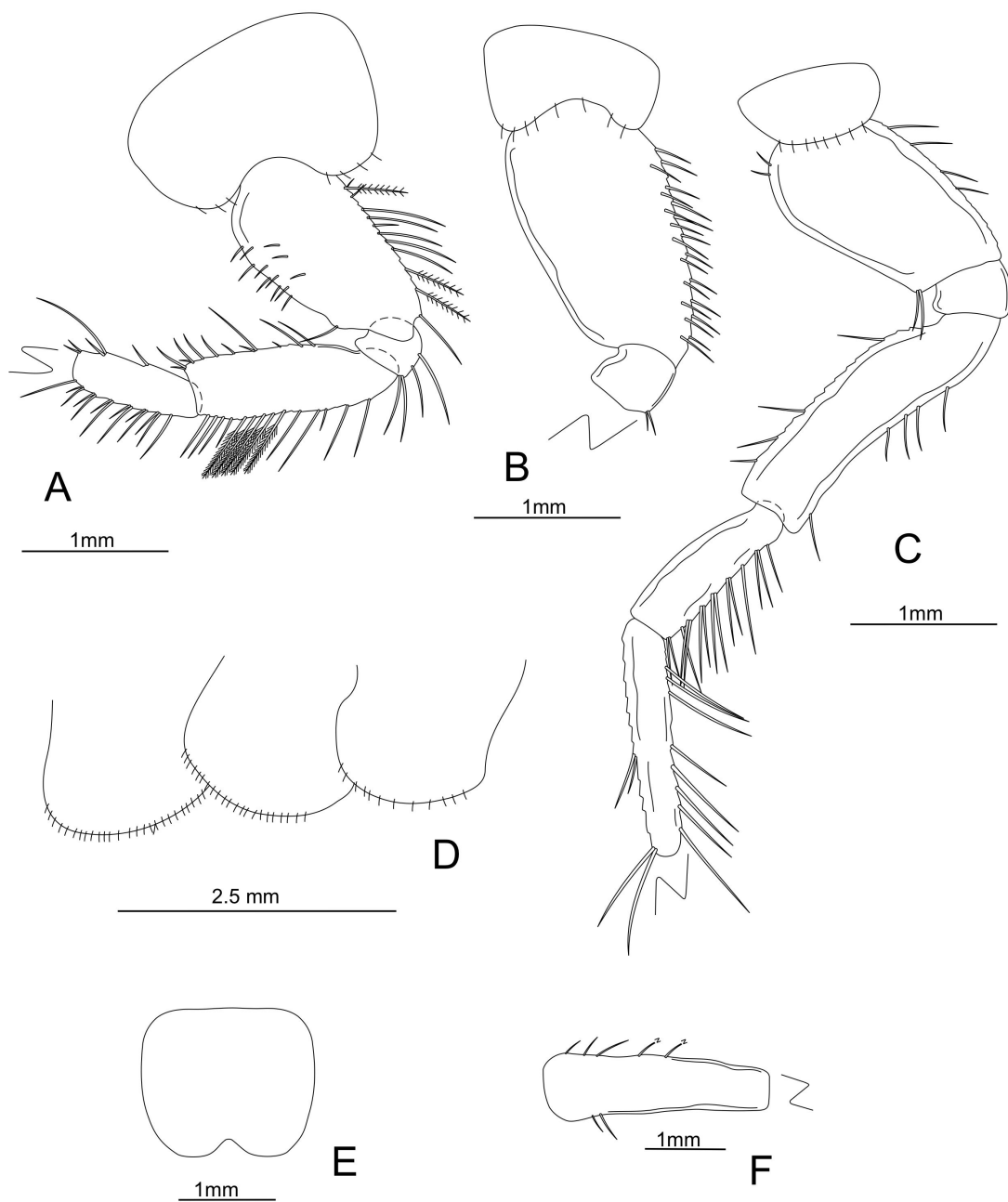


Figure 3. *Oediceroides improvisus* sp. nov. (III). A, pereopod 5; B, pereopod 6; C, pereopod 7; D, epimera; E, telson; F, fragment of the uropod 1.

## ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the Deep-Pelagic Nekton Dynamics of the Gulf of Mexico (DEEPEND) research consortium, especially Tracey Sutton, Tamara Frank and Laura Timm. Special thanks to the crew of the R/V *Point Sur* for their assistance in collecting the specimen and to the CRUSTOMICS lab for assistance with sorting and cataloging specimens from this research expedition. This research was made possible by grants from the Gulf of Mexico Research Initiative (GOMRI) and National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) DEEPEND-RESTORE project (Award Number NA19NOS4510193) to Florida International University. Finally, we thank the anonymous reviewers for their feedback on earlier versions of this manuscript. This is contribution # 264 from the Division of Coastlines and Oceans in the Institute of Environment at Florida International University.

## LITERATURE CITED

- Barnard, J. L. 1961. Gammaridean Amphipoda from depths of 400–6000 meters. *Galathea Reports*, 5: 23–128.
- Barnard, K. H. 1937. Amphipoda. John Murray Exped. 1933–34. *Scientific Reports, British Museum (Natural History)*, 4 (6): 131–201.
- Brandt, A., C. De Broyer, I. De Mese, K. E. Ellingsen, A. J. Gooday, B. Hilbig, K. Linse, M. R. A. Thomson & P. A. Tyler. 2007. The biodiversity of the deep Southern Ocean benthos. *Philosophical Transactions Royal Society B.*, 362: 39–66.
- Cook, A. B., A. M. Bernard, K. M. Boswell, H. Bracken-Grissom, M. D’Elia, S. deRada, D. English, R. I. Eytan, T. Frank, C. Hu, M. W. Johnston, H. Judkins, C. Lembke, R. J. Milligan, J. Moore, B. Penta, N. M. Pruzhinsky, J. A. Quinlan, T. Richards, I. C. Romero, M. S. Shivji, M. Vecchione, M. D. Weber, R. J. D. Wells, & T. T. Sutton. 2020. A Multidisciplinary Approach to Investigate Deep-Pelagic Ecosystem Dynamics in the Gulf of Mexico following Deepwater Horizon. *Frontiers in Marine Science*, 7: 548880.
- Danovaro, R., J. B. Company, C. Corinaldesi, G. D’Onghia, B. Galil, C. Gambi, A. J. Gooday, N. Lampadariou, G. M. Lune, C. Morigi, K. Olu, P. Polymenakou, E. Ramirez-Llodra, E. Sabbatini, F. Sarda, M. Sibuet, & A. Tselenides. 2010. Deep-Sea Biodiversity in the Mediterranean Sea: The Known, the Unknown, and the Unknowable. *PLOS ONE* 5 (8): e11832, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011832>.
- LeCroy, S., R. Gasca, I. Winfield, M. Ortiz, & E. Escobar-Briones. 2009. Amphipoda (Crustacea) of the Gulf of Mexico (941–972pp), Chapter 54. In: *Gulf of Mexico origin, water and biota*. Volume 1 (Felder, D. L. & S. D. K. Camp, eds.): Texas A&M University Press, College Station, TX, USA.
- Ortiz, M., I. Winfield, & P. L. Ardisson. 2018. A new deep-sea *Psammogammarus* species (Crustacea: Amphipoda: Eriopisidae) from the continental slope of the SE Gulf of Mexico, *Journal of Natural History*, 52: 1–2, 13–28.
- Patel, T., H. Robert, C. D’Udekem D’Acoz, K. Martens, I. De Mesel, S. Degraer, & I. Schön. 2020. Biogeography and community structure of abyssal scavenging Amphipoda (Crustacea) in the Pacific Ocean. *Biogeosciences Discussions*, 17 (10): 2731–2744.

- Ramirez Llodra, E., & D. S. M. Billett. 2006. Deep-sea ecosystems: Pristine biodiversity reservoir and technological challenges (63–92pp). In: Duarte, C. (Ed.): *The Exploration of Marine Biodiversity: Scientific and Technological Challenges*.
- Rex, M. A., C. T. Stuart, R. R. Hessler, J. A. Allen, H. L. Sanders, & G. D. F. Wilson. 1993. Global-scale latitudinal patterns of species diversity in the deep-sea benthos. *Nature*, 365: 636–639.
- Shoemaker, C. R. 1925. The Amphipoda collected by the United States Fisheries Steamer “Albatross” in 1911, chiefly in the Gulf of California. *Bulletin American Museum Natural History*, 52: 21–61.
- Stebbing, T. R. R. 1888. Report on the Amphipoda collected by H. M. S. Challenger during the years 1873–76. *Challenger Report*, 29: I–XXIV, 1–1737.
- Sweetman, A. K., A. R. Thurber, C. R. Smith, L. A. Levin, C. Moral, C. L. Wei, A. J. Gooday, D. O. B. Jones, M. Rex, M. Yasuhara, J. Ingels, H. A. Ruhl, C. A. Frieder, R. Danovaro, L. Würzberg, A. Baco, B. M. Grupe, A. Pasulka, K. S. Meyer, K. M. Dunlop, L. A. Henry, & J. M. Roberts. 2017. Major impacts of climate change on deep-sea benthic ecosystems. *Elementa Science of the Anthropocene*, 5: 4. <https://doi.org/10.1525/elementa.203>
- Varela, C., C. Golightly, L. E. Timm, B. Wilkins, T. Frank, D. Fenolio, S. B. Collins, & H. D. Bracken-Grissom. 2021. DNA barcoding enhances large-scale biodiversity initiatives for deep-pelagic crustaceans within the Gulf of Mexico and adjacent waters. *Journal of Crustacean Biology*, 41 (1): 1–18.
- Varela, C., & J. García-Gómez. 2015. Especie nueva de *Epimeria* (Amphipoda: Epimeriidae) del Golfo de México y Mar Caribe. *Solenodon*, 12: 1–8.
- Winfield, I., E. Escobar-Briones, & J. J. Morrone. 2006. Updated checklist and identification of areas of endemism of benthic amphipods (Caprellidea and Gammaridea) from offshore habitats in the SW Gulf of Mexico. *Scientia Marina*, 70 (1): 99–108.
- Winfield, I., M. Ortiz, & P. L. Ardisson. 2016. Two new species (Amphipoda, Senticaudata, Corophiida) from the continental slope and abyssal plain of the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 92 (2): 243–255.
- Winfield, I., M. T. Herrera-Dorantes, & P. L. Ardisson. 2021. Distribution of genus *Jassa* (Amphipoda, Ischyroceridae) in the Bay of Campeche, SW Gulf of Mexico, with a description of a new deepwater species. *Bulletin of Marine Science*, 97 (1): 219–236.

[Recibido: 13 de febrero, 2021. Aceptado para publicación: 04 de mayo, 2021]



FIRST FINDING OF THE FAMILY RHYNCHOMOLGIDAE  
(COPEPODA: CYCLOPOIDA) IN THE GULF OF MEXICO,  
WITH THE DESCRIPTION OF A NEW SPECIES

**Primer hallazgo de la familia Rhynchomolgidae (Copepoda: Cyclopoida)  
en el Golfo de México, con la descripción de una nueva especie**

Carlos Varela<sup>1\*</sup>, W. Wayne Price<sup>2a</sup>, Michael L. Middlebrooks<sup>2b</sup>, and Louis J. Ambrosio<sup>2c</sup>

<sup>1</sup>Institute of Environment, Department of Biological Sciences, Florida International University, Biscayne Bay Campus, North Miami, Florida, 33181 USA; [orcid.org/0000-0003-3293-7562](https://orcid.org/0000-0003-3293-7562). <sup>2</sup>Department of Biology, University of Tampa, Tampa, Florida, 33606 USA; <sup>2a</sup>[orcid.org/0000-0001-7351-1563](https://orcid.org/0000-0001-7351-1563), [wprice@ut.edu](mailto:wprice@ut.edu); <sup>2b</sup>[orcid.org/0000-0002-8612-1801](https://orcid.org/0000-0002-8612-1801), [mmiddlebrooks@ut.edu](mailto:mmiddlebrooks@ut.edu); <sup>2c</sup>[orcid.org/0000-0002-1858-0002](https://orcid.org/0000-0002-1858-0002), [lambrosio@ut.edu](mailto:lambrosio@ut.edu). \*Corresponding author: [cvare015@fiu.edu](mailto:cvare015@fiu.edu).

ABSTRACT

The genus *Critomolgus* Humes and Stock, 1983 represents a group of 34 species of copepods associated with marine invertebrates. Most of these species have been collected in associations with species of the *phyla* Cnidaria and Echinodermata in several localities in the Indian, Pacific and Atlantic Oceans with three species reported in the Mediterranean Sea. This is the first occasion in which a species belonging to the genus *Critomolgus* and the family Rhynchomolgidae Humes and Stock, 1972 is recorded for the Gulf of Mexico. Here, we describe a new species of marine copepod, *Critomolgus walteri* Varela, Price, Middlebrooks *et* Ambrosio, associated with the octocorals *Leptogorgia virgulata* (Lamarck, 1815) and *L. hebes* Verrill, 1869 in 3.3 meters of water in Tampa Bay, Florida. This species possesses characters that unite it with other members of the genus; however, it differs from all other species due to the body length and unique leg 5 and maxilla 1 characters. This new species provides evidence that much diversity remains to be discovered in the waters of the Gulf of Mexico and future sampling efforts should target this region.

*Keywords*: Crustacea, associated copepod, *Leptogorgia*.

RESUMEN

El género *Critomolgus* Humes and Stock, 1983 representa un grupo de 34 especies de copépodos que viven asociados con invertebrados marinos. La mayoría de estas especies se han recolectado en asociación con especies de los *phyla* Cnidaria y Echinodermata en diferentes localidades de los océanos Índico, Pacífico y Atlántico, solo tres especies se han encontrado en el Mar Mediterráneo. Esta es la primera ocasión en que se registra una especie perteneciente al género *Critomolgus* y la familia Rhynchomolgidae Humes y Stock, 1972 para el Golfo de México. En esta contribución, describimos una nueva especie de copépodo, *Critomolgus walteri* Varela, Price, Middlebrooks *et* Ambrosio, marino encontrado a 3.3 metros de profundidad asociado a los octocorales *Leptogorgia virgulata* (Lamarck, 1815) y *L. hebes* Verrill, 1869. Esta especie posee caracteres que la unen con otros miembros del género; sin embargo, difiere de todas las demás especies debido a la longitud del cuerpo y caracteres únicos de la pata 5 y la maxila. Esta nueva especie proporciona evidencia de que aún queda mucha diversidad por descubrir en las aguas del Golfo de México y los esfuerzos de muestreo futuros deberían ser dirigidos a esta región.

*Palabra clave*: Crustacea, copépodo asociado, *Leptogorgia*.



## INTRODUCTION

Copepods associated with marine invertebrates in the Gulf of Mexico have received little attention from researchers. Only isolated references of these associations are found in the literature, such as Wilson, (1932) who records *Cryptopontius gracilis* Wilson, 1932, associated with 2 species of sponges; Humes (1953) who records *Ostricola gracilis* C. B. Wilson, 1944 associated with 4 species of bivalve mollusks; Yeatman, (1970) who records *Asterocheres jeanyeatmannae* Yeatman, 1970 associated with two unidentified sponges, Stock (1978, 1979) who records 2 species of the family Lamippidae Joliet, 1882, associated with octocorals of the family Plexauridae (Gray, 1859), and finally Corsetti and Strasser (2003) who record *Clausidium dissimile* Wilson, 1921 associated with two species of ghost shrimp. Members of the family Rhynchomolgidae have 44 genera and more than 240 species distributed worldwide with the majority living in association with cnidarians (Boxshall & Halsey, 2004; Walter & Boxshall, 2021) especially those in the orders Actiniaria Haeckel, 1896 and Alcyonacea Haeckel, 1866. The genus *Critomolgus* currently has 34 species distributed in shallow waters of tropical and subtropical localities of all oceans. These species are found mostly in the Pacific and Indian Oceans with only three species, *C. actiniae* (Della Valle, 1880), *C. astrophyticus* (Humes and Stock, 1973) and *C. titillans* (Humes, 1982) recorded for the Atlantic Ocean. In this work we present the first finding of a species of the family Rhynchomolgidae and genus *Critomolgus* from the Gulf of Mexico.

## OBJECTIVES

- To provide the first record of the family Rhynchomolgidae for the Gulf of Mexico and the description of a new species of copepod of the genus *Critomolgus*.

## MATERIALS AND METHODS

The type material described herein was collected from a shallow (3.3 m) subtidal artificial reef located at the Sunshine Skyway Bridge within Tampa Bay, FL, USA (27° 38' 504" N, 82° 40' 184" W) on August 14th, 2018 from the RV Bios II using SCUBA. Individual copepods used for this description were selected from a total of 616 individuals collected from seven separate colonies of the gorgonian sea whip *Leptogorgia virgulata* (Lamarck, 1815). Additional materials examined were collected from two different colonies of *L. hebes* (Verrill, 1869) harvested from a shallow (3.6 m) subtidal artificial reef near Egmont Key at the mouth of Tampa Bay, FL, USA (27° 58' 043" N, 82° 76' 1298" W) on December 10<sup>th</sup>, 2020. Each colony of *Leptogorgia* was harvested by placing a 7.57 L resealable plastic bag over the entire colony and cutting the base of the colony just above the holdfast. Once severed from the substrate, the entire colony was enclosed in the resealable bag and returned to the surface for transport to the University of Tampa's Marine Science Field Station. In the laboratory, each colony was then placed in a shallow dissecting tray filled with seawater harvested during sample collection and visually inspected for epibionts. All observed fauna, including copepods, were collected from host corals using a 5 mL pipet. Colonies were then gently rinsed in a 10 % formalin solution to remove any remaining epibiota. Water from observation trays and rinse solution were filtered through a 90 µm sieve to recover remaining epibionts. All samples were roughly sorted into major taxonomic groups and preserved in 10 % buffered formalin for future identification to species level.

Drawings of the specimens were made using a Wild M5 dissecting microscope with a camera lucida. Total length was measured in millimeters (mm) from the tip of the prosome to the posterior end of the caudal rami, terminal setae of the caudal rami not included in determining

the body length. In all measurements of the different structures, first the length is measured, followed by the width (Xlength x Xwidth). In the formula for the armature of legs 1–4 the Roman numerals indicate spines and the Arabic numerals represent setae. All material has been deposited in the United States National Museum (USNM).

## RESULTS

### *Critomolgus walteri* sp. nov.

(Figs. 1–4)

lsid:zoobank.org:pub:544CA4EB-F2BD-4CDD-8AD6-4BE657E94D22

*Diagnosis.* Body length less than 2 mm; caudal ramus almost long as wide; antenna with 2 terminal claws stouter and unguiform, 1.4: 1 in length; genital double-somite in dorsal view slightly longer than wide, almost rounded; maxilla with teeth on lash evenly graded, inner seta shorter than the length of the lash; third segment of maxilliped terminated in a conical process, 1 seta and 1 spine; mandible with the convex margin lacking a tapering process; inner seta on the first endopodal segment of leg 4 longer than the width of the segment and free segment of leg 5 with an inner proximal expansion.

*Diagnosis.* Longitud del cuerpo es menor de 2 mm; rama caudal casi tan larga como ancha; antena con 2 garras terminales gruesas y unguiformes, 1.4: 1 de longitud; segmento genital en vista dorsal, es ligeramente mas largo que ancho, redondeado; maxila con los dientes del flagelo que disminuyen uniformemente en tamaño, seta interna mas corta que la mitad del largo del flagelo; tercer segmento del maxilipedo termina en un proceso conico, 1 seta y una espina; mandíbula con el margen convexo que carece de un proceso puntiagudo; seta interna del primer artejo del endopodo de la pata 4 es mas larga que el ancho de dicho artejo y el artejo de la pata 5 presenta una expansion proximal interna.

*Type material.* Holotype: non-ovigerous female (Length [L] 0.86 mm) Florida, Tampa Bay, 27° 38' 29.49" N 82° 40' 10.891" W, from the octocoral *Leptogorgia virgulata*, depth 3.3 m, collected by L. Ambrosio and M. Middlebrooks, 14 Aug 2018, USNM 1656958; Allotype: adult male (L 0.74 mm), same collection data as holotype, USNM 165 6959. Paratypes: 35 females, 7 males, same collection data as holotype, USNM 1656960.

*Additional material examined.* 3 males, 1 female, Florida, near Egmont Key at the mouth of Tampa Bay (27° 34' 53/749" N, 82° 45' 55.588" W), from the octocoral *Leptogorgia hebes*, depth 3.6 m, collected by L. Ambrosio, 10 Dec 2020, USNM 1656961.

## DESCRIPTION

### Female

Body relatively large (Figs. 1A, 4) with prosome not unusually broad. Length 0.86 mm (0.83 mm–0.91 mm) and greatest width 0.41 mm (0.39 mm–0.43 mm) based on 35 specimens. Prosome 0.58 mm long, occupying more than 65 % length of body. First pedigerous somite separated from cephalosome by weak dorsal furrow. Epimeral areas of the pedigerous segments more or less rounded.

Urosome (Fig. 1B) 5–segmented. Fifth pedigerous somite slightly wider than genital double-somite, 36 µm wide. Genital double-somite 120×110 µm, rounded, slightly longer than wide, with weakly convex lateral margins. Genital area located dorsally anterior to middle. Three abdominal somites from anterior to posterior 26×57, 20×52, and 26×52 µm.

Posteroventral border of anal somite unornamented. Caudal ramus (Fig. 1C)  $28 \times 30 \mu\text{m}$ , ratio 0.93:1. Slightly wider than long. Outer lateral seta and dorsal seta smooth, other setae plumous. Egg sac not seen. Rostrum broad, with roundly convex posterior margin (Fig. 1D).

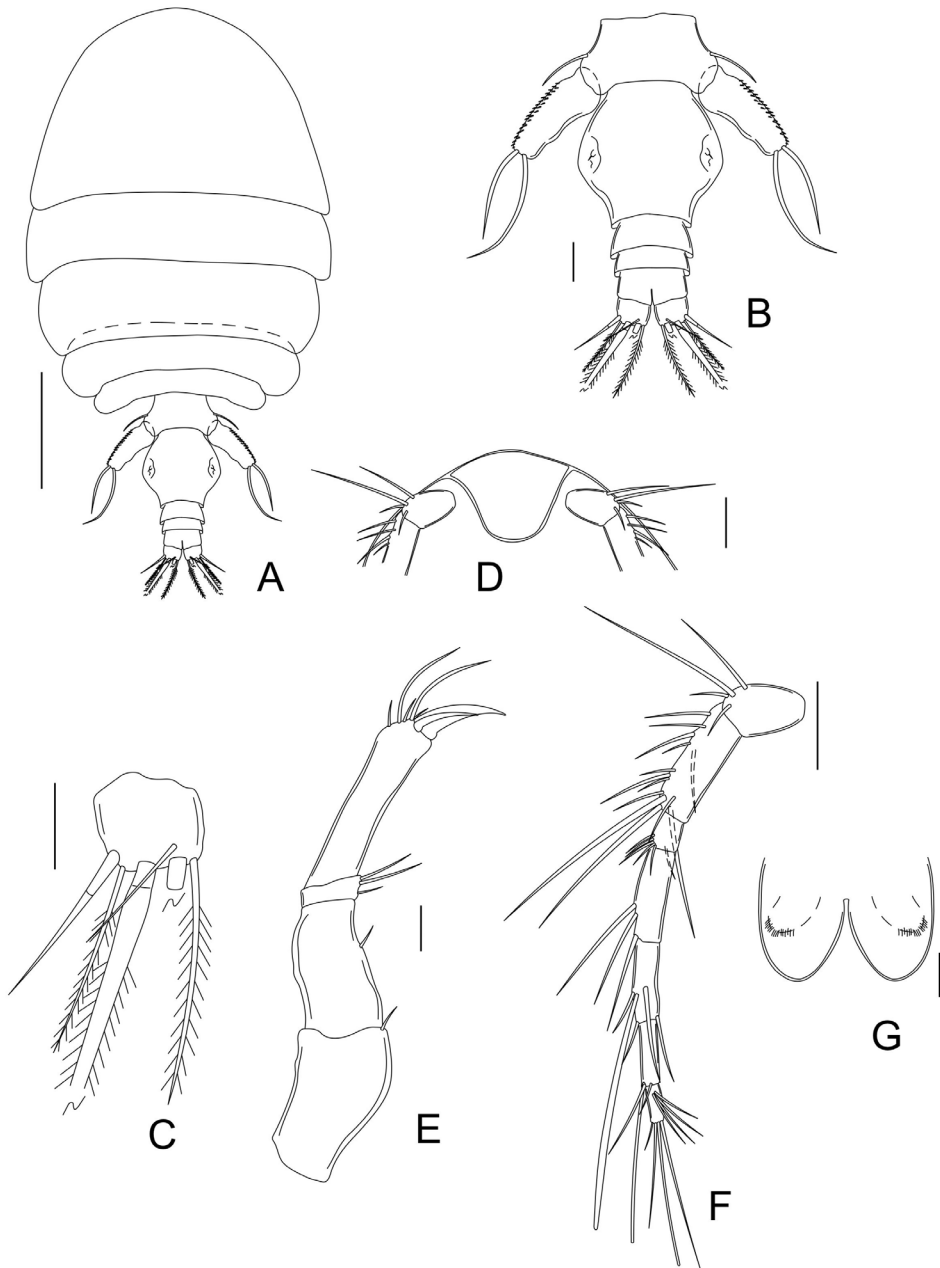


Figure 1. *Critomolgus walteri* sp. nov. (Holotype). Female. A, dorsal view. B, urosome. C, caudal ramus. D, rostrum. E, antenna. F, antennule. G, labrum, with paragnaths (indicated by broken lines). Scale bars: 0.2 mm (A), 0.1 mm (B, E-G) and 0.05 mm (C, D).

Antennule (Fig. 1F) slender and 7-segmented, 361  $\mu\text{m}$  long, with armature formula: 4, 13, 6, 3, 4+1 aesthetasc, 2+1 aesthetasc, and 7+1 aesthetasc; all setae smooth. Antenna (Fig. 1E) slender and 4-segmented, with armature formula: 1, 1, 3, and 5+2 claws. Approximate lengths of first to fourth segments 81, 13, 67, and 84  $\mu\text{m}$ . Two terminal claws nearly equal, 46  $\mu\text{m}$  and 30  $\mu\text{m}$ . Labrum (Fig. 1G) with two elongated posteroventral lobes. Paragnath (indicated by slender broken lines) is a slender haired lobe.

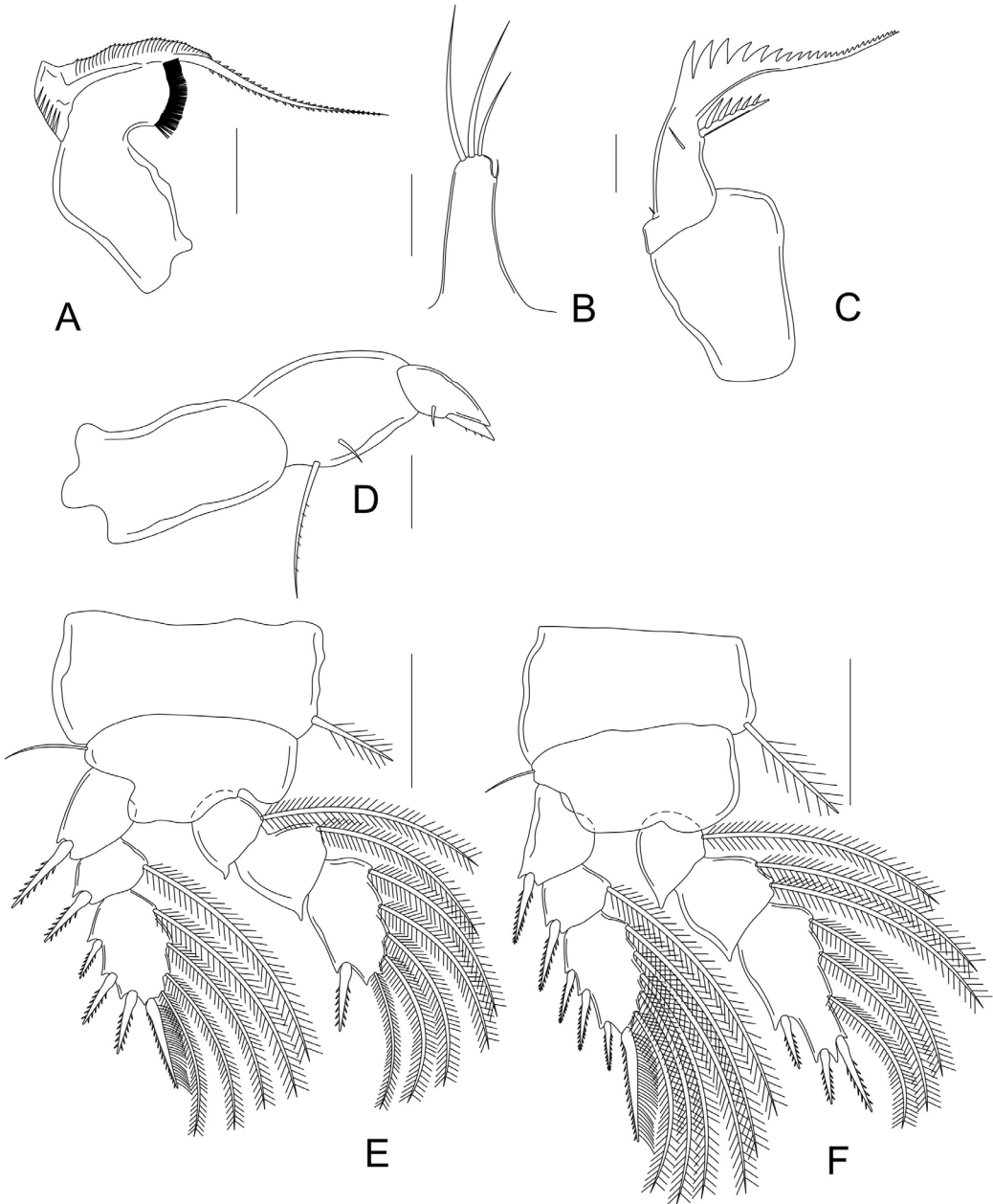


Figure 2. *Critomolgus walteri* sp. nov. (Holotype). Female. A, mandible. B, maxillule. C, maxilla. D, maxilliped. E, leg 1. F, leg 2. Scale bars: 0.01 mm (B), 0.02 mm (A, C-F).

Mandible (Fig. 2A) slender, with broad proximal notch. Inner margin with a scalelike area, and confluent with proximal part of lash. Convex margin with row of minute spinules. Lash long and serrate along both margins. Maxillule (Fig. 2B) with one small lateral and three terminal setae. Maxilla (Fig. 2C) with broad, unarmed first segment. Second segment with 3 setae; inner seta with long spinules along one margin, terminal lash has a row of graduated teeth. Maxilliped (Fig. 2D) 3-segmented. First segment unarmed. Second segment slightly shorter than first, with 2 extremely unequal inner setae. Third segment shortest, terminated by conical process and armed with 1 outer margin spine and 1 small inner seta.

Legs 1–4 with 3-segmented rami except for 2-segmented endopod of leg 4, with following armature formula (Tabla I).

Table I. Armature formula of the legs 1–4

Leg	Coxa	Basis	Exopod	Endopod
1	0–1	1–0	I–0; I–1; III, I, 4	0–1; 0–1; I, 5
2	0–1	1–0	I–0; I–1; III, I, 5	0–1; 0–2; I, II, 3
3	0–1	1–0	I–0; I–1; III, I, 5	0–1; 0–2; I, II, 2
4	0–1	1–0	I–0; I–1; III, I, 5	0–1; II

Inner coxal seta in legs 1–3 large and plumose (Fig. 2E–F and 3A) but this seta in leg 4 small and smooth. Second endopodal segment of leg 4 (Fig. 3B) 2 times as long as wide, inner one of its 2 terminal spines 1.6 times as long as outer one. Free segment of leg 5 (Fig. 3C) elongated,  $92 \times 35 \mu\text{m}$ , ratio 2.6: 1, with round proximal expansion in the inner margin and rows of minute spinules on the outer margin. Two terminal setae smooth,  $70 \mu\text{m}$  (inner) and  $102 \mu\text{m}$  (outer).

## Male

Body (Fig. 3D) narrower than that of female. Length  $0.74 \text{ mm}$  ( $0.70 \text{ mm}$ – $0.74 \text{ mm}$ ) and greatest width  $0.27 \text{ mm}$  ( $0.25 \text{ mm}$ – $0.27 \text{ mm}$ ) based on seven specimens. Urosome 6-segmented (Fig. 3E). Fifth pedigerous somite small,  $0.46 \text{ mm}$  wide. Genital somite distinctly broadened distally,  $440 \times 210 \mu\text{m}$ , anterolateral corners not defined. Four abdominal somites from anterior to posterior  $30 \times 69$ ,  $23 \times 69$ ,  $19 \times 65$ , and  $23 \times 65 \mu\text{m}$ . Caudal ramus resembling that of female  $19 \times 23 \mu\text{m}$ . Rostrum similar to that of female. Antennule like that of female but with 2 extra aesthetasc added in the segment 2 and one in the segment 4. Antenna (Fig. 3G) resembling that of female, but having small spinules on inner side of first two segments. Maxilliped (Fig. 3I) with second segment bearing 2 inner setae, row of spinules along inner margin. Terminal claw as long as 3 segments combined, with a long proximal seta. Legs 1–4 as in female except for sexual dimorphism in third endopodal segment of leg 1 (Fig. 3H) bearing armature formula I, I, 4. Leg 5 (Fig. 3F) with small rectangular free segment  $50 \times 22 \mu\text{m}$ , ratio 2: 1, its 2 terminal setae smooth,  $105 \mu\text{m}$  (outer) and  $44 \mu\text{m}$  (inner).

*Color.* Live specimens (Fig. 4) are translucent with some opaque white markings on the prosome and urosome. Naupliar eye is red in coloration.

*Etymology.* The species is dedicated to friend and colleague Chad Walter (Smithsonian Institution, National Museum of Natural History) for his years of dedication, not only in the study of copepods, but also for his tireless work in the World Association of Copepodologists and specifically in the World of Copepods database. This work helps all of us who are dedicated to studying this group of small crustaceans, always full of surprises.

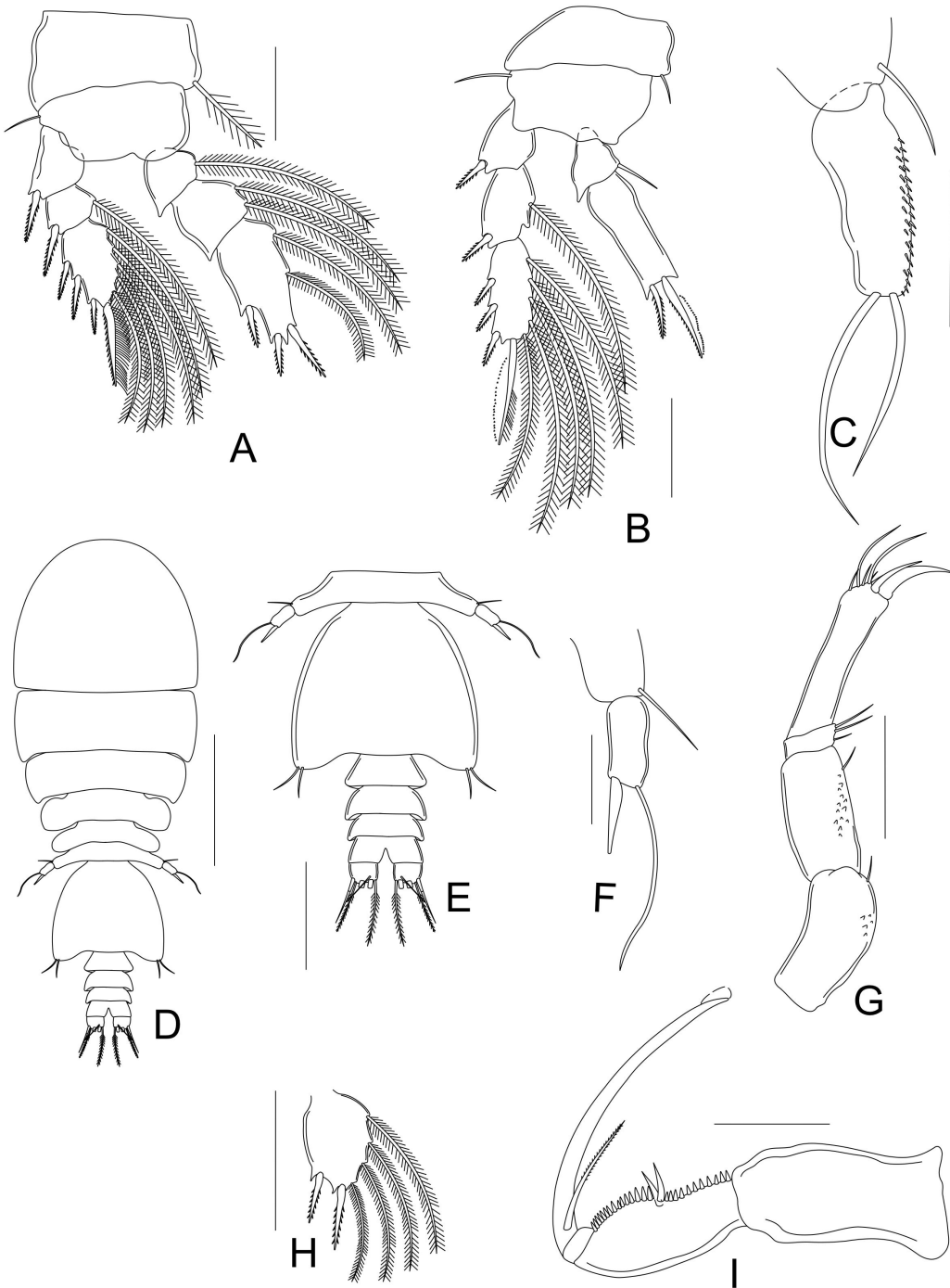


Figure 3. *Critomolgus walteri* sp. nov. (Holotype). Female. A, leg 3. B, leg 4. C, free segment of leg 5 (Allotype). Male. D, dorsal view. E, urosome. F, leg 5. G, antenna. H, third article, endopod leg 1. I, maxilliped. Scale bars: 0.2 mm (C, D), 0.1 mm (E), 0.05 mm (F, G, I) and 0.02 mm (A, B, H).



*Habitat.* Copepods were found on the branch surfaces of both gorgonian species (*L. virgulata* and *L. hebes*) and appeared to be distributed along the entire colony from holdfast to branch tips. Colonies of *L. virgulata* were the only species of *Leptogorgia* found at the Sunshine Skyway Bridge location and were randomly distributed along subtidal portions of an artificial rock jetty that extended approximately four meters below mean low tide. This site had a salinity and temperature of 32 ppt and 30 °C, respectively. Both *L. virgulata* and *L. hebes* were present at the Egmont Key location (35 ppt, 22.1 °C) and had similar distributions to the Sunshine Skyway Bridge location. In addition to the *Leptogorgia* spp. mentioned above, both collection sites were dominated by a diverse array of benthic macroinvertebrates such as sponges [i.e. *Spherospongia vesparium* (Lamarck, 1815) and *Cliona celata* (Grant, 1826)], bivalves [i.e. *Perna viridis* (Linnaeus, 1758), scleractinian coral (i.e. *Siderastrea radians* (Pallas, 1766)], compound and solitary ascidians [i.e. *Styela plicata* (Lesueur, 1823) and *Aplidium stellatum* (Verrill, 1871)], and benthic macroalgae (i.e. *Caulerpa* spp., *Codium* sp., *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Agardh, 1823 and *Sargassum filipendula* C. Agardh, 1824).

*Type locality.* Florida, Tampa Bay, 27° 38' 504" N 82° 40' 184" W, on *Leptogorgia virgulata*, depth 3.3 m.

*Distribution.* This species is known only in association with *Leptogorgia virgulata* and *L. hebes* from Tampa Bay, Florida.

*Behavior.* This species shows a high affinity for hosts *L. virgulata* and *L. hebes*. Live specimens were reluctant to leave the host and quickly returned if removed while examined under the dissecting microscope.

## Remarks

In the genus *Critomolgus* only 4 species share with *C. walteri* **sp. nov.**, a combination of characters as follows: body length less than 2 mm, caudal ramus almost long as wide; antenna with 2 claws stouter and unguiform; maxilla with teeth on lash evenly graded and free segment of leg 5 with an inner proximal expansion. They are *C. brevicaudatus* Kim, I. H., 2003 and *C. cladiellae* Humes, 1990, from New Caledonia in the Pacific Ocean; *C. bulbipes* (Stock & Kleeton, 1963) from the Mediterranean Sea and *C. foxi* (Gurney, 1927) from Madagascar in the Indian Ocean (Gurney, 1927; Stock & Kleeton, 1963; Humes, 1990; Kim, 2003).

In *Critomolgus brevicaudatus* the body is large, 1.56 mm long in the female, the genital double-somite in dorsal view is longer than wide and the third segment of the maxilliped in the female terminates in a small knob, 1 spine and 1 seta. In *C. walteri* **sp. nov.**, the body is small, 0.86 mm long in the female, the genital double-somite in dorsal view is slightly longer than wide, almost rounded and the third segment of the maxilliped in the female terminates in a conical process, 1 spine and 1 seta.

In *Critomolgus cladiellae* the body is large, 1.15 mm long in the female, the genital double-somite in dorsal view is longer than wide and the inner seta on the first endopodal segment of leg 4 is small, much shorter than the width of the segment. In *C. walteri* **sp. nov.**, the body is short, 0.86 mm, the genital double-somite in dorsal view is slightly longer than wide, almost rounded and the inner seta on the first endopodal segment of leg 4 is long, longer than the width of the segment.

In *Critomolgus bulbipes* the genital double-somite in dorsal view is longer than wide, inner seta of the maxilla longer than the half of the terminal lash and the terminal claws of the second antenna are almost the same length. In *C. walteri* **sp. nov.**, the genital double-somite in dorsal view is slightly longer than wide, almost rounded, the inner seta of the maxilla is shorter than the terminal lash and the terminal claws of the antenna 1.4: 1 in length.

In *C. foxi* the caudal ramus is slightly longer than wide, the inner seta on the first endopodal segment of leg 4 is small, much shorter than the width of the segment and the convex margin of mandible bears a tapering process. In *C. walteri* **sp. nov.**, the caudal ramus is slightly wider than long, the inner seta on the first endopodal segment of leg 4 is long, longer than the width of the segment and the convex margin of mandible lacks a tapering process.



Figure 4. *Critomolgus walteri* **sp. nov.**, photograph of live female collected from *Leptogorgia hebes* at Egmont Key, FL. Scale bar: 0.2 mm.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks to Kourtney Barber for assisting with field collections of the *Leptogorgia*. Thanks to Haley Lasco, Samantha Stewart, and Sara Noonan for assisting with specimen sorting. Organismal collections were supported by a Florida Fish and Wildlife Conservation Commission issued Special Activities License (SAL-18-0182-E).



## LITERATURE CITED





- Boxshall, G. A., & S. H. Halsey. 2004. *An Introduction to Copepod Diversity*. The Ray Society, London, 966 pp.
- Corsetti, J. L., & K. M. Strasser. 2003. Host selection of the symbiotic copepod *Clausidium dissimile* in two sympatric populations of ghost shrimp. *Marine Ecology Progress Series*, 256: 151–159.
- Gurney, R. 1927. Zoological results of the Cambridge Expedition to the Suez Canal, 1924. XXXIII. Report on the Crustacea: Copepoda (littoral and semiparasitic). *Transactions of the Zoological Society of London*, 22 (4): 451–577.
- Humes, A. G. 1953. *Ostrincola gracilis* C. B. Wilson, a parasite of marine pelecypods in Louisiana. *Tulane Studies in Zoology*, 1 (8): 99–107.
- Humes, A. G. 1990. Synopsis of lichomolgid copepods (Poecilostomatoida) associated with soft corals (Alcyonacea) in the tropical Indo-Pacific. *Zoologische Verhandlungen*, 266: 1–201.
- Kim, I.-H. 2003. Copepods (Crustacea) associated with marine invertebrates from New Caledonia. *Korean Journal of Systematic Zoology*, Special Issue, 4: 1–167.
- Stock, J. H. 1978. *Magnippe caputmedusae* n. gen., n. sp. (Copepoda: Lamippidae), a highly transformed endoparasite in octocorals of the genus *Thesea* from the Gulf of Mexico. *Memoirs of the Hourglass Cruises*, 3 (5): 1–11.
- Stock, J. H. 1979. A new species of *Linaresia* (Copepoda: Lamippidae) endoparasitic in the octocoral *Placogorgia* from the Gulf of Mexico. *Memoirs of the Hourglass Cruises*, 5 (1): 1–7.
- Stock, J. H. & G. Kleeton. 1963. Copepodes associes aux invertebres des cotes du Rousillon. 2.-Lichomolgidae ecto-associes d'octocoralliaires. *Vie et Milieu*, 14 (2): 245–261.
- Yeatman, C. 1970. Copepods from Chesapeake Bay sponges including *Asterocheres jeatmanae* n. sp. *Transactions of the American Microscopical Society*, 89: 27–38.
- Walter, T. C., & G. Boxshall. 2021. World of Copepods Database. Rhynchomolgidae Humes & Stock, 1972. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=128592> (Accessed 06–14–2021).
- Wilson, C. B. 1932. The copepod crustaceans of Chesapeake Bay. *Proceedings of the United States National Museum*, 80 (2915): 1–54.

[Recibido: 25 de febrero, 2021. Aceptado para publicación: 22 de junio, 2021]

DESCRIPTION OF LARVAE OF *ELEOTRIS PERNIGER*  
(TELEOSTEI: ELEOTRIDAE) IN TRANSITION FROM SALTWATER  
TO FRESHWATER FROM MONTSERRAT, WEST INDIES

**Descripción de la transición de la larva de *Eleotris perniger* (Teleostei: Eleotridae)  
de agua salada a agua dulce en Montserrat, Antillas Menores**

Robert E. Schmidt<sup>1\*</sup>, Erin McMullin<sup>2</sup>, Jeremy J. Wright<sup>3a</sup>, and Bryan Weatherwax<sup>3b</sup>

<sup>1</sup>New York State Museum, 145 Jordan Rd., Troy, NY 12180;  [orcid.org/0000-0002-4024-3571](https://orcid.org/0000-0002-4024-3571). <sup>2</sup>Bard College at Simon's Rock, 84 Alford Rd., Great Barrington, MA 01230;  [orcid.org/0000-0003-4695-0215](https://orcid.org/0000-0003-4695-0215), [emcmullin@simons-rock.edu](mailto:emcmullin@simons-rock.edu). <sup>3</sup>New York State Museum, 3140 Cultural Education Center, Albany, NY 12230; <sup>3a</sup> [orcid.org/0000-0002-8683-0069](https://orcid.org/0000-0002-8683-0069), [jeremy.wright@nysed.gov](mailto:jeremy.wright@nysed.gov); <sup>3b</sup> [orcid.org/0000-0002-2347-8424](https://orcid.org/0000-0002-2347-8424), [bryan.weatherwax@nysed.gov](mailto:bryan.weatherwax@nysed.gov).  
\*Corresponding author: [schmidt@simons-rock.edu](mailto:schmidt@simons-rock.edu).

### ABSTRACT

Larvae of the Smallscaled Spinycheek Sleeper (*Eleotris perniger*) in transition from saltwater to freshwater were identified using COI and 16S gene sequences and the morphology and color pattern were then described. Available freshwater habitat for this species on Montserrat is minimal and continued existence is threatened by potential water withdrawals.

*Keywords:* COI, 16S, Smallscale Spinycheek Sleeper, Caribbean Island, amphidromy.

### RESUMEN

Larvas de la Guavina Espinosa (*Eleotris perniger*) en transición de agua salada a agua dulce fueron identificadas usando las secuencias genéticas COI y 16S. La morfología y patrón de color fueron también descritos. El hábitat dulceacuícola disponible en Montserrat para estas especies es mínimo y su existencia está siendo amenazada por potenciales extracciones de agua.

*Palabras clave:* COI, 16S, Guavina Espinosa, isla del Caribe, anfíromía.

### INTRODUCTION

Spinycheek sleepers (genus *Eleotris*) are distributed from North Carolina to Brazil in the Western Atlantic Ocean (Guinarães-Costa *et al.*, 2016). They inhabit mangrove estuaries and freshwater streams and are considered important predators in these habitats (Pezold & Cage, 2001; Guinarães-Costa *et al.*, 2016). Generally the *Eleotris* adults are too small to be used for human food, but the larvae are a component of “tismiche” and are eaten along with a variety of amphidromous goby larvae (Nordlie, 2012).

There are three eleotrid species known from freshwater habitats on Montserrat. Schmidt and McMullin (2015) collected *Gobiomorus dormitor* and *Eleotris amblyopsis*. Subsequent observations on the island have documented *Eleotris perniger* as more common than *E. amblyopsis*, which is typical of Caribbean island ichthyofauna (Pezold & Cage, 2001). *Eleotris perniger* (Cope, 1871), the Smallscaled Spinycheek Sleeper, is considered amphidromous (McDowall, 1997; Nordlie, 2012; Cooney & Kwak, 2013).

Pezold and Cage (2001) delineated the distributions of the three *Eleotris* species known from the Caribbean and provided data on meristic and morphometric differences among them.

The larval stages of these species, however, remain difficult to distinguish. Larvae of *E. perniger* are marine, and transforming larvae enter freshwater streams after spending an average of 65.2 days at sea (Engman, 2007). Baldwin and Smith (2003) and Yeung and Ruple (2006) illustrated and described *Eleotris* larvae from Belize, but could not determine the species. Victor (2016) described and figured *E. amblyopsis* and *E. perniger* larvae, which he distinguished by modal pectoral fin ray counts (16 in *E. amblyopsis*, 18 in *E. perniger*), but there is substantial overlap in this meristic between the two species (Pezold & Cage, 2001).

## OBJECTIVES

- To describe newly transformed larvae of *Eleotris perniger* collected in a freshwater stream.
- To discuss the habitat of this species on the island of Montserrat.

## MATERIALS AND METHODS

*Field collection.* Specimens were collected in the freshwater mouth of the Bunkum River, a small stream on the west (Caribbean Sea) side of Montserrat (Fig. 1) on January 16, 2016. Fishes were captured in an “eel mop”, a passive device designed to capture the glass eel stage of American eel, *Anguilla rostrata* (Silberschneider *et al.*, 2001; Sullivan *et al.*, 2009). Fishes were shaken out of the mop onto a small-mesh net. Small eleotrids were preserved in 10 % formalin except one mostly unpigmented specimen placed in 95 % ethanol for DNA analysis. Specimens were catalogued into the New York State Museum fish collection (NYSM 73740). Other specimens reported here from various locations and dates were taken with small seines.

*DNA analysis.* Genomic DNA was extracted from a portion of one specimen using a DNeasy Blood and Tissue Kit (Qiagen) and a 666 bp region of the Cytochrome Oxydase I gene was amplified using FishF1 and FishF2 primers designed by Ward *et al.* (2005). An additional 530 bp region of the 16S gene was also amplified, using primers designed by Palumbi *et al.* (1991). PCR products were purified using a Qiaquick PCR Purification Kit (QIAGEN) and sequenced using the same primers as the PCR (DNA Analysis Facility on Science Hill, Yale University, New Haven, CT). Complimentary forward and reverse sequences were aligned and edited in BioEdit (Hall, 1999) and the resulting sequence was used to query the nucleotide databases of GenBank (blastn). Returned sequences with a high percentage match to the query sequence, as well as an outgroup sequence, were downloaded and compared to our sequence through a BLAST search.

*Meristics and morphometrics.* Pezold and Cage (2001) distinguished *E. amblyopsis* and *E. perniger* in the Lesser Antilles by lateral line scale counts and the configuration of cephalic neuromasts. However, none of these characters are visible on marine or freshwater larvae. Specimens >14 mm standard length (SL) were identifiable as *E. perniger* using lateral line scale counts and cephalic neuromast patterns. Meristic data were gathered on those juvenile and adult specimens of *E. perniger* collected on Montserrat because Pezold and Cage (2001) did not include specimens from Montserrat in their analyses. Counts were done under a binocular dissecting microscope at 10–25X. These data were then compared to specimens from other Caribbean islands. Morphometric data were gathered from three transitional larvae from Montserrat using dividers under a binocular dissecting microscope. Fin ray counts and morphometric data using dividers on marine larvae were gathered from a photograph (Victor, 2016) and an illustration (Baldwin & Smith, 2003). Data for juveniles and adults were taken from Pezold and Cage (2001).

*Specimens examined.* All specimens were from Montserrat and were catalogued in the New York State Museum (Fig. 1): 72020–Wetland north end of Carr’s Bay, Little Bay Estate, January 6, 2015, 11 specimens, 14–73 mm SL; 73718–Mouth of Bottomless Ghaut, Blakes Estate, January 16, 2016, 3 specimens, 14–15 mm SL; 73738–Mouth of Bottomless Ghaut, Blakes Estate, 1 specimen, 46 mm SL; 73739–Mouth of Bunkum River, St. Peters, January 16, 2016, 1 specimen, 37 mm SL; 73740–Mouth of Bunkum River, St. Peters, January 16, 2016, 5 specimens, 14–15 mm SL; 73755–Mouth of Bottomless Ghaut, Blakes Estate, January 13, 2016, 11 specimens, 13–27 mm SL; 73775–Mouth of Bottomless Ghaut, Blakes Estate, January 14, 2016, 1 specimen, 32 mm SL; 75583–Mouth of Bunkum River, St. Peters, January 8, 2017, 9 specimens, 13–62 mm SL; 75702–Brimm’s Ghaut, Marguerita Bay, town of Overlook, Blakes Estate, January 16, 2017, 6 specimens, 18–26 mm SL; 78427–Brimm’s Ghaut, Marguerita Bay, town of Overlook, Blakes Estate, December 31, 2017, 5 specimens, 20–24 mm SL.

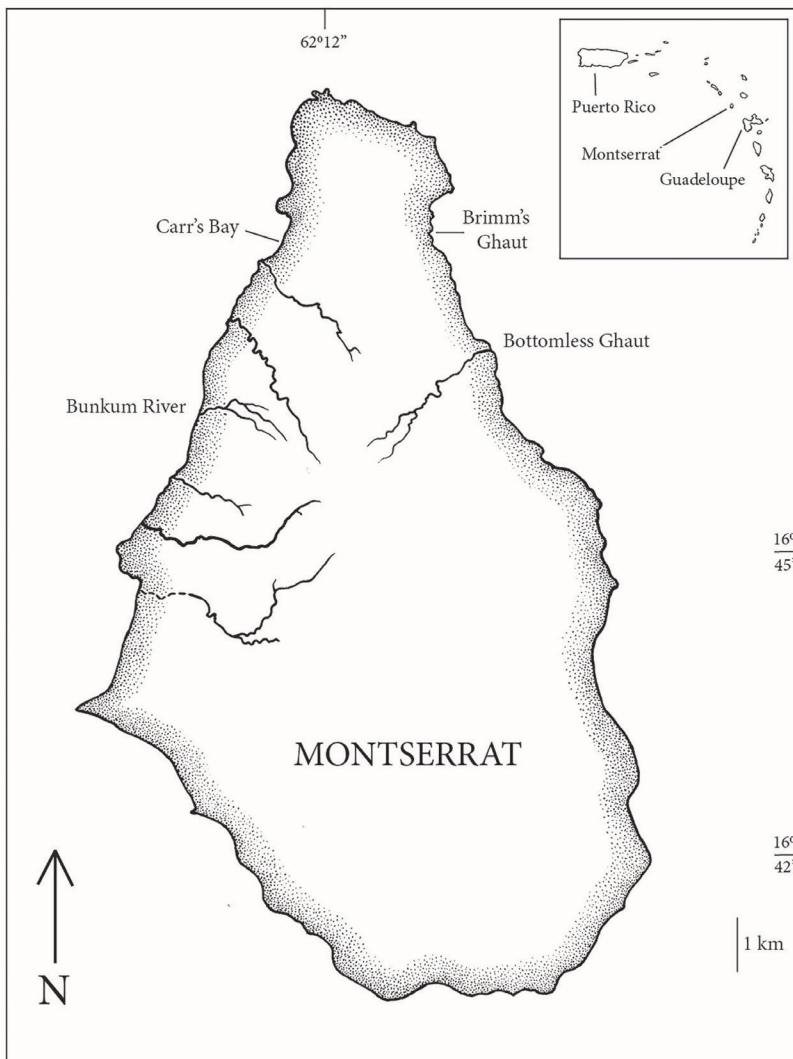


Figure 1. Montserrat, West Indies, showing freshwater streams where *Eleotris perniger* was collected. Note that all collections of this species were made right on the coastline.

## RESULTS

*Identification.* The COI sample from Montserrat differed by 2 bp (out of 666, 0.3 %) from *E. perniger* sequenced from Barbados (Guinarães-Costa *et al.*, 2016). The 16S sample from Montserrat differed by 2 bp (out of 530, 0.4 %) from a Genbank sequence of *E. perniger* (NCBI #KX095207.1). Therefore, the transitional larvae collected on Montserrat are identified as *Eleotris perniger*. Mean of pectoral fin ray counts was 17.8 with a mode of 18 (Table I) also indicating that the specimens were *E. perniger*.

Table I. Meristics and morphometrics of *Eleotris perniger* life stages

Character	Marine Larvae		Freshwater	Juvenile/Adult
	Yucatan (1: 8.1 mm)	Belize (1: 13.5 mm)	Montserrat (3: 12.5–14.0 mm) <b>(48: 14–72mm)</b>	Caribbean (251: 14.6–176.6 mm)
D <sub>1</sub>	VI	VI	<b>V-VI</b>	VI
D <sub>2</sub>	I-8	I-8	<b>I-7-I-9</b>	I-7, I-8
P <sub>1</sub>	18	16	<b>18 (16–19)</b>	18 (16–19)
P <sub>2</sub>	–	–	–	I-5
A	I-8	I-8	<b>I-7 – I-9</b>	I-8
Eye Diameter	16 %	18 %	24 (24–25 %)	19 (13–26 %)
Snout Length	30 %	29 %	20 (16–26 %)	22 (16–27 %)
Interorbital	–	–	18 (12–22 %)	26 (16–35 %)
Upper Jaw	30 %	19.2 %	34 (31–38 %)	42 (33–51 %)
Head Length	24 %	26 %	27 (24–31 %)	31 (27–36 %)
Pre-Dorsal	40 %	42 %	39 (37–42 %)	43 (39–52 %)*
Depth@Nape	13 %	14 %	13 (11–14 %)	14 (8–24 %)
Width@P <sub>1</sub> Base	–	–	21 (29–22 %)	17 (11–26 %)
Width@D <sub>2</sub> Origin	–	–	10 (8–12 %)	13 (6–17 %)
Pre-Anal	55 %	55 %	60 (58–63 %)	59 (53–64 %)
Post-Anal	46 %	44 %	41 (40–42 %)	42 (38–46 %)
Peduncle Length	31 %	26 %	30 (29–32 %)	25 (22–27 %)
P <sub>1</sub> Length	–	16 %	26 (26–27 %)	25 (20–35 %)
P <sub>2</sub> Length	–	9 %	14 (13–15 %)	18 (14–25 %)
Caudal fin	–	22 %	20 (19–23 %)	26 (22–31 %)

Morphometrics are presented as percent of head length (anatomical structures on the head) or percent standard length. Roman numerals indicate spines in fins. Entries in boldface are counts from large juvenile and adult specimens. Sizes are standard lengths in mm. \*The range given in Pezold and Cage (2001) is incorrect (39–42).

*Color Pattern (in life).* The transitional larvae were generally transparent. Melanophores were aligned along the hypaxial myotomes posterior to the anus, giving the individuals a partially diagonally striped appearance. This observation contrasts with the essentially unpigmented specimens collected in marine waters (Baldwin & Smith, 2003; Victor, 2016).

*Color Pattern (in preservative).* Preservation in formalin caused melanophores to expand, obscuring the pattern described above (Fig. 2). Large, dark melanophores are distributed along the epaxial and hypaxial myomeres all along the body. These melanophores become more scattered on the ventro-lateral side anterior to the anal fin. The ventro-lateral side is immaculate above and posterior to the anal fin.

There is a very dark, rectangular basicaudal spot that is the same depth as the caudal peduncle. The caudal rays have a dark basal spot, which is separated from the basicaudal spot, and more extensive in the center of the fin than on the dorsal and ventral edges. All other fins including the numerous accessory caudal rays are immaculate or have very tiny basal spots.

The side of the head has scattered melanophores and a dark line extending from the premaxilla through the eye, diverging into two lines posterior to the eye. The spots are much smaller between the postorbital lines and on the nape.

The ventral region is white with a narrow black line extending from the isthmus posteriorly to just beyond the pelvic fins. A dark blotch is present at the anal fin origin and two dark blotches are present on the caudal peduncle posterior to the anus. Streaky melanophores are present on the branchiostegal membranes and small spots are distributed on the lower surface of the head.

The dorsal region is pale behind the eyes and extending to the dorsal fin origin, becoming darker posterior to the dorsal fins. Small melanophores are scattered throughout the dorsal region.

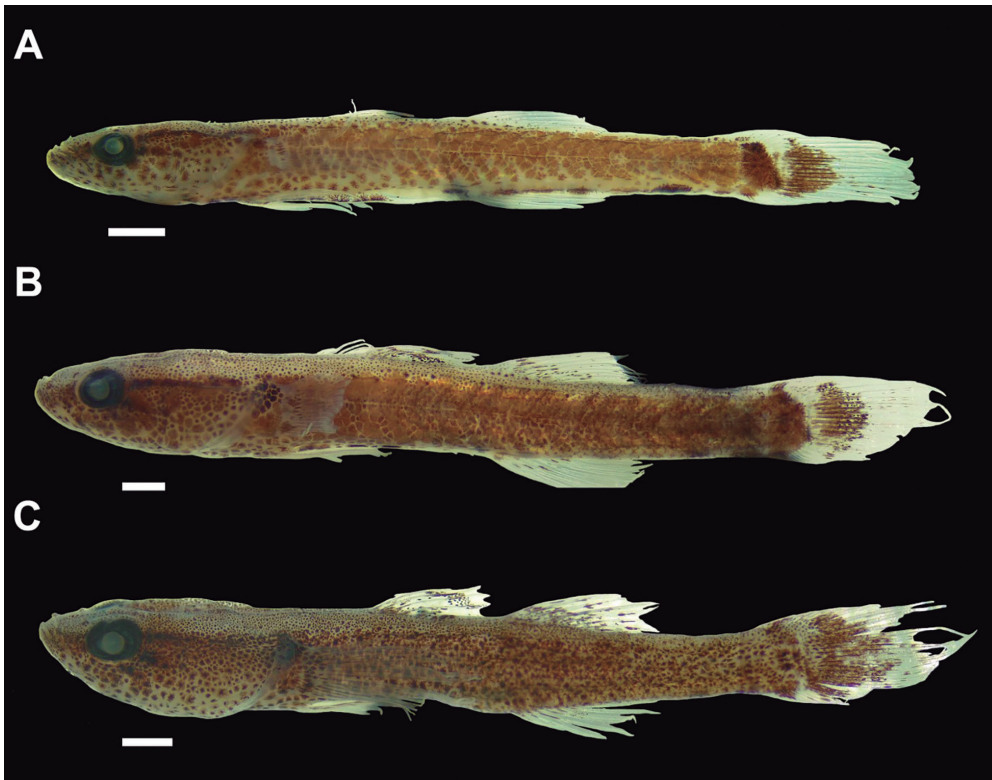


Figure 2. Different states of early young of *Eleotris perniger* in a freshwater stream mouth on Montserrat. A, transitional larva of *E. perniger*, 12.5 mm SL. B & C, larger juveniles of *E. perniger* (13.2 & 14.0 mm SL, respectively) with more extensive pigmentation. All were collected together (NYSM 73740).



## DISCUSSION

Both *E. amblyopsis* and *E. perniger* are present on Montserrat, which is typical in Caribbean islands (Pezold & Cage, 2001), *E. perniger* being the more abundant species. The meristics and morphometrics of *E. perniger* are very similar to specimens collected on other islands. Despite this description, larvae of the two *Eleotris* species may still not be distinguishable.

Nordlie (2012) discussed threats to the persistence of amphidromous eleotrids in freshwater streams, identifying damming and water withdrawals as a major concern on Caribbean islands and elsewhere. Smith *et al.* (2008) documented loss of most eleotrid species and a large decline in the abundance of *E. perniger* in the Espiritu Santo estuary on Puerto Rico due to upstream water extraction (the spinycheek sleeper was identified as *E. pisonis* in that study). *Eleotris perniger* is restricted to low gradient streams or brackish water due to a poor ability to surmount barriers (Kwak *et al.*, 2007).

The populations of *E. perniger* (and also *E. amblyopsis*) on Montserrat may be living in a more vulnerable environment than on some of the larger Caribbean islands. Currently the streams on Montserrat are quite small with a high gradient. The Belham River was the largest freshwater stream on the island with a relatively low gradient, but it was buried by 10 m of ash and sand beginning with the 1995 volcanic eruption and by lahars in subsequent years (Barclay *et al.*, 2007). Because of the steep gradient in the remaining streams and the relatively poor ability of these fishes to surmount barriers, the available habitat for *Eleotris* species can be measured in tens of meters in most streams on Montserrat. We noted risks to fishes associated with that habitat: flows can be intermittent in the dry season, much of the flow can become subsurface near the ocean, and water quality deteriorates due to stagnation under dry conditions. We collected transitional larvae of *E. perniger* in a stream mouth in mid-January. If residence in the ocean is about 65 days (Engman, 2007), spawning would then occur around mid-November during Montserrat's rainy season when freshwater stream flow should be more substantial.

An example of how tenuous existence might be for this species comes from observations made during collection of a few small specimens of *E. perniger*. These observations were made in the Belham Valley in a brackish pool inland of the berm on a beach. There was a pool of water about 10–15 cm deep with a small trickle of freshwater coming from subsurface flow. Many amphidromous organisms were present in the pool, mostly early instars of prawns (Decapoda: *Macrobranchium* spp.). Water quality was poor, as evidenced by hundreds of dead prawns. We collected several small (<15 mm SL) *E. perniger* by lifting small stones on the pool margins and picking up the individual sleepers. We also collected small juveniles of *Awaous banana*, an amphidromous gobiid. All of these individual amphidromous organisms had elected to move into the pool, probably during a high surf event, but this pool and all the organisms were gone within two days.

The freshwater streams on Montserrat are too small to use for significant power generation but there are additional negative anthropogenic effects on the streams. Some streams receive sewage effluent and water is being removed from some to supply drinking water to the island. There is pressure to increase the drinking water withdrawal for bottling and sale off-island.



## ACKNOWLEDGEMENTS

Specimens were collected under a Memorandum of Understanding between the Government of Montserrat and Bard College at Simon's Rock. We appreciate the continued support of E. Corbett and S. Mendes, Montserrat Ministry of the Environment. Chris Bowser helped collect specimens with the eel mop. Kathleen Schmidt drafted Figure 1 and helped collect specimens from the Belham River puddle. Jose Calle helped with Spanish translation.

## LITERATURE CITED

- Baldwin, C. C., & D. G. Smith. 2003. Larval Gobiidae (Teleostei: Perciformes) of Carrie Bow Cay, Belize, Central America. *Bulletin of Marine Science*, 72: 639–674.
- Barclay, J., J. Alexander, & J. Sušnik. 2007. Rainfall-induced lahars in the Belham Valley, Montserrat, West Indies. *Journal of the Geological Society of London*, 164: 815–827.
- Cooney, P. B., & T. G. Kwak. 2013. Spatial extent and dynamics of dam impacts on tropical island freshwater fish assemblages. *BioScience*, 63: 176–190.
- Engman, A. C. 2007. Amphidromous fish recruitment and its ecological role in Caribbean freshwater-marine ecotones. Ph.D. Thesis, University of North Carolina, Chapel Hill, North Carolina, USA. 169 pp.
- Guinarães-Costa, A., M. Vallinoto, T. Giarrizzo, F. Pezold, H. Schneider, & I. Sampaio. 2016. Molecular evidence of two new species of *Eleotris* (Gobiiformes: Eleotridae) in the Western Atlantic. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 98: 52–56.
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence-alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41: 95–98.
- Kwak, T. J., P. B. Cooney, & C. H. Brown. 2007. Fishery population and habitat assessment in Puerto Rican streams. Phase I, Final Report. Federal Aid in Sport Fish Restoration Project F–50. U.S. Geological Survey, North Carolina Cooperative Fish and Wildlife Research Unit Department of Biology, North Carolina State University, Chapel Hill, North Carolina, USA. 195 pp.
- McDowall, R. M. 1997. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7: 443–462.
- Nordlie, F. G. 2012. Life-history characteristics of eleotrid fishes of the Western hemisphere, and perils of life in a vanishing environment. *Review of Fisheries Biology and Fisheries*, 22: 189–224.
- Palumbi, S. R., A. Martin, W. O. McMillan, L. Stice, & G. Grabowski. 1991. *The simple fool's guide to PCR, version 2.0*. Department of Zoology and Kewalo Marine Laboratory, University of Hawaii, Honolulu, HI, 45 pp.
- Pezold, F., & B. Cage. 2001. A review of the spinycheek sleepers, genus *Eleotris* (Teleostei: Eleotridae), of the Western hemisphere, with comparison to West African species. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 32: 1–45.



- Schmidt, R. E., & E. R. McMullin. 2015. Fresh and brackish-water fishes observed on Montserrat, Lesser Antilles, West Indies. *Caribbean Naturalist*, 25: 1–12.
- Silberschneider, V., B. C. Pease, & D. J. Booth. 2001. A novel artificial habitat collection device for studying resettlement patterns in anguillid glass eels. *Journal of Fish Biology*, 58: 1359–1370.
- Smith, K. L., I. Corujo Flores, & Cm. Pringle. 2008. A comparison of current and historical fish assemblages in a Caribbean island estuary: Conservation value of historical data. *Aquatic Conservation of Marine and Freshwater Ecosystems*, 18: 993–1004.
- Sullivan, M. C., M. J. Wuenschel, & K.W. Able. 2009. Inter and intra-estuary variability in ingress, condition, and settlement of the American eel *Anguilla rostrata*: Implications for estimating and understanding recruitment. *Journal of Fish Biology*, 74: 1949–1969.
- Victor, B. 2016. A photographic guide to the larvae of coral reef fishes. Suborder Gobioidae. Available at: [www.coralreeffish.com](http://www.coralreeffish.com) (accessed: July 15, 2020).
- Ward, R. D., T. S. Zemplak, B. H. Innes, P. R. Last, & P. D. N. Hebert. 2005. DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 360: 1847–1857.
- Yeung, C., & D. Ruple. 2006. Eleotridae: Sleepers, pp. 2079–2087. In: Richards, W. J. (Ed) *Early Stages of Atlantic Fishes*. CRC Press, Boca Raton, FL, 2640 pp.

[Recibido: 27 de noviembre, 2020. Aceptado para publicación: 10 de mayo, 2021]

ELEVATIONAL GRADIENTS DO NOT AFFECT THERMAL TOLERANCE  
AT LOCAL SCALE IN POPULATIONS OF LIVEBEARING FISHES  
OF THE GENUS *LIMIA* (CYPRINODONTIFORMES: POECILIINAE)

**Gradientes de elevación no afectan la tolerancia térmica a escala local en poblaciones  
de peces vivíparos del género *Limia* (Cyprinodontiformes: Poeciliinae)**

Rodet Rodriguez-Silva<sup>1a\*</sup> and Ingo Schlupp<sup>1b</sup>

<sup>1</sup>Department of Biology, University of Oklahoma, 730 Van Vleet Oval, Norman, OK 73019; <sup>1a</sup> [orcid.org/0000-0002-7463-8272](https://orcid.org/0000-0002-7463-8272); <sup>1b</sup> [orcid.org/0000-0002-2460-5667](https://orcid.org/0000-0002-2460-5667), [schlupp@ou.edu](mailto:schlupp@ou.edu). \*Corresponding author: [rodet.rodriguez-silva-1@ou.edu](mailto:rodet.rodriguez-silva-1@ou.edu).

ABSTRACT

One of the main assumptions of Janzen's mountain passes hypothesis is that due the low overlap in temperature regimes between low and high elevations in the tropics, organisms living in high-altitude evolve narrow tolerance for colder temperatures while low-altitude species develop narrow tolerance for warmer temperatures. Some studies have questioned the generality of the assumptions and predictions of this hypothesis suggesting that other factors different to temperature gradients between low and high elevations may explain altitudinal distribution of species in the tropics. In this study we test some predictions of the Janzen's hypothesis at local scales through the analysis of the individual thermal niche breadth in populations of livebearing fishes of the genus *Limia* and its relationship with their altitudinal distribution in some islands of the Greater Antilles. We assessed variation in tolerance to extreme temperatures (measured as critical thermal minimum (CTmin) and maximum (CTmax) and compared thermal breadth for populations of eight species of *Limia* occurring in three Caribbean islands and that occupy different altitudinal distribution. Our results showed that species analyzed had significant differences in thermal limits and ranges. Generally, species distributed in high and low elevations did not differ in thermal limits and showed a wider range of thermal tolerance. However, species living in mid-elevations had narrower range of temperature tolerance. We found no significant effect of phylogeny on CTmin, CTmax and thermal ranges among species. This study did not provide evidence supporting Janzen's hypothesis at a local scale since thermal tolerance and altitudinal distribution of *Limia* species were not related to temperature gradients expected in nature. Phylogeny also did not explain the patterns we observed. We suggest that biotic factors such as species interactions, diet specializations, and others should be considered when interpreting current distribution patterns of *Limia* species.

*Keywords:* Caribbean, elevation, species distribution, temperature.

RESUMEN

Una de las premisas más importantes de la teoría de Janzen acerca del efecto de las elevaciones en la dispersión de las especies es que, debido al bajo solapamiento en los regímenes de temperatura entre un gradiente de elevación en los trópicos, los organismos que habitan en altitudes elevadas desarrollan mayor tolerancia a temperaturas bajas mientras que aquellos que viven en zonas de baja elevación exhiben mayor tolerancia por temperaturas altas. Sin embargo, algunos estudios han cuestionado la generalidad de las premisas y predicciones de esta hipótesis sugiriendo que otros factores no relacionados a los gradientes de temperatura pudieran explicar la distribución altitudinal de muchas especies en los trópicos. En el presente estudio se someten a prueba algunas de las predicciones de la teoría de Janzen a escala local a través del análisis

de la amplitud del nicho térmico en poblaciones de peces del género *Limia* y su relación con la distribución altitudinal de estas especies en algunas islas de las Antillas Mayores. Evaluamos las variaciones en tolerancia térmica a temperaturas extremas [medidas como temperatura crítica mínima (CTmin) y máxima (CTmax)]. Además comparamos el intervalo térmico en poblaciones de ocho especies de este género que habitan en tres islas del Caribe las cuales se distribuyen en diferentes altitudes. Nuestros resultados muestran que existen diferencias tanto en los límites como en los intervalos de temperatura entre las especies analizadas. Generalmente, las especies distribuidas en altas y bajas elevaciones no muestran diferencias en sus límites térmicos y por lo general estas especies exhiben un amplio intervalo de tolerancia térmica. Sin embargo, las especies que habitan en elevaciones medias muestran un intervalo más estrecho de tolerancia térmica. Los análisis filogenéticos no explican los patrones observados en este estudio. Nuestro análisis no provee evidencia que soporte la teoría de Janzen a escala local en peces del género *Limia* ya que la tolerancia térmica y distribución altitudinal de las especies no están relacionadas con los gradientes de temperatura esperados en condiciones naturales. Sugerimos que factores abióticos tales como interacciones inter-específicas o especializaciones en la dieta, deben ser considerados para la interpretación de los patrones de distribución en peces del género *Limia*.

*Palabras clave:* Caribe, elevación, distribución de especies, temperatura.

## INTRODUCTION

Species distributions in natural systems are strongly modulated by climate, which ultimately affects both the ecology and physiology of organisms. This is particularly evident in ectothermic animals. Janzen (1967) published one of the most prominent papers in ecology that connected climatic variation across latitude and elevation, physiological adaptation and species distribution in a synthetic theory commonly referred as “Janzen’s hypothesis” (Ghalambor *et al.*, 2006; Muñoz & Bodensteiner, 2019). One of the main predictions of this hypothesis is that due to the decrease in mean annual temperature with elevation, the seasonal temperature overlap is lower in the tropics than in temperate regions. Hence, mountain passes in the tropics may represent more effective physiological barriers to dispersal than the topographical component of change in altitude (Ghalambor *et al.*, 2006). Therefore, the low overlap in temperature regimes between low and high elevations in the tropics should select for organisms with relatively narrow thermal tolerances. Janzen’s hypothesis also predicts that species develop physiological adaptations mirroring the range of ecological variation present in their surrounding area with populations living in high altitude evolving narrow tolerance for colder temperatures while low altitude populations developing narrow tolerance for warmer temperatures. Janzen’s hypothesis has been widely adopted and some studies have provided at least partial evidence at both local and global scale supporting his predictions and assumptions in both terrestrial and aquatic ectothermic organisms. For example, Pintanel *et al.* (2019) found that frog species occurring in open habitats, such as in valleys and lowland environments in general, had higher tolerance to high temperatures (CTmax) than species restricted to forest habitats, showing small climatic overlap across an elevation gradient. Moreover, Polato *et al.* (2018) provided strong evidence in support of Janzen’s hypothesis showing that tropical stream insects had noticeably narrower thermal tolerances and a lower dispersal ability than temperate species, which result in higher tropical speciation rates.

However, despite of general support of the theory, several components have never been thoroughly tested and critically evaluated across multiple taxa, potentially questioning the generality of Janzen’s theory (Ghalambor *et al.*, 2006). In addition, under Janzen’s hypothesis is unclear whether the predictions refer to individual thermal niches or species thermal niches, which in fact are determined by different factors (Hua, 2016). In fact, some studies have not found

support for Janzen's theory: in amphibians (Valdivieso & Tamsitt, 1974) and in *Anolis* lizards from Hispaniola (Muñoz & Bodensteiner, 2019) factors such as daily variation in temperature and behavioral mechanisms might cause deviations from Janzen's predictions. Furthermore, Navas *et al.* (2013) demonstrated that the effect of different microclimates within a specific biome is more relevant for species distributions than just the elevation at which certain species of amphibians may be found. McCain (2009) provided additional evidence for the effects of thermoregulation, daily temperature variability, and other climate variables such as precipitation as potential variables that could explain distribution ranges across multiple groups of vertebrates, including mammals, birds, reptiles and amphibians. In other words, Janzen's theory may have to be amended by including more complexity.

Several key features related to the geographic distribution of *Limia* make these fishes an excellent system to explore how temperature fluctuations associated to elevational gradients might be linked to dispersal. *Limia* fishes are one of the most dominant groups in freshwater ecosystems in the Caribbean with at least 19 endemic species on Hispaniola and one endemic species each occurring in Cuba, Jamaica, and Grand Cayman (Burgess & Franz, 1989; Rodríguez, 1997; Hamilton, 2001; Rodríguez *et al.*, 2020). These freshwater fishes occur in a wide distribution range occupying diverse aquatic habitats on these islands (Weaver *et al.*, 2016a).

Even though thermal regimes of Greater Antillean streams are relatively stable, geological differences among islands lead to some climate heterogeneity that can generate environmental barriers. Hispaniola, for example, has several mountain ranges of more than 2000 meters in altitude. For instance, Pico Duarte in the Dominican Republic, the highest peak in the Caribbean, reaches 3098 meters. Previous studies have shown that high elevation specialists (mainly amphibians and reptiles) have evolved on Hispaniola as a consequence of this climate heterogeneity (Wollenberg *et al.*, 2013; Muñoz *et al.*, 2014). Mountains reaching around 2000 meters can be also found in eastern Cuba (Pico Turquino) and Jamaica (Blue Mountains) with significant levels of biodiversity associated.

Although the altitudinal distribution of freshwater fish species in general is known to be considerably more constrained than in terrestrial species by several factors including for example productivity, physicochemical characteristics of the water and others (Jaramillo-Villa *et al.*, 2010; Graham *et al.*, 2014; Carvajal-Quintero *et al.*, 2015), differences in altitudinal distribution in species of the genus *Limia* can be observed in natural habitats. In the present study, we tested some predictions of the Janzen's hypothesis at the local scale through the analysis of the individual thermal niche breadth in several populations of livebearing fishes of the genus *Limia* and its relationship with their altitudinal distribution in some islands of the Greater Antilles in the Caribbean.

According to theory, we hypothesize that populations of species distributed in lowland habitats have evolved to resist higher extreme temperatures, which may be a factor limiting their dispersal into higher elevations. Conversely, populations occurring at higher elevations in mountain streams should have evolved to cope with lower temperatures, which reduce dispersal abilities into warmer habitats. Specifically, we predict that low elevation populations will be more tolerant to higher temperatures than mid and high elevation populations showing higher critical thermal maximum (CT<sub>max</sub>) and critical thermal minimum (CT<sub>min</sub>). In contrast, high elevation populations are expected to be more tolerant to lower temperatures showing lower CT<sub>max</sub> and CT<sub>min</sub> values. We also predict the thermal breadth (the range of temperatures they can tolerate) to be smaller for higher altitude fishes as result of little variability in CT<sub>max</sub>.

## OBJECTIVES

- Test some predictions of the Janzen's hypothesis at local scales through the analysis of the individual thermal niche breadth in populations of livebearing fishes of the genus *Limia* and its relationship with their altitudinal distribution in some islands of the Greater Antilles.

## MATERIALS AND METHODS

The care and use of experimental animals complied with the University of Oklahoma animal welfare laws, guidelines and policies as approved by Animal Welfare Assurance on file with the Office of Laboratory Animal Welfare under the assurance number A3240-01. Experiments were performed under the approved IACUC protocol R17-011 and specimens were collected in the field as part of surveys of the native livebearing fishes of the Greater Antilles (protocol R18-005). No fishes were euthanized nor surgical procedures were performed.

*Study area and species.* In this study we analyzed populations of some species such as *L. perugiae*, *L. vittata*, *L. yaguajali* and *L. sulphurophila* that were reported to live in low elevation, warm environments including saline coastal lagoons. We also included in the analysis other species such as *L. zonata* and *L. melanogaster* that were obtained from low to intermediate elevations and often associated to relatively cool springs. Finally, one population of *L. dominicensis* and another of *L. versicolor* collected in mountain streams at relatively high elevations were analyzed too (Table I).

Table I. List of species and populations of *Limia* included in this study with GPS coordinates and elevation in meters above mean sea level (m.a.m.s.l.) of original collecting sites. Number of individuals analyzed of each sex is also included in all cases

Species	Locality/GPS coordinates	Collection year	Sample size and sex	Elevation (m.a.m.s.l.)
<i>Limia perugiae</i>	Lake Enriquillo 18° 24' 4.61" N 71° 34' 16.61" W	2014	7 females 3 males	0
<i>Limia perugiae</i>	Las Salinas (Bani) 18° 12' 43.488" N 70° 32' 27.095" W	2011	6 females 4 males	0
<i>Limia perugiae</i>	Azufrada 18° 33' 40.212" N 71° 41' 50.928" W	2003	5 females 5 males	0
<i>Limia perugiae</i>	La Zurza 18° 23' 56.08" N 71° 34' 13.22" W	2014	5 females 5 males	0
<i>Limia vittata</i>	Cuba (Unknown coordinates)	Unknown	5 females 5 males	Unknown
<i>Limia sulphurophila</i>	Cabral (Barahona Province) 18° 14' 45.902" N 71° 13' 23.944" W	2014	6 females 4 males	26
<i>Limia yaguajali</i>	Arroyo del Agua (Jamao al Norte) 19° 37' 49.872" N 70° 26' 58.056" W	2018	5 females 5 males	46



Table I. Continuation

Species	Locality/GPS coordinates	Collection year	Sample size and sex	Elevation (m.a.m.s.l.)
<i>Limia melanogaster</i>	Roaring River 18° 17' 00.0" N 78° 03' 22.0" W	2017	9 females 3 males	71
<i>Limia zonata</i>	Rio Yuna (Bonaó) 18° 57' 33.1" N 70° 24' 32.06" W	2014	6 females 4 males	158
<i>Limia versicolor</i>	Rio Basima 18° 42' 5.605" N 70° 11' 50.387" W	2018	5 females 5 males	181
<i>Limia dominicensis</i>	Puerto Escondido 18° 19' 6.93" N 71° 34' 14.24" W	2014	5 females 5 males	399

We compared thermal breadth for the eight populations of the *Limia* species abovementioned that naturally occur in Cuba, Hispaniola, and Jamaica (Fig. 1). For a more fine-grained picture, we analyzed three additional populations of *L. perugiae*, the most widely distributed species of *Limia* on Hispaniola in order to test for local adaptation to environmental variation in temperature. All populations analyzed but *L. vittata* came from wild caught stocks that were transported into the United States and then kept in common garden conditions at the University of Oklahoma for variable periods of time (Table I). *L. vittata* specimens were obtained from aquarium stocks and have been kept in common garden conditions at a greenhouse in the Aquatic Research Facility at the University of Oklahoma for more than 10 years.

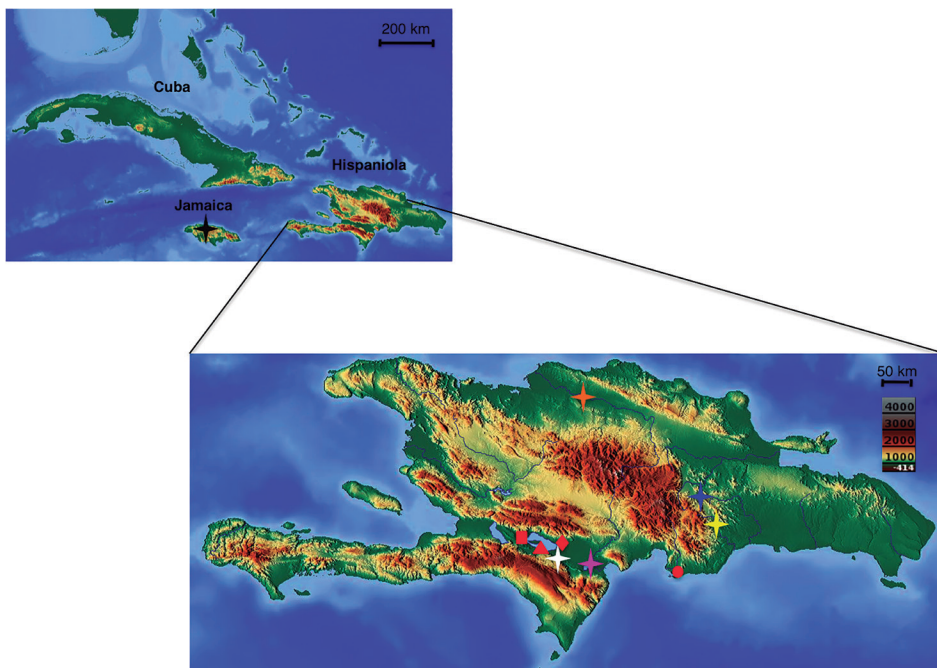


Figure 1. Geographic distribution of the populations of *Limia* (with known origins) analyzed in this study. Red rectangle: *L. perugiae* (Azufrada); Red triangle: *L. perugiae* (Lake Enriquillo); Red diamond: *L. perugiae* (La Zurza); Red circle: *L. perugiae* (Las Salinas); Orange star: *L. yaguajali*; Blue star: *L. zonata*; Black star: *L. melanogaster*; White star: *L. dominicensis*; Yellow star: *L. versicolor*; Pink star: *L. sulphurophila*.



*Laboratory methods.* We used the critical thermal method (Cowles & Bogert, 1944) to describe variation in temperature tolerance in 113 adult fish of eight *Limia* species representing a total of 11 different populations (Fig. 1). Prior to testing all fishes were acclimated to laboratory conditions with temperatures ranging between 25 °C – 27 °C for 45 days. This was the most common temperature range for the species at their origins. We tested 10 reproductively mature adult fish per population (Table I).

Fishes were individually tested under a constant increase (to determine critical thermal maximum, CTmax) or decrease (to determine critical thermal minimum, CTmin) in temperature until reaching an appropriate endpoint. The endpoint we used to determine CTmax was the pre-death thermal point at which signals of sudden onset of muscular spasms appeared (Lutterschmidt & Hutchison, 1997; Beitinger *et al.*, 2000). In the case of the CTmin the endpoint used was the absence of motion of the pectoral fins in which the fish did not start to move again even when the experimenter disturbed the fish (Fischer & Schlupp, 2009). Using this data, temperature tolerance was calculated as the arithmetic means of high and low temperatures (CTmax or CTmin) at which the endpoint was reached by individuals in the sample (Lowe & Vance, 1955). We also calculated the thermal breadth as CTmax minus CTmin for each individual. The three measures, although connected, reflect different physiological properties of the species.

Before the actual experiment fishes were not fed for 24 hours. Each fish was individually tested in a spherical 2-liter glass container. After a 10-minutes acclimation period before each trial, the container was heated using a concave heating plate at a constant rate of 1 °C/min while temperature was constantly monitored with a thermometer in order to record CTmax. Each trial was immediately stopped, and the final temperature was measured once the fish showed symptoms of sudden muscular spasms, which were characterized by disorganized and high frequency muscular movements. All fish were weighed after each trial, placed in individual tanks, and allowed to rest for at least 72 hours until application of the other extreme temperature to the same individual. Temperature exposure (CTmax or CTmin) that a fish experienced first was randomized to avoid an order effect. This was also evaluated statistically.

A similar procedure was followed to test the fish's tolerance to cold temperatures or CTmin. In this case, we placed the fish in a similar 2-liter glass container and after a 10-minute acclimation period, we continuously added cold water of 3 °C – 4 °C to the system for a rate of temperature change of 1 °C/min. CTmin was measured at the point in which fish showed total absence of movement. No mortality was associated with the trials and after the experiments all fishes were returned to their respective stock tanks.

*Climate index overlap.* Monthly maximum and minimum temperatures for the 2010–2019 period were extracted from WorldClim database for the following localities included in Table I: La Zurza, Cabral, Arroyo del Agua, Roaring River, Río Yuna, Río Básima and Puerto Escondido. We calculated the average monthly temperature for each site during the last 10 years in order to measure pairwise thermal overlap between each focal site and the other localities using Janzen's (1967) equation:

$$\text{Overlap value} = \sum_{i=1}^{12} \frac{d_i}{\sqrt{R_{ii}R_{ii}}}$$

where  $d_i$  is the thermal overlap between the focal site and each other site for the  $i^{\text{th}}$  month or the amount (in Celsius degrees) of one thermal regime that is included within the other,  $R_{ii}$  is the difference between the monthly mean maximum and minimum for the focal site and  $R_{ji}$  is the corresponding value for each other site of the study. As temperature overlap increases

the overlap value increases up to a value of 12 which is the point where thermal regimes between two sites share identical monthly maximum and minimum temperatures throughout the year.

*Phylogenetic signal.* A common caveat of studies like this is that any pattern found might not necessarily reflect adaptations but be due to species relatedness. To test for this, we used a previously-inferred phylogeny based on three mitochondrial (12S, ND2, Cytb) and two nuclear (MYH6, Rh) genes and conducted a test of phylogenetic signal to assess whether correlations in temperature tolerance among species may be due to their shared evolutionary history or to other factors (Gingras *et al.*, 2013; Kamilar & Cooper, 2013; Gilbert *et al.*, 2018; Arnaudo *et al.*, 2019). For this analysis we used Pagel's lambda ( $\lambda$ ), (Pagel, 1994) as a quantitative measure of this relationship. The Pagel's  $\lambda$  has been shown to be a very robust indicator of a correlation between ecological and evolutionary processes even for incompletely resolved phylogenies (Molina-Venegas & Rodriguez, 2017; Leiva *et al.*, 2019). We based this analysis on the phylogeny published by Weaver *et al.* (2016b), which includes most of the species used in this study.

*Data analysis.* For data analysis of thermal tolerance, we used one-way ANOVA's, after confirmation of homogeneity of variances by Levene's tests and normality by Shapiro and Wilk's tests. We used three different ANOVAs to compare the mean CTmax, CTmin and temperature ranges (breadth) among eight different populations of *Limia*. Scheffe's post hoc tests were used to make comparisons between groups to distinguish populations that differed from others in extreme thermal tolerance or temperature ranges. The lack of order effect was statistically confirmed ( $p > 0.05$ ) using t-test analyses to compare CTmax and CTmin means of fish that were tested CTmax then CTmin versus fish that were tested CTmin then CTmax.

All statistical analyses were performed in SPSS 23. We performed independent ANOVA analyses because we considered CTmax and CTmin as ecologically and evolutionary independent variables with potentially different adaptive benefits. Similar approaches that consider the effects of these variables (and also acclimation temperature) as independent have been used in other studies examining thermal tolerances in ectothermic animals (Spotila, 1972; Layne & Claussen, 1982). To further explore a potential role for local adaptation in thermal tolerance within a widely distributed species, we also compared the same variables through separate ANOVA analyses in four populations of *L. perugiae*.

In order to calculate climate index overlap we used the R package raster (Hijmans, 2020) to extract minimum and maximum monthly temperatures values to our sampled locations. Finally, analysis of phylogenetic signal was computed using the R package (R Core Team, 2013) phytools (Revell, 2012).

## RESULTS

*Analysis of phylogenetic signal.* The analysis of phylogenetic signal determined whether more similar values in CTmin, CTmax and thermal range were associated with more closely related species more often than expected by chance. None of the analyses found a significant effect of phylogeny in explaining thermal breadth among the *Limia* species studied: CTmin ( $\lambda = 6.257973e-05$ ,  $p = 1.000$ ), CTmax ( $\lambda = 0.4056982$ ,  $p = 0.78255460$ ) and thermal range ( $\lambda = 1.16242$ ,  $p = 0.362986$ ).

*Analysis of climate index overlap.* Overall, thermal overlap along altitudinal gradients among the study locations was relatively high but there was still some variation across pair of sites (Table II). Climate index overlap decreased as the differences in elevations were more conspicuous.

Particularly, Puerto Escondido (the highest collecting site included in the analysis) showed the lowest climate overlap with all other sites, which indicates that there are some differences in habitat temperatures.

Table II. Pairwise values of climate index overlap across the seven collecting sites showing different altitudinal gradients

	La Zurza	Cabral (Barahona)	Jamao al Norte	Roaring River	Río Yuna (Bonaó)	Río Básima	Puerto Escondido
La Zurza	–						
Cabral (Barahona)	11.47	–					
Jamao al Norte	10.63	11.15	–				
Roaring River	10.81	11.22	10.28	–			
Río Yuna (Bonaó)	10.29	11.39	11.59	9.96	–		
Río Básima	10.05	10.55	11.74	9.65	11.84	–	
Puerto Escondido	8.93	9.38	10.17	8.45	10.57	10.79	–

Climate index overlap can take values up to a maximum of 12 where the higher values indicate more temperature overlap.

*Inter-specific analysis of thermal tolerance.* The overall range of temperature tolerance for the eight species included in the analysis was 12°C (CTmin) to 41.2 °C (CTmax), which may be considered as a broad range for tropical fishes when considering the overall climatic stability present in the tropics in terms of temperature fluctuations. A one-way ANOVA was conducted to compare the effect of varying distribution according to elevation on the temperature tolerance under CTmin and CTmax conditions. There were significant differences in thermal limits for both CTmin (One-way ANOVA,  $F [7, 72] = 41.977$ ,  $p < 0.001$ ) and CTmax (One-way ANOVA,  $F [7, 72] = 14.878$ ,  $p < 0.001$ ) among species after testing 80 individuals. The highest temperature tolerance was recorded for *L. sulphurophila* with an average CTmax of 40.9 °C. This species also showed the lowest tolerance to low temperatures with an average CTmin of 16.7 °C, which might suggest this species could be adapted to live in warmer habitats. Post hoc analysis also showed that *L. sulphurophila* differed significantly from all other species in both CTmin and CTmax (Scheffe,  $p < 0.05$ ) except for *L. zonata* in CTmin (Scheffe,  $p = 0.137$ ), (Fig. 2).

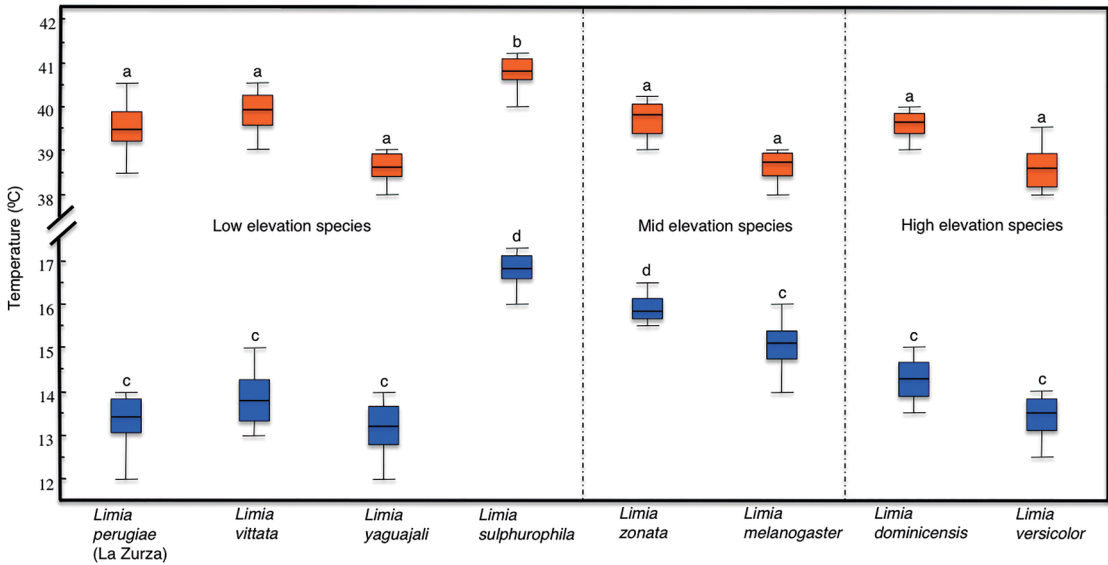


Figure 2. Thermal tolerances of the eight species of *Limia* included in this study. Species are grouped according to their elevation distribution in three groups: low elevation species (left), mid elevation species (center) and high elevation species (right). Each box plot represents the median, interquartile ranges, maximum and minimum values of either CTmin or CTmax for each species. CTmin is shown by blue box plots and CTmax by orange box plots.

Another ANOVA was used to compare temperature ranges among populations. The analysis showed significant differences (One-way ANOVA,  $[F 7, 72] = 15.993$ ,  $p < 0.001$ ). *L. melanogaster* displayed the narrowest range of thermal tolerance, which differed from all other populations (Scheffe,  $p < 0.05$ ) but not from *L. sulphurophila* (Scheffe,  $p = 1.000$ ), *L. zonata* (Scheffe,  $p = 0.994$ ) and *L. versicolor* (Scheffe,  $p = 0.117$ ). Our data suggested that the most tolerant species to extreme temperatures were *L. perugiae*, *L. yaguajali*, and *L. vittata* (species distributed in low elevations) followed by *L. versicolor* and *L. dominicensis* (species which distribution extends into much higher elevations) since these two groups of species displayed broader ranges of temperature tolerance (Fig. 3) and their ranges did not differ significantly from each other (Scheffe,  $p > 0.05$ ).

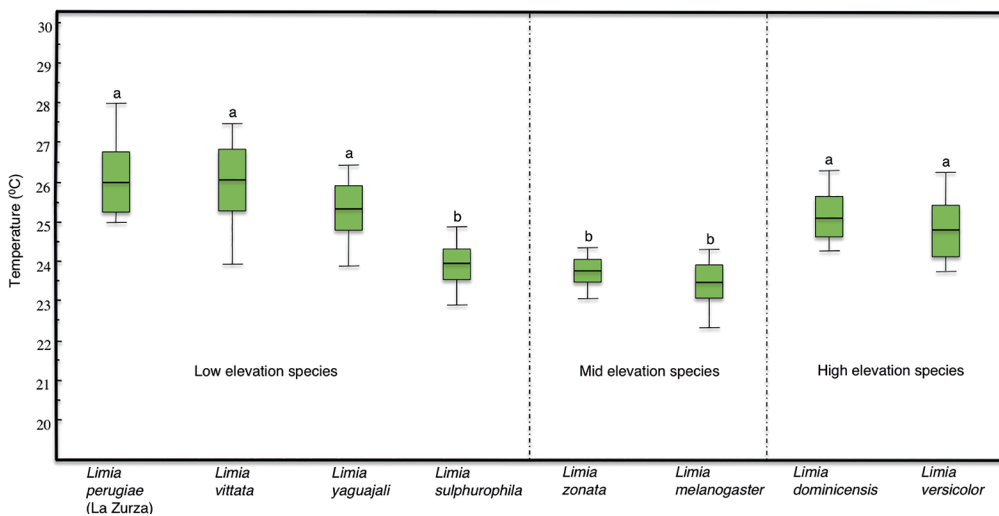


Figure 3. Box plots of the thermal ranges of the eight species of *Limia* included in this study. Species are grouped according to their elevation distribution in three groups: low elevation species (left), mid elevation species (center) and high elevation species (right). Each box plot represents the median, interquartile ranges, maximum and minimum values of either CTmin or CTmax for each species.

*Intra-specific analysis.* Population analyses for *L. perugiae* showed significant differences in CTmax (One-way ANOVA,  $F [3, 36] = 6.118, p = 0.02$ ) and CTmin (One-way ANOVA,  $F [3, 36] = 20.982, p < 0.001$ ). The population from Lake Enriquillo differed from the other three in both CTmax (Scheffe,  $p < 0.05$ ) and CTmin (Scheffe,  $p < 0.001$ ), (Fig. 4). There were also significant differences in ranges of thermal tolerance among populations of *L. perugiae* (One-way ANOVA,  $F [3, 36] = 3.409, p = 0.028$ ). In this case the population from Lake Enriquillo had significant differences with the population from Azufrada (Scheffe,  $p = 0.037$ ). This is surprising as the Azufrada population is also from Lake Enriquillo, just the north shore, not the south shore.

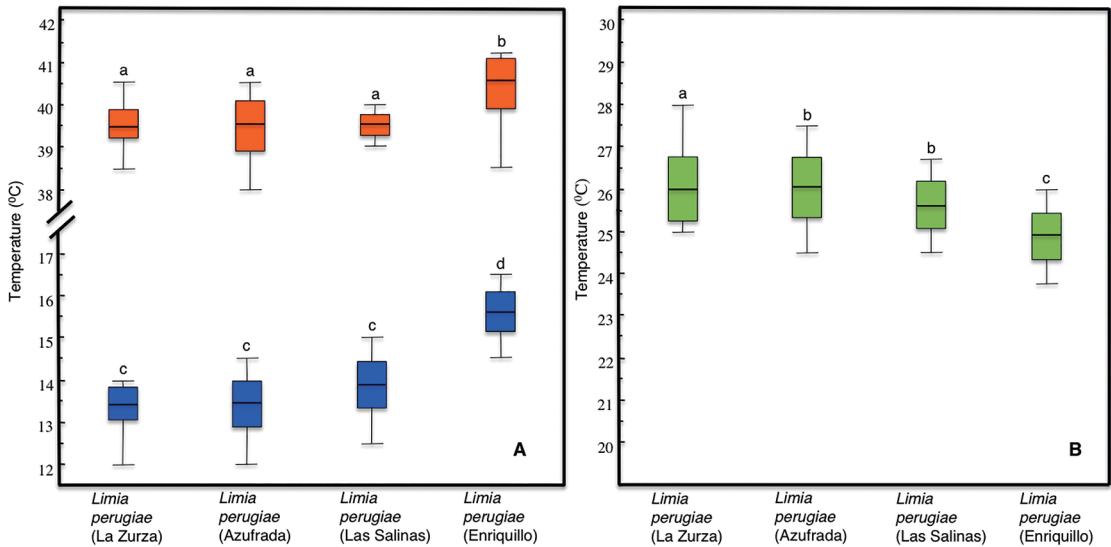


Figure 4. Thermal tolerances of four populations of *L. perugiae*. CTmin in blue box plots and CTmax in orange box plot (A), and box plots of thermal ranges of the four populations analyzed (B), Each box plot represents the median, interquartile ranges, maximum and minimum values.

## DISCUSSION

Our evidence suggests that thermal tolerance and altitudinal distribution of the populations of *Limia* species analyzed in this study are not related to temperature gradients expected according to Janzen hypothesis. The species studied here showed thermal tolerances not predicted by Janzen's hypothesis. Generally, even species from high altitudes (for the tropics) have broad thermal tolerances similar to species distributed in low elevations. Hence, the observed pattern does not separate the species as predicted.

Additionally, phylogeny did not explain species relationships according to thermal tolerance. However, failure to detect statistical significance may be due to the rather low number of species included in the analyses. Small sample sizes have been shown to influence the uncertainty and the expected values of most indices of phylogenetic signal, including the Pagel's lambda ( $\lambda$ ) (Munkemüller *et al.*, 2012). Powerful phylogenetic comparative analyses typically demand trait and phylogenetic data for over 50 species (Molina-Venegas & Rodriguez, 2017). The genus *Limia* only has 22 described species (Rodriguez-Silva *et al.*, 2020), which simply cannot satisfy the sampling requirements for robust macroevolutionary inferences.

Temperature tolerance ranges have been shown to shape species distributions and community compositions for some ectotherms in both tropical and temperate climates. Snyder and Weathers (1975) offered experimental evidence on the close relationship between the range of temperature tolerance and the environmental temperature variation in the distribution of several species of amphibians, showing that an increase in the environmental temperature variation also increases the range of temperature tolerance and consequently the distribution range of species. Estimating temperature tolerances and temperature ranges through the analysis of lower (CTmin) and upper (CTmax) thermal limits has been shown to be an efficient and useful method to assess species' capacity to acclimate to temperature changes in several ectotherms including terrestrial species (i.e. arthropods, reptiles and amphibians) and aquatic organisms (i.e. arthropods, mollusks and fish), (Van Berkum, 1988; Sunday *et al.*, 2011; Buckley & Huey, 2016). However, when using this methodology, the results can be influenced by experimental protocols and conditions in which either CTmin or CTmax are measured. Factors such as acclimation temperature of individuals being tested, the cooling or heating rate used, and the non-lethal endpoint chosen by the experimenter to determine CTmin or CTmax can influence the results (Lutterschmidt & Hutchison, 1997). Fortunately, though, the method has been in use for a long time, which has allowed testing and standardizing protocols for different animal groups. Hence, the technique offers repeatable and rapid quantitative measure of the thermal limits as well as predicts optimal temperate ranges of multiple species (Fischer & Schlupp, 2009; Kingsolver & Umbanhowar, 2018). Although specimens used in this experiment were kept in common garden conditions for different lengths of time, which might influence their tolerance to critical thermal limits; we standardized the acclimation time to a specific temperature range (25 °C – 27 °C) for 45 days under laboratory conditions. This acclimation time is considerably longer than others previously reported in studies of thermal limits in ectothermic organisms (Chanthy *et al.*, 2012; Moyano *et al.*, 2017; Tongnunui & Beamish, 2017), which ensures our data truly reflects the actual thermal tolerances of the species.

Janzen (1967) predicted that species occurring in high altitude in the tropics are specialized for lower temperatures than are low altitude species, which should be better adapted to cope with warmer temperatures. However, our results do not offer support for this prediction suggesting that factors other than temperature shape the distribution in populations of livebearing fishes of the genus *Limia*. In general, species and populations widespread in lowland habitats (*L. perugiae* populations from Hispaniola and *L. vittata* from Cuba) seem to be very tolerant to extreme temperatures (CTmax and CTmin) suggesting that they could also live in mountainous habitats. Given this, what could explain that none of these two species are found in high elevation streams either in Cuba or Hispaniola? We suggest that this is probably due to biotic factors such as competition. In the case of *L. vittata* in Cuba other dominant livebearing fishes (genera *Girardinus* and *Gambusia*) exploit available niches in mountain streams and on Hispaniola other *Limia* species and also species of *Poecilia* (*P. dominicensis*, *P. hispaniolana* and *P. elegans*) seem to be restricting *L. perugiae* to lowland environments. Evolutionary trade-offs between broad tolerance and competitive habitats have been shown to be common in different taxa. For instance, Robinson and Terborgh (1995) showed that interspecific aggression more than habitat suitability might explain spatial segregation patterns observed in Amazonian birds, and Griffis and Jaeger (1998) defined interspecific competition as cause of extinction of a species of salamander (*Plethodon shenandoah*) in the mountains of Shenandoah National Park, Virginia, USA.

Conversely, among species with distribution ranges that mostly include mid-elevations, there is a less consistent pattern in tolerance to extreme temperatures but with a general trend towards lower ranges of tolerance. Such are the cases of *L. melanogaster* from Jamaica and *L. zonata* from Hispaniola, which showed low tolerance ranges and were particularly



sensitive to low temperatures. Our recent exploratory work in the Caribbean has recorded these two species associated with permanent freshwater springs and spring runs that buffer temperature fluctuations. The two species abovementioned seem to be physiologically adapted to relatively narrow fluctuations in temperature, which may explain their limited tolerance range.

Another result of our study that runs counter to Janzen's hypothesis is that two strictly mountainous and locally distributed populations of the species *L. versicolor* and *L. dominicensis*, exhibited relatively broad tolerance ranges similar to species that typically are widespread distributed in low elevation environments. Increasing altitude is always accompanied by a decrease in annual average temperature (Sarmiento, 1986), which may indicate high elevation organisms are better adapted to cope with low temperatures. This general pattern was also present in our analysis where the highest study site, in this case Puerto Escondido with one population of *Limia dominicensis*, exhibited the lowest climate overlap index with the rest of the other sites. However, in tropical ecosystems species living at high elevations might benefit from evolving broad thermal tolerance to deal with diurnal changes in temperature (Ghalambor *et al.*, 2006), which in turn might explain why the two species also show a moderate tolerance for high temperatures. Temperature tolerances of high and mid elevation populations of *Limia* species relate to results of other studies in tropical amphibians (Navas, 1996; Navas *et al.*, 2013), which showed that species occurring in intermediate elevations were likely stenothermic given the relative thermal stability of those habitats. Conversely, species from higher elevations seemed to have evolved to lead with more changeable temperature (differences between day and night temperatures) and consequently develop broader tolerance ranges.

Our results also provide insights into local physiological adaptations of thermal tolerance within species, which suggests that conspecific populations in diverse habitats have somewhat independent evolutionary pathways (Snyder & Weathers, 1975). First, *L. perugiae* from the south shore of Lake Enriquillo, near where *L. sulphurophila* is found, differed from other three populations by showing a narrower thermal breadth. This result together with the lack of phylogenetic signal in thermal tolerance for species emphasizes the importance of biogeographical processes more than just phylogenetic patterns in analyses of climatic niche (Coelho *et al.*, 2019). Second, *L. sulphurophila*, a locally distributed species mainly known from sulfur springs on the southeastern shore of Lake Enriquillo in the Dominican Republic (Rivas, 1980), seems to be locally adapted to live in a high temperature sulfidic environment and is also physiologically adapted to resist high temperatures. This may prevent competitive exclusion as shown in fish species from temperate climates (Ohlberger *et al.*, 2008).

Our study has implications for conservation and is also pertinent in the context of climate change and species resilience to short-term temperature spikes. Our data provide evidence of species and populations that would be more vulnerable to temperature variation. In this case, the ones occurring in cool permanent freshwater springs in mid elevations and *L. sulphurophila* (a local endemic species) seemed to be more susceptible to temperature fluctuations because of their narrower thermal breadth. Another issue that may affect conservation of native *Limia* species is the introduction of invasive livebearing fishes, such as *Poecilia reticulata* (Guppy). This species has recently been reported as one of the most tolerant ornamental fish to extreme temperatures (Yanar *et al.*, 2019), which may be additional evidence of the invasive success of guppies and in some extent explain why this species becoming dominant in tropical ecosystems.

The implications of temperature for fish physiology and fitness (Niehaus *et al.*, 2012; Payne *et al.*, 2016) make the analysis of thermal limits particularly important in determining distribution of fishes (Culumber *et al.*, 2012). Even though our study does not provide a

comprehensive test for Janzen's hypothesis, it presents evidence at local scales to analyze how elevational gradients may affect the distribution of freshwater fishes, which is a barely studied zoological group in the Caribbean. While it does not offer evidence supporting Janzen's predictions about climatic variation across elevations, physiological adaptation and species distribution for this group of fish; the study emphasizes the importance of testing the validity of Janzen's mountain passes hypothesis across multiple taxa. In addition, like previous studies this work stresses the significance of other factors such as species interactions, diet specializations, and even thermoregulatory behavior [as shown by Muñoz & Bodensteiner (2019) in Caribbean anoles] when interpreting current altitudinal distribution patterns of species.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by the National Geographic Society (WW-054R-17) and the University of Oklahoma. We would like to thank the governments and corresponding ministries of Jamaica and the Dominican Republic for kindly issuing collecting permits. In addition, we thank to the Museo Nacional de Historia Natural "Prof. Eugenio de Jesus Marcano" in Santo Domingo, Dominican Republic and especially to Patricia Torres Pineda and Carlos Suriel. We also thank Carlos Rodriguez from the Ministerio de Educación Superior, Ciencia y Tecnología in the Dominican Republic for his support. Thanks to Ricardo Betancur and Emanuell Ribero their insights and for helping with the analysis of phylogenetic signal. Thanks to Caryn Vaughn, Laura Stein and Bruce Hoagland for their advice and comments on the manuscript. We are grateful to Carolyn Burt, Kerri-Ann Bennett, Stephan Bräger, Heriberto Encarnación Lara, Kenia Ng Alvarado, and Marcos José Rodriguez for help with fieldwork. Trai Spikes, Sophie Huebler, Margaret Zwick, Zeeshawn Beg, and Nabiha Ahmad helped with fish care. Gabriel Costa helped with statistical analysis. Finally, we are grateful to the reviewers for constructive comments on the manuscript.

#### LITERATURE CITED

- Arnaudo, M. E., N. Toledo, L. Soibelzonand, & P. Bona. 2019. Phylogenetic signal analysis in the basicranium of Ursidae (Carnivora, Mammalia). *PeerJ*:e6597. <https://doi.org/10.7717/peerj.6597>
- Beitinger, T. L., W. A. Bennett, & R. W. McCauley. 2000. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature. *Environmental Biology of Fishes*, 58: 237–275.
- Buckley, L. B., & R. B. Huey. 2016. Temperature extremes: geographic patterns, recent changes, and implications for organismal vulnerabilities. *Global Change Biology*, 22: 3829–3842. <https://doi:10.1111/gcb.13313>
- Burgess, G. H., & R. Franz. 1989. Zoogeography of the Antillean freshwater fish fauna. In: Woods, C. A. & F. E. Sergile (Eds) *Biogeography of the West Indies: Patterns and Perspectives*. CRF Press, Boca Raton FL, 263–304.
- Carvajal-Quintero, J. D., F. Escobar, F. Alvarado, F. A. Villa-Navarro, U. Jaramillo-Villa, & J. A. Maldonado-Ocampo. 2015. Variation in freshwater fish assemblages along a regional elevation gradient in the northern Andes, Colombia. *Ecology and Evolution*, 5 (13): 2608–2620.

- Chantry, P., R. J. Martin, R. V. Gunning, & N. R. Andrew. 2012. The effects of thermal acclimation on lethal temperatures and critical thermal limits in the green vegetable bug, *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae). *Frontiers in Physiology*, 3: 465. <https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00465>
- Coelho, M. T. P., J. F. B. Rodrigues, J. A. F. Diniz-Filho, & T. F. Rangel. 2019. Biogeographical history constrains climatic niche diversification without adaptive forces driving evolution. *Journal of Biogeography*, 46: 1020–1028. <https://doi.org/10.1111/jbi.13553>
- Cowles, R. B., & C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 83: 265–296.
- Culumber, Z. W., D. B. Shepard, S. W. Coleman, G. G. Rosenthal, & M. Tobler. 2012. Physiological adaptation along environmental gradients and replicated hybrid zone structure in swordtails (Teleostei: *Xiphophorus*). *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 1800–1814.
- Fischer, C., & I. Schlupp. 2009. Differences in thermal tolerance in coexisting sexual and asexual mollies (*Poecilia*, Poeciliidae, Teleostei). *Journal of Fish Biology*, 74: 1662–1668. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02214.x>
- Ghalambor, C. K., R. B. Huey, P. R. Martin, J. J. Tewksbury, & G. Wang. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, 16 (1): 5–17. <https://doi.org/10.1093/icb/icj003>
- Gilbert, P. S., J. Wu, M. W. Simon, J. S. Sinsheimer, & M. E. Alfaro. 2018. Filtering nucleotide sites by phylogenetic signal to noise ratio increases confidence in the Neoaves phylogeny generated from ultraconserved elements. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 126: 116–128. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.03.033>
- Gingras, B., E. Mohandesan, D. Boko, & W. F. Tecumseh. 2013. Phylogenetic signal in the acoustic parameters of the advertisement calls of four clades of anurans. *BMC Evolutionary Biology*, 13: 134. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-134>
- Graham, C. H., A. C. Carnaval, C. D. Cadena, K. R. Zamudio, T. E. Roberts, & J. L. Parra. 2014. The origin and maintenance of montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography*, 37: 711–719. <https://doi.org/10.1111/ecog.00578>
- Griffis, M. R., & R. G. Jaeger. 1998. Competition leads to an extinction-prone species of salamander: interspecific territoriality in a metapopulation. *Ecology*, 79: 2494–2502.
- Hamilton, A. 2001. Phylogeny of *Limia* (Teleostei: Poeciliidae) based on NADH dehydrogenase subunit 2 sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19 (2): 277–289. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0919>
- Hijmans, R. J. 2020. Raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 3.0–12. <https://CRAN.R-project.org/package=raster> (accessed: 06/20/2020).
- Hua, X. 2016. The impact of seasonality on niche breadth, distribution range and species richness: a theoretical exploration of Janzen's hypothesis. *Proceedings Biological Sciences*, 283 (1835): 20160349. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0349>

- Janzen, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist*, 101: 233–247. <https://doi.org/10.1086/282487>
- Jaramillo-Villa, U., J. A. Maldonado-Ocampo, & F. Escobar. 2010. Altitudinal variation in fish assemblage diversity in streams of the central Andes of Colombia. *Journal of Fish Biology*, 76: 2401–2417. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02629.x>
- Kamilar, J. M., & N. Cooper. 2013. Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences*, 368: 20120341. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0341>
- Kingsolver, J. G., & J. Umbanhowar. 2018. The analysis and interpretation of critical temperatures. *Journal of Experimental Biology*, 2018 (221). <https://jeb167858>. doi:10.1242/jeb.167858
- Layne, J. R. Jr., & D. L. Claussen. 1982. The time courses of CTMax and CTMin acclimation in the salamander *Desmognathus fuscus*. *Journal of Thermal Biology*, 7 (3): 139–141.
- Leiva, F. P., P. Calosi, & W. C. E. P. Verberk. 2019. Scaling of thermal tolerance with body mass and genome size in ectotherms: a comparison between water–and air–breathers. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences*, 374: 20190035. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2019.0035>
- Lowe, C. H., & V. J. Vance. 1955. Acclimation of the critical thermal maximum of the reptile *Urosaurus ornatus*. *Science*, 122: 73–74.
- Lutterschmidt, W. I., & V. H. Hutchison. 1997. The critical thermal maximum: data to support the onset of muscle spasm as the definitive end point. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 1553–1560.
- McCain, C. M. 2009. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be ‘higher’ in the tropics. *Ecology Letters*, 12: 550–560. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01308.x>
- Molina-Venegas, R., & M. A. Rodriguez. 2017. Revisiting phylogenetic signal; strong or negligible impacts of polytomies and branch length information? *BMC Evolutionary Biology*, 17 (53): 1–10.
- Moyano, M., C. Candebat, Y. Ruhbaum, S. Alvarez-Fernandez, G. Claireaux, J. L. Zambonino-Infante, & M. A. Peck. 2017. Effects of warming rate, acclimation temperature and ontogeny on the critical thermal maximum of temperate marine fish larvae. *Plos One*, 12 (7): e0179928. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179928>
- Munkemüller, T., S. Lavergne, B. Bzeznik, S. Dray, T. Jombart, K. Schiffers, & W. Thuiller. 2012. How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 743–756. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x>
- Muñoz, M. M., J. E. Wegener, & A. C. Algar. 2014. Untangling intra– and interspecific effects on body size clines reveals divergent processes structuring convergent patterns in *Anolis* lizards. *American Naturalist*, 184: 636–646.
- Muñoz, M. M., & B. L. Bodensteiner. 2019. Janzen’s hypothesis meets the Bogert effect: Connecting climate variation, thermoregulatory behavior and rates of physiological evolution. *Integrative Organismal Biology*, 1–12. <https://doi.org/10.1093/iob/oby002>

- Navas, C. A. 1996. Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation neotropical anurans. *Oecologia*, 108: 617–626. <https://doi.org/10.1007/BF00329034>
- Navas, C. A., J. M. Carvajalino-Fernández, L. P. Saboyá-Acosta, L. A. Rueda-Solano, & M. A. Carvajalino-Fernández. 2013. The body temperature of active amphibians along a tropical elevation gradient: Patterns of mean and variance and inference from environmental data. *Functional Ecology*, 27: 1145–1154. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12106>
- Niehaus, A. C., M. J. Jr. Angilletta, M. W. Sears, C. E. Franklin, & R. S. Wilson. 2012. Predicting the physiological performance of ectotherms in fluctuating thermal environments. *Journal of Experimental Biology*, 215: 694–701. <https://doi.org/10.1242/jeb.058032>
- Ohlberger, J., T. Mehner, G. Staaks, & F. Hölker. 2008. Temperature-related physiological adaptations promote ecological divergence in a sympatric species pair of temperate freshwater fish, *Coregonus* spp. *Functional Ecology*, 22: 501–508.
- Pagel, M. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences*, 255: 37–45. <https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0006>
- Payne, N. L., J. A. Smith, D. E. van der Meulen, M. D. Taylor, Y. Y. Watanabe, A. Takahashi, T. A. Marzullo, C. A. Gray, G. Cadiou, & I. M. Suthers. 2016. Temperature dependence of fish performance in the wild: links with species biogeography and physiological thermal tolerance. *Functional Ecology*, 30 (6): 903–912. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12618>
- Pintanel, P., M. Tejedo, S. R. Ron, G. A. Llorente, & A. Merino-Viteri. 2019. Elevational and microclimatic drivers of thermal tolerance in Andean *Pristimantis* frogs. *Journal of Biogeography*, 46: 1664–1675. <https://doi.org/10.1111/jbi.13596>
- Polato, N. R., B. A. Gill, A. A. Shah, M. M. Gray, K. L. Casner, A. Barthelet, & K. R. Zamudio. 2018. Narrow thermal tolerance and low dispersal drive higher speciation in tropical mountains. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115: 12471–12476. <https://doi.org/10.1073/pnas.1809326115>
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Revell, L. J. 2012. Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 217–222. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- Rivas, L. R. 1980. Eight new species of poeciliid fishes of the genus *Limia* from Hispaniola. *Northeast Gulf Science*, 4 (1): 28–38.
- Robinson, S. K., & J. Terborgh. 1995. Interspecific aggression and habitat selection by Amazonian birds. *Journal of Animal Ecology*, 64: 1–11.
- Rodríguez, C. M. 1997. Phylogenetic analysis of the tribe Poeciliini (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Copeia*, 1997 (4): 663–679.



- Rodriguez-Silva, R., P. Torres-Pineda, & J. Josaphat. 2020. *Limia mandibularis*, a new livebearing fish (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) from Lake Miragoane, Haiti. *Zootaxa*, 4768 (3): 395–404. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4768.3.6>
- Rodriguez, R. S., P. Torres-Pineda, C. M. Rodriguez, & I. Schlupp. 2020. Distribution range extension of Yaguajal Limia, *Limia yaguajali* (Teleostei: Poeciliidae) from north of the Dominican Republic, Hispaniola. *Novitates Caribaea*, 15: 127–133.
- Sarmiento, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. (11–46). In: Vuilleumier, F., & M. Monasterio (Eds.). *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press, New York, 649 pp.
- Snyder, G. K., & W. W. Weathers. 1975. Temperature adaptations in amphibians. *American Naturalist*, 109: 93–101.
- Spotila, J. R. 1972. Role of temperature and water in the ecology of lungless salamanders. *Ecological Monographs*, 42 (1972): 95–125.
- Sunday, J. M., A. E. Bates, & N. K. Dulvy. 2011. Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proceedings of Biological Sciences*, 278: 1823–1830.
- Tongnunui, S., & F. W. H. Beamish. 2017. Critical thermal maximum, temperature acclimation and climate effects on Thai freshwater fishes. *Environment Asia*, 10 (1): 109–117.
- Valdivieso, D., & J. R. Tamsitt. 1974. Thermal relationships of the neo-tropical frog *Hyla labialis* (Anura: Hylidae). *Life Sciences Occasional Papers Royal Ontario Museum*, 26: 1–10.
- Van Berkum, F. H. 1988. Latitudinal patterns of the thermal sensitivity of sprint speed in lizards. *American Naturalist*, 132: 327–343.
- Weaver, P. F., O. Tello, J. Krieger, A. Marmolejo, K. F. Weaver, J. V. Garcia, & A. Cruz. 2016a. Hypersalinity drives physiological and morphological changes in *Limia perugiae* (Poeciliidae). *Biology Open*, 5: 1093–1101.
- Weaver, P. F., A. Cruz, S. Johnson, J. Dupin, & K. F. Weaver. 2016b. Colonizing the Caribbean: biogeography and evolution of livebearing fishes of the genus *Limia* (Poeciliidae). *Journal of Biogeography*, 43: 1808–1819. <https://doi.org/10.1111/jbi.12798>
- Wollenberg, K. C., I. J. Wang, R. E. Glor, & J. B. Losos. 2013. Determinism in the diversification of Hispaniolan trunk-ground anolis (*Anolis cybotes* species complex). *Evolution*, 67: 3175–3190. <https://doi.org/10.1111/evo.12184>
- Yanar, M., S. Erdoğan, & M. Kumlu. 2019. Thermal tolerance of thirteen popular ornamental fish species. *Aquaculture*, 501: 382–386. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.11.041>



RELACIÓN DE LA DENSIDAD E INTENSIDAD DE PASTOREO  
DE LOS PECES HERBÍVOROS (SCARIDAE Y ACANTHURIDAE)  
CON LAS MACROALGAS EN EL OCCIDENTE DE CUBA

**Relationship of the density and intensity of grazing of herbivore fishes  
(Scaridae and Acanthuridae) with macroalgae in western Cuba**

Delmis Cabrera-Guerra<sup>1a\*</sup>, Pedro P. Chevalier-Monteagudo<sup>1b</sup>,  
Víctor Macías-Flores<sup>1c</sup> y Dorka Cobián-Rojas<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Acuario Nacional de Cuba. <sup>1a</sup>[orcid.org/0000-0001-8339-7506](https://orcid.org/0000-0001-8339-7506); <sup>1b</sup>[orcid.org/0000-0003-2135-6121](https://orcid.org/0000-0003-2135-6121), pedroc@acuaronacional.cu; <sup>1c</sup>[orcid.org/0000-0002-7288-1148](https://orcid.org/0000-0002-7288-1148), vmaciasflores.39@gmail.com. <sup>2</sup>Centro de Investigaciones y Servicios Ambientales del Parque Nacional Guanahacabibes; [orcid.org/0000-0002-3290-9011](https://orcid.org/0000-0002-3290-9011), dorkacobianrojas79@gmail.com. \*Para correspondencia: delmisc1990@gmail.com.

RESUMEN

Los peces de las familias Scaridae y Acanthuridae son herbívoros que controlan el crecimiento algal sobre los corales. Su exclusión por la pesca ilícita y el desarrollo costero conduce rápidamente al dominio de las macroalgas en el arrecife. Para estimar la densidad e intensidad de pastoreo de Scaridae y Acanthuridae y su relación con la cobertura de macroalgas, se seleccionaron dos veriles en el Parque Nacional Guanahacabibes (PNG) y uno en La Habana (LH), este último con elevada degradación antrópica. Se usaron video-cuadrantes de 1 m<sup>2</sup> para obtener la densidad de peces (individuos/m<sup>2</sup>) e intensidad de pastoreo (mordidas/5 minutos\*m<sup>2</sup>) y cuadrantes de 25x25 cm para la abundancia relativa de macroalgas. Se identificaron diez especies, Scaridae predominó en el PNG y Acanthuridae en LH. La pérdida de Scaridae en LH, implica que Acanthuridae representa un exceso de un grupo funcional que no provee el sustrato desnudo para el reclutamiento coralino. Hubo fuerte correlación positiva entre la densidad e intensidad de pastoreo de Scaridae con *Halimeda*, dado que en el PNG esta alga se favorece y constituye un alimento recurrente y eficiente para Scaridae. En LH predominaron algas bioindicadoras de eutrofización como *Styopodium* y sólo mostró correlación positiva con Acanthuridae. Estos peces consumen las epífitas sobre *Styopodium*, y sus tasas de pastoreo son más altas, lo cual contribuye al cultivo de algas cespitosas, fuertes competidoras del espacio con los corales. De ahí la importancia de presentar comunidades más equitativas con diferentes grupos funcionales de peces herbívoros que contribuyan a un control más efectivo de las macroalgas.

*Palabras clave:* herbivorismo, arrecife, Parque Nacional Guanahacabibes, sobrepesca.

ABSTRACT

The fish families Scaridae and Acanthuridae are herbivorous that control algal growth on corals. Their exclusion due to illegal fishing and coastal development quickly leads to the dominance of macroalgae on the reef. To estimate the density and intensity of grazing of Scaridae and Acanthuridae and their relationship with macroalgae cover, two terraces were selected in the Guanahacabibes National Park (PNG) and one in Havana (LH), the latter with high anthropic degradation. Video-quadrants of 1 m<sup>2</sup> were used to obtain the density of fish (individuals/m<sup>2</sup>) and grazing intensity (bites/5 minutes\*m<sup>2</sup>) and quadrants of 25x25 cm for the relative abundance of macroalgae. Ten species were identified, Scaridae predominated in PNG and Acanthuridae in LH. The loss of Scaridae in LH implies that Acanthuridae represents an excess of a functional group that does not provide the bare substrate for coral recruitment.

There was a strong positive correlation between the density and intensity of grazing of Scaridae with *Halimeda*, since in PNG this alga is favored and constitutes a recurrent and efficient food for Scaridae. In LH, eutrophication bioindicator algae such as *Styopodium* predominated and only showed a positive correlation with Acanthuridae. These fish consume the epiphytes on *Styopodium*, and their grazing rates are higher, which contributes to the cultivation of turf algae, strong competitors for space with corals. Hence the importance of presenting more equitable communities with different functional groups of herbivorous fish that contribute to a more effective control of macroalgae.

*Keywords:* herbivorism, reef, Guanahacabibes National Park, overfishing.

## INTRODUCCIÓN

En la actualidad, los arrecifes coralinos se encuentran muy degradados en muchas partes del mundo debido a eventos masivos de blanqueamiento, brotes de enfermedades, huracanes, la sobrepesca y la eutrofización (Schutte *et al.*, 2010; Jackson *et al.*, 2014; Duran *et al.*, 2018). Esta vulnerabilidad puede ser aprovechada por las algas, las cuales compiten por el espacio con los corales, consiguen crecer sobre los corales vecinos o sus reclutas. Si estos procesos se extienden exitosamente en el tiempo, podría traer consigo un desfavorable cambio de fase, desde un ecosistema dominado por corales a uno dominado por algas (Mumby *et al.*, 2014).

La actividad alimentaria de los organismos herbívoros marinos cumple numerosas funciones en el arrecife, entre ellas está el control de las algas, es la vía por la cual los consumidores primarios transforman la producción primaria, y finalmente, provee un sustrato para los nuevos reclutas de coral (Fox y Bellwood, 2007). Scaridae y Acanthuridae son dos familias de peces herbívoros cuya intensidad de pastoreo pudiera marcar la diferencia en un cambio de fase (Cheal *et al.*, 2010). Incluso pueden consumir aquellas especies de algas que producen químicos alelopáticos muy tóxicos para los corales (Luna-Ortega y de la Cruz, 2017), pero no todos consumen los mismos tipos de algas, a la misma velocidad o de la misma manera. De ahí la importancia de considerar la diversidad funcional dentro del gremio (Edwards *et al.*, 2014). De acuerdo a la morfología y a la conducta alimentaria, Scaridae se clasifica funcionalmente como raspadores/excavadores y Acanthuridae como picoteadores/detritivores (Green y Bellwood, 2009). Sin embargo, el elevado cubrimiento algal no siempre implica mayor densidad de herbívoros. Cuando las algas, sobre todo foliosas, absorben gran cantidad de compuestos nitrogenados, no suelen ser agradables al gusto de los peces, por lo que la distribución e intensidad de pastoreo de estos peces puede estar condicionada por la calidad del alimento (Den Haan *et al.*, 2013; Arias-González *et al.*, 2017).

La problemática actual se extiende hacia la pérdida de estas especies, principalmente Scaridae, por la pesca indiscriminada, actividad que ha sido la fuente vital de ingresos y alimentos para miles de personas en las regiones costeras (Taylor *et al.*, 2015; Mumby, 2016). La exclusión de los herbívoros por la explotación pesquera y el desarrollo costero progresivo conducen de manera rápida y constante al dominio de las macroalgas en muchos ecosistemas marinos y a su consecuente degradación (Burkepile y Hay, 2011; Östman *et al.*, 2016; Arias-González *et al.*, 2017).

Cuba no escapa a esta situación y un ejemplo de ello son los arrecifes de La Habana, cuya ictiofauna se compone en su mayoría de especies pequeñas y de nivel trófico bajo, además de una escasez de peces carnívoros, por lo que la presión pesquera se enfoca hacia especies de mediano tamaño como Scaridae y Acanthuridae (Aguilar, 2005; Duran y Claro, 2009; González-Sansón y Aguilar, 2010; García-Rodríguez *et al.*, 2012; Duran *et al.*, 2018). Debido a estas agravantes, en Cuba se adoptan medidas de conservación dirigidas a Acanthuridae y Scaridae, las cuales se exponen en la Resolución 160/2011 del CITMA, aunque en las zonas costeras de gran impacto

antrópico es muy difícil controlar la pesca. Una herramienta que contribuye a la conservación de las comunidades de peces son las Áreas Marinas Protegidas (AMP), (Cobián-Rojas *et al.*, 2011). El monitoreo sistemático de la ictiofauna dentro de las mismas, asegura evaluar la efectividad en el manejo y conservación de sus ecosistemas marinos. Lamentablemente, son pocos los estudios enfocados en los peces herbívoros del occidente cubano (Durán y Claro, 2009; Cabrera-Guerra *et al.*, 2018; Delfín, 2018), además, carecemos de un conocimiento exhaustivo y necesario sobre la magnitud de las afectaciones que enfrentan los peces herbívoros en los arrecifes de Cuba y cómo estas condicionan su distribución y actividad alimentaria.

## OBJETIVOS

- Estimar la densidad e intensidad de pastoreo de Scaridae y Acanthuridae y su relación con la cobertura de macroalgas, en dos localidades occidentales de Cuba con diferente nivel de protección.

## MATERIALES Y MÉTODOS

*Áreas de estudio.* Se seleccionaron dos localidades del Occidente de Cuba: el Parque Nacional Guanahacabibes (PNG) con dos sitios de estudio y La Habana (LH) con un sitio (Fig. 1). La península de Guanahacabibes se encuentra ubicada en la parte más occidental del Municipio de Sandino, provincia Pinar del Río y se declara Reserva de la Biosfera para la UNESCO en 1987. Dada la elevada diversidad biológica y el buen estado de conservación, el Parque Nacional fue declarado legalmente el 14 de diciembre del 2001. La península es de conformación cársica y al no existir ríos, el escurrimiento terrígeno proviene de los manantiales subterráneos. En su vecindad no existen grandes asentamientos poblacionales que contribuyan a la contaminación o pesca excesiva. A excepción de la comunidad costera La Bajada que realiza actividades de pesca solo a cordel y anzuelo en un pequeño sector Bajada-Uvero Quemado, definido en la zonificación funcional del área protegida (Cobián-Rojas, 2016). El arrecife es de tipo costero cuyo perfil es el de una terraza única que culmina con un escarpe profundo de estructura variada con abundantes grietas y túneles irregulares a los cuales se asocia una amplia diversidad de peces (Cobián-Rojas *et al.*, 2011). Los sitios de estudio: Laberinto y Yemayá se encuentran dentro de los límites del Parque Nacional y son estaciones de buceo recreativo administrados por el Centro Internacional de Buceo María la Gorda (Cobián-Rojas, 2016).

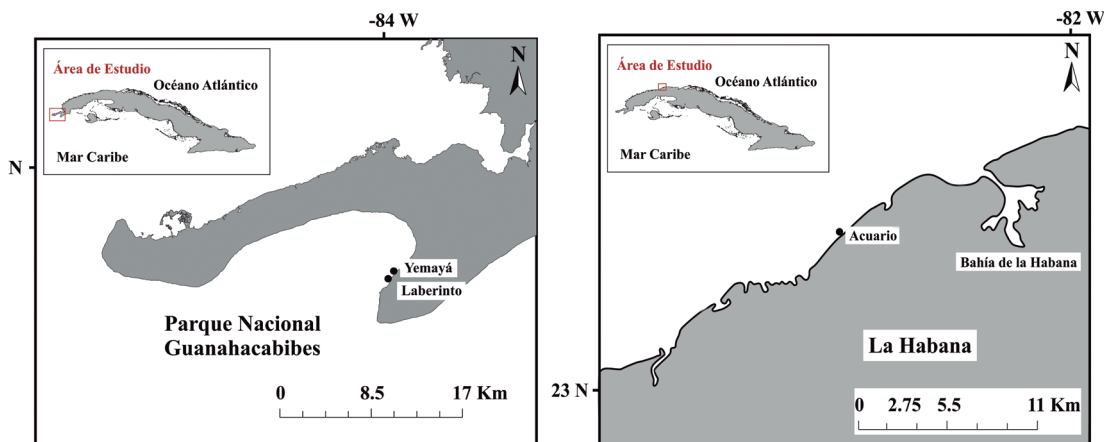


Figura 1. Ubicación de las localidades y sitios de estudio, en el occidente de Cuba. A, Parque Nacional Guanahacabibes; B, La Habana.

La otra localidad seleccionada fue La Habana (LH), la cual constituye la capital de Cuba, presenta un mayor desarrollo urbanístico y densidad poblacional que en el resto en las provincias. La ictiofauna de los arrecifes de coral a lo largo de la costa habanera está sometida a la contaminación y pesca excesiva por lo que el efecto más evidente es la casi total ausencia de especies de tamaño grande y mediano (González-Sansón y Aguilar, 2010; Duran *et al.*, 2018), además de recibir la fuerte contaminación del río Almendares, lugar con elevada eutrofización y residuales industriales tóxicos (Olivares-Rieumont *et al.*, 2005; Santana-Romero *et al.*, 2012). El sitio de estudio en LH está frente a la costa del Acuario Nacional de Cuba. Aquí toda la franja costera hasta los siete metros de profundidad es una explanada rocosa con muy pocos refugios y no existen grandes porciones de fondos blandos (González-Sansón y Aguilar, 2010). Durante el invierno, la línea costera está sometida a un fuerte embate del oleaje que puede implicar penetraciones del mar y aumento del deterioro de las comunidades de coral (González-Sansón y Aguilar, 2010).

*Metodología de muestreo y análisis de los datos.* Entre septiembre del 2016 y abril del 2017, se muestreó el veril superior de cada sitio de estudio dos veces, una en el periodo lluvioso (mayo-octubre) y otro en el poco lluvioso (noviembre-abril). Se empleó la metodología descrita por Steneck (1983) pero usando video-cuadrantes. Esta consiste en fijar al fondo una cámara de alta definición GoPro HERO 3 usando una plomada y filmar, durante cinco minutos, todos los peces en un cuadrante de 1 m<sup>2</sup>. El procedimiento se repitió hasta completar diez marcos al azar en cada muestreo. Los videos fueron analizados en la computadora, se contaron todos los individuos observados pertenecientes a las familias Acanthuridae y Scaridae y se clasificaron entre juveniles y adultos según el patrón de coloración descritos por Human y DeLoach (2014) y Froese y Pauly (2019). Además, se contó la cantidad de mordiscos que realizó cada individuo sobre el sustrato dentro del cuadrante, esto constituyó la intensidad de pastoreo y se da en Mordidas/5 minutos\*m<sup>2</sup>. Se conoce la presencia de la especie *Acanthurus bahianus*, conviviendo con *Acanthurus tractus*, en el archipiélago cubano a partir de estudios genético-moleculares (Castellanos-Gell *et al.*, 2012). Teniendo en cuenta que mediante los video-cuadrantes dichas especies no pueden diferenciarse se considerarán, en este documento, como un complejo *Acanthurus bahianus/tractus*.

Simultáneamente, se usó la metodología AGRRA (2001) para el muestreo de las macroalgas. Una cuerda de 10 m extendida al azar sobre la superficie del arrecife corresponde a un transecto y se coloca un cuadrante de 25x25 cm sobre el sustrato. En cada muestreo se realizaron seis transectos para obtener 30 cuadrantes en total. Para hallar la abundancia relativa de las algas erectas grandes, mayores de un cm (macroalgas frondosas), se anota el porciento de algas clasificadas hasta el taxón más bajo posible y se dividieron en los diferentes grupos morfo-funcionales (GMF) descritos por Littler y Littler (1984) y Steneck y Dethier (1994): foliosas, globosas, filamentosas, corticadas, coriáceas, calcáreas articuladas y costrosas.

A partir de la composición cuantitativa de todos los individuos de peces, se calculó el número de especies (S), el número total de individuos y la densidad media expresada como número de individuos/m<sup>2</sup>. En el análisis de la variación temporal y espacial, se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para detectar diferencias significativas y se realizó una comparación múltiple de media por rangos. Para declarar diferencias significativas, se tomó el nivel de significación  $p < 0.05$ . Para medir la asociación entre la densidad e intensidad de pastoreo con la cobertura de las diferentes macroalgas, se utilizó la correlación no paramétrica de Spearman. Todos los análisis y gráficos se realizaron mediante los programas Statistica 8 y Excel de Office 2016.

## RESULTADOS

Entre las dos localidades se hallaron 10 especies de peces herbívoros incluidos en las familias Acanthuridae y Scaridae, las cuales se muestran en la Tabla I. En el PNG se identificaron 446 individuos agrupados en ocho especies. De la familia Scaridae, se observaron tres especies del género *Sparisoma* y tres del género *Scarus*, donde *Scarus iseri* fue la más dominante y *Scarus taeniopterus* y *Sparisoma chrysopterus* fueron las más raras; por parte de Acanthuridae se observaron *Acanthurus bahianus/tractus* y *Acanthurus coeruleus*. En LH se identificaron 208 individuos agrupados en siete especies. De la familia Acanthuridae se observaron tres especies y *A. bahianus/tractus* fue la más abundante. Del género *Scarus* no se identificó ninguna especie y el género *Sparisoma* quedó mejor representado con cuatro especies, donde *S. aurofrenatum* fue la más abundante.

Tabla I. Abundancia y promedio de mordiscos de juveniles y adultos de Scaridae y Acanthuridae observados en el Parque Nacional Guanahacabibes y La Habana

Localidad/Sitio	Familia/Especies	AT (%)	AJ	AA	PMJ ( $\pm$ EE)	PMA ( $\pm$ EE)
Parque Nacional Guanahacabibes						
Laberinto	Acanthuridae					
	<i>Acanthurus coeruleus</i> Bloch y Schneider, 1801	31 (15.34)		31		8 (3.39)
	<i>Acanthurus bahianus/tractus</i> Castelnau, 1 855/ Poey, 1860	1 (0.49)		1		
	Scaridae					
	<i>Scarus iseri</i> (Bloch, 1789)	85 (42.07)	67	18	58.86 (19.65)	31 (15.95)
	<i>Sparisoma aurofrenatum</i> (Valenciennes, 1840)	52 (25.74)	47	5	10.71 (4.3)	
	<i>Sparisoma viride</i> (Bonnaterre, 1788)	25 (12.37)	22	3	20 (9.6)	
	<i>Scarus vetula</i> Bloch y Schneider, 1801	4 (1.98)	4		31	
	<i>Scarus taeniopterus</i> Desmarest, 1831	2 (0.99)	2		20(14)	
	<i>Sparisoma chrysopterus</i> (Bloch y Schneider, 1801)	2 (0.99)		2		

Tabla I. Continuación

Localidad/Sitio	Familia/Especies	AT (%)	AJ	AA	PMJ ( $\pm$ EE)	PMA ( $\pm$ EE)
Yemayá	Acanthuridae					
	<i>Acanthurus coeruleus</i>	34 (13.93)		34		3 1(10.10)
	Scaridae					
	<i>Scarus iseri</i>	93 (38.11)	83	10	56 (18.24)	2
	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	86 (35.24)	73	13	16.5 (4.15)	5
	<i>Scarus taeniopterus</i>	16 (6.55)	12	4	184	12 (0)
	<i>Sparisoma viride</i>	15 (6.14)	12	3	7.5 (2.72)	
La Habana						
Acuario	Acanthuridae					
	<i>Acanthurus bahianus/tractus</i> Castelnau, 1855/ Poey, 1860	111 (53.36)	58	53	44.92 (6.28)	46.4 (27.4)
	<i>Acanthurus coeruleus</i>	20 (9.61)	13	7	13(5)	5 (1)
	<i>Acanthurus chirurgus</i> (Bloch, 1787)	11 (5.28)		11		86
	Scaridae					
	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	58 (28.84)	46	12	12.18 (3)	2
	<i>Sparisoma chrysopterus</i>	4 (1.92)		4		
	<i>Sparisoma viride</i>	3 (1.44)	3			
	<i>Sparisoma rubripinne</i> (Valenciennes, 1840)	1 (0.48)	1		13	

AT y %: Abundancia total y Abundancia relativa en porcentaje, respectivamente. AJ y AA: Abundancia de juveniles y adultos respectivamente. PMJ y PMA: Promedio de mordiscos de juveniles y adultos respectivamente. EE: Error Estándar. Los valores promedio sin EE corresponden a los mordiscos de un individuo.

Sobre la intensidad de pastoreo, en el PNG, no se observaron diferencias significativas en Scaridae, pero en el periodo lluvioso hubo mayor actividad alimentaria. En cuanto a Acanthuridae, la intensidad de pastoreo de los adultos observados resultó con diferencias significativas y fue mayor en el periodo lluvioso. En LH, Scaridae mostró diferencias significativas y sólo se observó esta actividad en los juveniles, la cual fue mayor en el periodo lluvioso. En Acanthuridae no se observaron diferencias significativas y en ambos periodos estacionales, los juveniles mostraron mayor intensidad de pastoreo (Fig. 2).

En cuanto a la cobertura de macroalgas, se identificaron 13 géneros en total (cinco Chlorophyta, cuatro Rhodophyta y cuatro Phaeophyceae) agrupados en cinco GMF. En LH se observaron los 13 géneros identificados y en el PNG estuvieron presentes ocho de ellos (Tabla II).



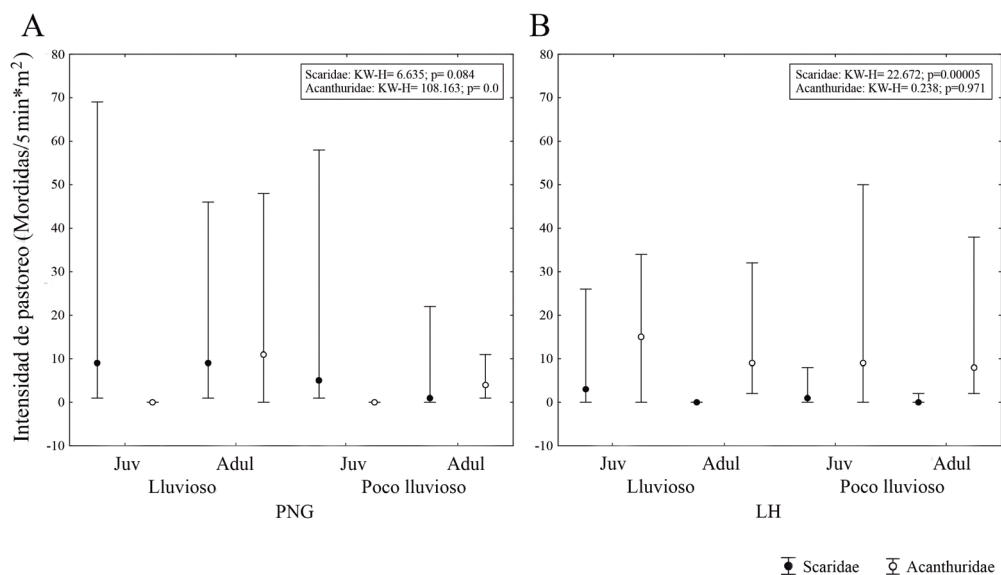


Figura 2. Intensidad de pastoreo (mordidas/5 minutos\* $m^2$ ) de juveniles y adultos de Scaridae y Acanthuridae en dos localidades occidentales de Cuba durante periodos lluvioso y poco lluvioso. Scaridae, círculos negros; Acanthuridae, círculos blancos; PNG, Parque Nacional Guanahacabibes; LH, La Habana (LH); KW-H, valor del test de Kruskal-Wallis.

Tabla II. Grupos morfo-funcionales y géneros de algas identificados en el Parque Nacional Guanahacabibes y La Habana

Grupo Morfo-Funcional	Parque Nacional Guanahacabibes	La Habana
<i>Dictyota</i> spp.	X	X
<i>Martensia</i> spp.		X
<i>Styopodium</i> spp.		X
<i>Valonia</i> spp.	X	X
Filamentosas		
<i>Bryopsis</i> spp.	X	X
Calcáreas articuladas		
<i>Amphiroa</i> spp.	X	X
<i>Jania</i> spp.		X
<i>Halimeda</i> spp.	X	X
<i>Penicillus</i> spp.	X	X
<i>Sargassum</i> spp.	X	X
<i>Lobophora</i> spp.	X	X
<i>Rhypocephalus</i> spp.		X
<i>Laurencia</i> spp.		X

En el PNG ambos periodos estacionales mostraron mayor representación de algas foliosas y globosas (Fig. 3), donde *Dictyota* spp. fue el género que más se destacó. De los dos géneros observados de algas calcáreas articuladas, *Halimeda* spp. fue el más representativo y

*Lobophora* spp. en las macrofitas coriáceas. En LH predominaron las algas macrofitas coriáceas en ambos periodos estacionales (Fig. 3), donde *Sargassum* spp. mostró mayor representación. De las calcáreas articuladas, *Amphiroa* spp. fue la más abundante y de las foliosas y globosas, se destacó *Styopodium* spp. Además, LH fue la única localidad que mostró algas macrofitas corticadas, representadas sólo por el género *Laurencia* en el período poco lluvioso.

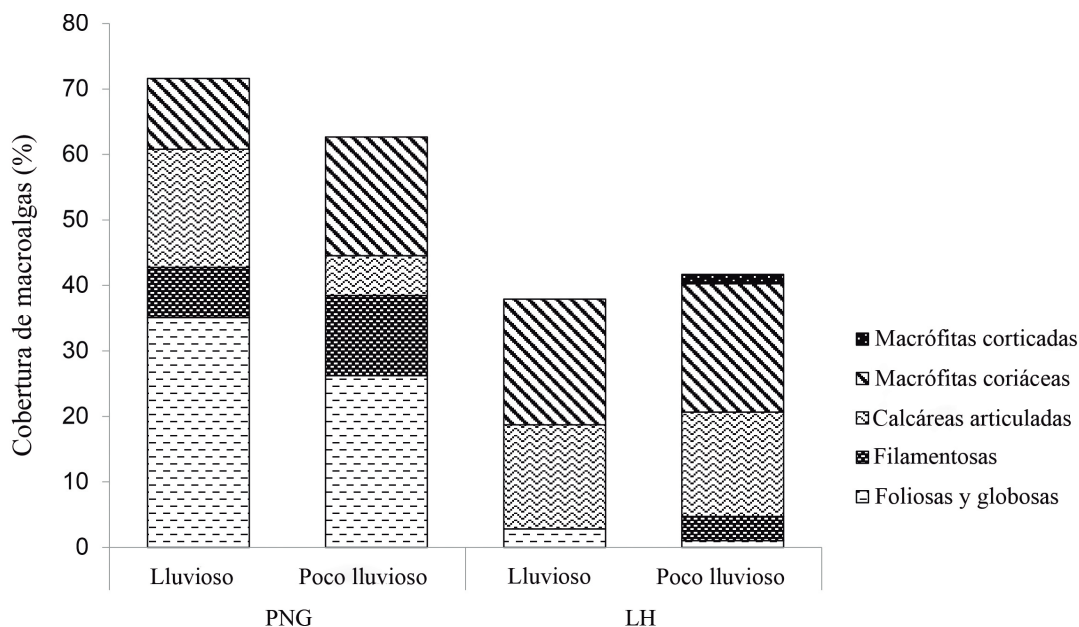


Figura 3. Cobertura (%) de los grupos morfo-funcionales de algas observados en dos localidades occidentales de Cuba durante periodos lluvioso y poco lluvioso. PNG, Parque Nacional Guanahacabibes; LH, La Habana.

Se encontró alta y significativa correlación entre la densidad e intensidad de pastoreo de Scaridae y Acanthuridae con la cobertura de las algas (cuatro y tres géneros respectivamente), cuyos valores se muestran en la Tabla III. El género *Halimeda* mostró el mayor coeficiente R en las correlaciones con la densidad e intensidad de pastoreo de Scaridae, en ambos, la correlación dio positiva. La densidad e intensidad de pastoreo de Acanthuridae sólo mostró correlación significativa con la cobertura de *Styopodium* spp., ambos coeficientes R fueron positivos.

Tabla III. Coeficientes de correlación R que resultaron significativos entre la densidad e intensidad de pastoreo de Scaridae y Acanthuridae con los diferentes géneros de macroalgas

Pares de variables	Coficiente R	p
D.Sca- <i>Sargassum</i> spp.	-0.756323	0.029884
D.Sca- <i>Styopodium</i> spp.	-0.732589	0.038731
D.Sca- <i>Halimeda</i> spp.	0.833333	0.010176
D.Aca- <i>Styopodium</i> spp.	0.773021	0.024484
P.Sca- <i>Styopodium</i> spp.	-0.732589	0.038731
P.Sca- <i>Halimeda</i> spp.	0.761905	0.028005
P.Aca- <i>Styopodium</i> spp.	0.763763	0.027396

D.Sca y D.Aca: Densidad de Scaridae y de Acanthuridae, respectivamente. P.Sca y P.Aca: Intensidad de pastoreo de Scaridae y de Acanthuridae, respectivamente.

## DISCUSIÓN

El total de especies observadas entre Scaridae y Acanthuridae, es inferior al de otras investigaciones en el resto del Caribe (Toller *et al.*, 2010; Kopp *et al.*, 2012; Hernández-Landa *et al.*, 2014) y dentro de los mismos sitios de estudio (Cabrera-Guerra *et al.*, 2018) y representa sólo el 58 % del total reportado para Cuba (Human y DeLoach, 2014; Froese y Pauly, 2019). Es probable que el método empleado (Steneck, 1983) y su derivado en video-transectos, no haya sido el adecuado para estimar densidad con pocos muestreos. Este método abarca un área muy reducida, lo cual pudiera ser una desventaja para calcular densidad, dada la movilidad de los peces. Sin embargo, se ha comprobado la factibilidad del mismo para el estudio de la actividad alimentaria en peces herbívoros (Steneck, 1983; Duran y Claro, 2009; Vergés *et al.*, 2016).

Históricamente el PNG ha mostrado todas las especies de Scaridae y Acanthuridae reportadas para Cuba (Claro y Cantelar, 2003; Cobián-Rojas *et al.*, 2011; Cobián-Rojas, 2016) y estudios recientes muestran el buen estado de sus poblaciones, las cuales incluyen especies con tallas superiores a los 30 cm de largo total (Cabrera-Guerra *et al.*, 2018). En LH, las especies de Acanthuridae suelen ser las más abundantes y de Scaridae predominan las del género *Sparisoma* (Cabrera-Guerra *et al.*, 2018) lo cual se refleja en este estudio, salvo la ausencia de especies del género *Scarus* en los video-cuadrantes. Hasta el momento no se ha afectado el reclutamiento de Scaridae en LH dada la abundancia de juveniles, a pesar de la escasez de individuos adultos (Duran y Claro, 2009; Cabrera-Guerra *et al.*, 2018). Este proceso pudiera estar favorecido por la importación de larvas desde sitios mejor conservados (Hawkins y Roberts, 2003).

La herbivoría es más intensa en los trópicos (Vergés *et al.*, 2016), en Cuba el ambiente cálido se extiende durante casi todo el año y destacan dos periodos estacionales marcados por las lluvias. El enriquecimiento de las aguas provocado por las precipitaciones, generalmente favorece los picos de biomasa en las algas (Ávila-Alonso *et al.*, 2013). Es por esto que la mayor intensidad de pastoreo se observó en el periodo lluvioso para ambas localidades. Por otro lado, esta actividad alimentaria destacó en los juveniles de Scaridae tanto en el PNG como en LH. Gracias al metabolismo rápido de estos ejemplares, la estrategia evolutiva contra los depredadores es el crecimiento rápido (Claro y García-Arteaga, 2001), de ahí la necesidad de consumir la mayor cantidad de alimento posible en menos tiempo. En cambio, los adultos presentan una boca más grande, por lo que con pocas mordidas son capaces de incorporar mayor materia orgánica. Esta misma estrategia fue observada en Acanthuridae, aunque solo en LH.

La mayor proporción de Acanthuridae respecto a Scaridae que figura en muchos sitios de LH, ya es una tendencia invariable desde hace más de 10 años a causa de la sobrepesca (Aguilar, 2005; Duran y Claro, 2009; García-Rodríguez *et al.*, 2012; Cabrera-Guerra *et al.*, 2018; Duran *et al.*, 2018). Esta pérdida excesiva de Scaridae de media y gran talla en sitios más antropizados, implica que Acanthuridae representa un exceso de un grupo funcional que no se especializa en eliminar grandes parches de macroalgas (Francini-Filho *et al.*, 2010; Marshall y Mumby, 2015). El sustrato desnudo que provee la intensidad de pastoreo de Scaridae, es vital para el reclutamiento de corales y algas coralinas costrosas (Mumby *et al.*, 2014; Mumby, 2016).

Las algas foliosas y globosas fueron las que más predominaron en el PNG en ambos periodos estacionales, sin embargo, no se encontró correlación significativa. Este escenario parece ser un factor recurrente en la zona (Perera-Valderrama *et al.*, 2016, 2017), lo cual puede estar condicionado por la presencia de un sistema de lagunas costeras interconectadas con el área marina. Estas lagunas costeras terrestres normalmente aportan nutrientes a través del flujo debajo de la duna, que depende de la dinámica de las mareas y el nivel del mar y se favorece por la estructura kárstica permeable característica del PNG (Iturralde-Vinent, 2010).

Además, la baja diversidad de macroalgas observada en el PNG comparado con LH, sugiere el buen estado de conservación y la escasa contaminación del área protegida.

La densidad e intensidad de pastoreo de Scaridae tuvo una correlación positiva con *Halimeda* spp. Tanto Scaridae como *Halimeda* spp. estuvieron mejor representados en el PNG y este resultado pudiera tener dos significados. En primer lugar, las características morfológicas y los compuestos químicos secundarios de *Halimeda* spp. parecen reducir la herbivoría. Lewis (1985) observó cierta susceptibilidad de Scaridae ante *Halimeda* spp. aunque la correlación de la herbivoría con las características de estas algas, no ha sido muy clara. Además, en los trópicos los peces herbívoros han aumentado su resistencia a las defensas químicas de algunas macroalgas, por lo que cuando aumenta la cobertura de las mismas, también hay mayor densidad e intensidad de pastoreo de los herbívoros (Cronin *et al.*, 1997; Vergés *et al.*, 2016). Por otro lado, Ferreira y Gonçalves (2006) y Castro-Sanguino *et al.* (2016), refieren que las especies del género *Halimeda* son muy consumidas por la familia Scaridae. La incorporación de entidades alimentarias con abundante carbonato de calcio es muy común en la familia Scaridae, incluso raspan la superficie de corales como *Porites* spp. y *Orbicella* spp. (Burkpile, 2012; Welsh *et al.*, 2015).

Las algas *Sargassum* spp. y *Styopodium* spp. mostraron mayor cobertura en LH y una correlación negativa con la familia Scaridae. Aunque es de esperar por la baja densidad e intensidad de pastoreo de Scaridae, estos peces consumen en menor medida algas foliosas como *Styopodium* spp. Muchas especies de algas foliosas pueden absorber altas tasas de compuestos tóxicos derivados del amonio y fosfato, y a mayor velocidad que otros organismos del arrecife (Den Haan *et al.*, 2013). Las grandes concentraciones de estas sustancias disueltas en el mar están asociadas a fuentes contaminantes que llegan por escorrentía y vertimientos (Mumby *et al.*, 2014), de ahí que la alta densidad de muchas especies de algas son bioindicadoras de eutrofización (Östman *et al.*, 2016), sobre todo en sitios tan contaminados como los de LH. Respecto a *Sargassum* spp., varias especies de este género figuran entre las entidades alimentarias de los peces herbívoros en general (Lewis, 1985; Ferreira y Gonçalves, 2006; Hoey y Bellwood, 2010), pero es poco probable que el pastoreo de los juveniles pueda desprender el talo fuerte de las mismas. La cobertura de *Sargassum* spp. suele ser muy exitosa ante el herbivorismo gracias a su estructura morfológica con cauloides espinosos y filoides con bordes duros y dentados (Hoey y Bellwood, 2010; Loffler *et al.*, 2018), más bien las algas epifitas que crecen sobre esta especie, son el objetivo principal de algunos herbívoros (Ferreira y Gonçalves, 2006).

La familia Acanthuridae sólo mostró correlación significativa con *Styopodium* spp. y el hecho de ser positiva pudiera indicar la elevada densidad que muestran estos grupos en LH. Sobre *Styopodium* spp. crecen muchas algas epifitas como *Ceramium* spp., *Gelidium* spp. y *Amphiroa* spp. (Suárez *et al.*, 2014), que constituyen entidades alimentarias de Acanthuridae, sobre todo las filamentosas (Ferreira y Gonçalves, 2006; Abitia-Cárdenas *et al.*, 2011). Este grupo funcional de herbívoros tiende a tener las tasas de pastoreo más altas (Duran y Claro, 2009; Francini-Filho *et al.*, 2010) y probablemente son los principales contribuyentes al cultivo de algas cespitosas (Marshall y Mumby, 2015), las cuales, a menudo, son el primer grupo bentónico en aumentar su densidad luego de la mortalidad de los corales (Vermeij *et al.*, 2010). De ahí la reiterada importancia de presentar comunidades más equitativas con diferentes grupos funcionales de peces herbívoros que contribuyan a un control más efectivo de las macroalgas.

## CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

La riqueza de especies fue similar en ambas localidades, pero es necesario emplear simultáneamente métodos de muestreo de densidad y actividad alimentaria, además de aumentar el número de muestreos, lo cual podría brindar mejores estimados. Aunque la intensidad de pastoreo se favorece con la mayor diversidad y cobertura algal que muestra el periodo lluvioso, el nivel de contaminación y sobrepesca que existe en LH no beneficia la comunidad de Scaridae y su consecuente rol de control biológico. La limpieza que presentan las aguas del PNG, pudiera favorecer la calidad de las algas como alimento, aunque haya menos diversidad. Un estudio más prolongado en el tiempo en localidades protegidas y mejor conservadas como el PNG, puede enriquecer la información sobre la intensidad de pastoreo y la preferencia alimentaria de los peces herbívoros. Al parecer, Acanthuridae no se ve seriamente perjudicada por el impacto antrópico, más bien son los herbívoros dominantes en LH y esto representa un exceso de un grupo funcional de peces cuya actividad alimentaria no provee un sustrato desnudo para el exitoso reclutamiento del bentos.

## AGRADECIMIENTOS

Por la elaboración del conjunto de actividades que hicieron posible este trabajo, los autores agradecen a los colaboradores del Parque Nacional Guanahacabibes, a todos los trabajadores del Centro Internacional de Buceo María la Gorda, a la MC. Julieta González Méndez del Centro Nacional de Áreas Protegidas de Cuba y al Dr. Hansel Caballero Aragón de la Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad de México.

## LITERATURA CITADA

- Abitia-Cárdenas, L., X. Moreno-Sánchez, D. Palacio-Salgado y O. Escobar-Sánchez. 2011. Feeding habits of the convict surgeonfish *Acanthurus triostegus* (Teleostei: Acanthuridae) on the Los Frailes reef, Baja California Sur, Mexico. *Aqua International Journal of Ichthyology*, 17 (3): 103–108.
- Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA). 2001. *The AGRRA Rapid Assessment Protocol. Atlantic and gulf Rapid Reef Assessment methodology*. <http://coral.aoml.noaa.gov/agra/methodhome.htm> (accesado: junio 25, 2001).
- Aguilar, C. 2005. *Ictiofauna costera de Ciudad de la Habana, efectos acumulativos de agentes estresantes múltiples en varios niveles de organización biológica*. Tesis en opción al grado científico de Doctora en Ciencias Biológicas, 122 pp.
- Arias-González, J. E., T. Fung, R. Seymour, J. Garza-Pérez, G. Acosta-González, Y. Bozec y C. Jhonson. 2017. A coral–algal phase shift in Mesoamerica not driven by changes in herbivorous fish abundance. *PLoS ONE*, 12 (4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174855>
- Ávila-Alonso, D., M. Guimaraes y R. Cárdenas. 2013. Variación espacio-temporal de grupos morfo-funcionales de macroalgas en pastos marinos al norte de Ciego de Ávila, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*, 33 (1): 14–22. ISSN: 1991–6089.
- Burkepile, D. E. 2012. Context-dependent corallivory by parrotfishes in a Caribbean reef ecosystem. *Coral Reefs*, 31 (1): 111–120. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0824-5>
- Burkepile, D. E. y M. E. Hay. 2011. Feeding complementarity versus redundancy among herbivorous fishes on a Caribbean reef. *Coral Reefs*, 30 (2): 351–362. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0726-6>

- Cabrera-Guerra, D., P. Chevalier-Monteagudo, D. Cobián, R. Corrada, R. Fernández, H. Caballero y K. Campos. 2018. Variación espacio-temporal de los peces herbívoros (Acanthuridae y Scaridae) en dos localidades arrecifales de Cuba con diferentes niveles de conservación. *Revista de Investigaciones Marinas*, 38: 67–82. ISSN:1991–6086 RNPS:2096
- Castellanos-Gell, J., A. Robainas-Barcia, D. Casane, P. Chevalier-Monteagudo, F. Pina-Amargós y E. García-Machado. 2012. The surgeonfish, *Acanthurus bahianus*, has crossed the Amazon-Orinoco outflow barrier. *Marine Biology*, 159: 1561–1565. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1942-5>
- Castro-Sanguino, C., C. Lovelock y P. J. Mumby. 2016. The effect of structurally complex corals and herbivory on the dynamics of *Halimeda*. *Coral Reefs*, 35: 597–606. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1412-5>
- Cheal, A. J., M. A. MacNeil, E. Cripps, M. J. Emslie, M. Jonker, B. Schaffelke y H. Sweatman. 2010. Coral–macroalgal phase shifts or reef resilience: links with diversity and functional roles of herbivorous fishes on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 29 (4): 1005–1015. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0661-y>
- Claro, R. y J. García-Arteaga. 2001. Growth patterns of fishes of the Cuban shelf, (pp. 149–178). En: Claro R., K. C. Lindeman y L. R. Parenti (Eds.). *Ecology of the marine fishes of Cuba*, Smithsonian Institution Press, Washington y Londres, 270 pp.
- Claro, R. y K. Cantelar Ramos. 2003. Rapid assessment of coral communities of María la Gorda, southeast Ensenada de Corrientes, Cuba (Part 2: Reef fishes). *Atoll Research Bulletin*, 496 (16): 278–293. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.496-16.278>
- Cobián-Rojas, D. 2016. *Impacto potencial del pez león sobre la comunidad de peces en dos áreas marinas protegidas del Caribe (Cuba y México)*. Tesis presentada como requisito parcial para optar al grado de Doctorado en Ciencias en Ecología y desarrollo sustentable con orientación en conservación de la biodiversidad, 126 pp.
- Cobián-Rojas, D., R. Claro, P. Chevalier-Monteagudo, S. Perera y H. Caballero. 2011. Estructura de las asociaciones de peces en los arrecifes coralinos del Parque Nacional Guanahacabibes, Cuba. *Revista Marina y Costera*, 3: 153–169. <https://doi.org/10.15359/revmar.1.6>
- Cronin, G., V. J. Paul, M. E. Hay y W. Fenical. 1997. Are tropical herbivores more resistant than temperate herbivores to seaweed chemical defenses? Diterpenoid metabolites from *Dictyota acutiloba* as feeding deterrents for tropical versus temperate fishes and urchins. *Journal of Chemical Ecology*, 23 (2): 289–302. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000006360.36833.13>
- Delfín, S. 2018. *Diversidad de organismos herbívoros en dos crestas arrecifales de la región noroccidental de Cuba*. Tesis presentada en opción al título de Licenciado en Biología, Universidad de la Habana, Cuba, 106 pp.
- Den Haan, J., J. Huisman, F. Dekker, J. ten Brinke, A. K. Ford, J. van Ooijen, F. van Duyl, M. Vermeij y P. M. Visser. 2013. Fast detection of nutrient limitation in macroalgae and seagrass with nutrient-induced fluorescence. *PLoS ONE*, 8 (7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068834>
- Duran, A. y R. Claro. 2009. Actividad alimentaria de los peces herbívoros y su impacto en arrecifes con diferente nivel de degradación antrópica. *Revista de Biología Tropical*, 57 (3): 687–697.



- Duran, A., A. A. Shantz, D. E. Burkepile, L. Collado-Vides, V. M. Ferrer, L. Palma, A. Ramos y P. González-Díaz. 2018. Fishing, pollution, climate change, and the long-term decline of coral reefs off Havana, Cuba. *Bulletin of Marine Science*, 94 (2): 213–228. <https://doi.org/10.5343/bms.2017.1061>
- Edwards, C. B., A. M. Friedlander, A. G. Green, M. J. Hardt, E. Sala, H. P. Sweatman, I. Williams, B. Zgliczynski, A. Sandin y J. E. Smith. 2014. Global assessment of the status of coral reef herbivorous fishes: evidence for fishing effects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1774). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1835>
- Ferreira, C. E. y J. E. A. Gonçalves. 2006. Community structure and diet of roving herbivorous reef fishes in the Abrolhos Archipelago, south-western Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 69 (5): 1533–1551. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01220.x>
- Fox, R. J. y D. R. Bellwood. 2007. Quantifying herbivory across a coral reef depth gradient. *Marine Ecology Progress Series*, 339: 49–59.
- Francini-Filho, R. B., C. M. Ferreira, E. O. C. Coni, R. L. De Moura y L. Kaufman. 2010. Foraging activity of roving herbivorous reef fish (Acanthuridae and Scaridae) in eastern Brazil: influence of resource availability and interference competition. *Journal of the Marine Biological Association UK*, 90 (3): 481–492. <https://doi.org/10.1017/S0025315409991147>
- Froese, R. y D. Pauly. 2019. *FishBase*. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version 06/2017.
- García-Rodríguez, A., A. L. Lorenzo y N. G. Rodríguez. 2012. Evaluación de las asociaciones de peces arrecifales en el oeste del litoral de La Habana, zona noroccidental de Cuba. *Serie Oceanológica*, 11: 77–90.
- González-Sansón, G. y C. Aguilar. 2010. Reef fish diversity components as indicators of cumulative effects in a highly impacted fringe reef. *Ecological Indicators*, 10: 766–772. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.11.009>
- Green, A. L. y D. R. Bellwood. 2009. *Monitoring functional groups of herbivorous reef fishes as indicators of coral reef resilience – A practical guide for coral reef managers in the Asia Pacific region*. IUCN working group on Climate Change and Coral Reefs. IUCN, Gland, Switzerland, 70 pp.
- Hawkins, J. P. y C. M. Roberts. 2003. Effects of fishing on sex-changing Caribbean parrotfishes. *Biological Conservation*, 115: 213–226. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00119-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00119-8)
- Hernández-Landa, R. C., G. Acosta-González, E. Núñez-Lara y J. E. Arias-González. 2014. Spatial distribution of surgeonfish and parrotfish in the north sector of the Mesoamerican Barrier Reef System. *Marine Ecology*, 36 (3): 432–446. <https://doi.org/10.1111/maec.12152>
- Hoey, A. S. y D. R. Bellwood. 2010. Among-habitat variation in herbivory on *Sargassum* spp. on a mid-shelf reef in the northern Great Barrier Reef. *Marine Biology*, 157 (1): 189–200. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1309-8>
- Human, P. y N. DeLoach. 2014. *Reef fish identification. Florida, Caribbean, Bahamas*. (4th, Ed): New World Publications, Inc, Florida, Estados Unidos, 537 pp.




- Iturralde-Vinent, M. 2010. *Geología de Cuba para todos*. Editorial Científico-Técnica, La Habana, Cuba, 150 pp.
- Jackson, J., M. Donovan, K. Cramer y V. Lam. (Eds). 2014. *Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970–2012*. *Global Coral Reef Monitoring Network*. IUCN, Gland, Switzerland, 304 pp.
- Kopp, D., Y. Bouchon-Navaro, M. Louis, P. Legendre y C. Bouchon. 2012. Spatial and Temporal Variation in a Caribbean Herbivorous Fish Assemblage. *Journal of Coastal Research*, 28 (1A): 63–72. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-09-00165.1>
- Lewis, S. M. 1985. Herbivory on coral reefs: algal susceptibility to herbivorous fishes. *Oecologia*, 65 (3): 370–375. <https://doi.org/10.1007/BF00378911>
- Littler, M. M. y D. S. Littler. 1984. Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 74 (1): 13–34. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(84\)90035-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(84)90035-2)
- Loffler, Z., A. Graba-Landry, J. T. Kidgell, E. McClure, M. S. Pratchett y A. S. Hoey. 2018. Holdfasts of *Sargassum swartzii* are resistant to herbivory and resilient to damage. *Coral Reefs*, 37 (4): 1075–1084. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-01745-w>
- Luna-Ortega, I. y F. de la Cruz. 2017. Ensamblajes de macroalgas sobre superficies muertas de corales escleractíneos (Anthozoa: Scleractinea) en el arrecife Oro Verde, Veracruz, México. *Oceanides*, 32 (1): 11–23. <http://dx.doi.org/10.37543/oceanides.v32i1.192>
- Marshall, A. y P. J. Mumby. 2015. The role of surgeonfish (Acanthuridae) in maintaining algal turf biomass on coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 473: 152–160. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.09.002>
- Mumby, P. J. 2016. Stratifying herbivore fisheries by habitat to avoid ecosystem overfishing of coral reefs. *Fish and Fisheries*, 17 (1): 266–278. <https://doi.org/10.1111/faf.12078>
- Mumby, P. J., J. Flower, I. Chollett, J. S. Box, Y. M. Bozec, C. Fitzsimmons, ... y S. M. Williams. 2014. *Hacia la resiliencia del arrecife y medios de vida sustentables: Un manual para los administradores de arrecifes de coral del Caribe*. Exeter: University of Exeter, 172 pp.
- Olivares-Rieumont, S., D. de la Lanza, L. Lima, D.W. Graham, K. D'Alessandro, J. Borroto, F. Martínez y J. Sánchez. 2005. Assessment of heavy metal levels in Almendares River sediments Havana City, Cuba. *Water Research*, 39: 3945–3953. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2005.07.011>
- Östman, Ö., J. Eklöf, B. K. Eriksson, J. Olsson, P. O. Moksnes y U. Bergström. 2016. Top-down control as important as nutrient enrichment for eutrophication effects in North Atlantic coastal ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 53 (4): 1138–1147. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12654>
- Perera-Valderrama, S., H. Hernández-Arana, M. Á. Ruiz-Zárate, P. M. Alcolado, H. Caballero-Aragón, J. González-Cano, J. González-Cano y D. Cobián-Rojas. 2016. Condition assessment of coral reefs of two marine protected areas under different regimes of use in the north–western Caribbean. *Ocean & Coastal Management*, 127: 16–25. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2016.04.001>


- Perera-Valderrama, S., H. Hernández-Arana, M. Á. Ruiz-Zárate, P. M. Alcolado, H. Caballero-Aragón, J. González-Cano, ... y E. de la Guardia-Llansó. 2017. Temporal dynamic of reef benthic communities in two marine protected areas in the Caribbean. *Journal of Sea Research*, 128: 15–24. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.07.007>
- Santana-Romero, J. L., M. Valdés-Callado, S. Olivares-Rieumont y L. Lima-Cazorla. 2012. Determinación de hidrocarburos aromáticos policíclicos ligeros en aguas superficiales de los ríos Almendares y Luyanó en La Habana. *Revista CENIC. Ciencias Químicas*, 43: 1–7.
- Schutte, V. G., E. R. Selig y J. F. Bruno. 2010. Regional spatio-temporal trends in Caribbean coral reef benthic communities. *Marine Ecology Progress Series*, 402: 115–122. <https://doi.org/10.3354/meps08438>
- Steneck, R. S. 1983. Quantifying herbivory on coral reefs: Just scratching the surface and still biting off more than we can chew. En L. Reaka (ed.): *The ecology of deep and shallow coral reefs*, Simposia Series for Undersea Reserarch. *NOAA'S Undersea Research Program*, 1 (1): 103–111.
- Steneck, R. S. y M. N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69: 476–498. <https://doi.org/10.2307/3545860>
- Suárez, A. M., B. Martínez-Daranas y Y. Alfonso. 2014. *Macroalgas marinas de Cuba*. Universidad de la Habana, 262 pp.
- Taylor, B. M., S. J. Lindfield y J. H. Choat. 2015. Hierarchical and scale-dependent effects of fishing pressure and environment on the structure and size distribution of parrotfish communities. *Ecography*, 38 (5): 520–530. <https://doi.org/10.1111/ecog.01093>
- Toller, W., A. O. Debrot, M. J. Vermeij y P. C. Hoetjes. 2010. Reef fishes of Saba Bank, Netherlands Antilles: assemblage structure across a gradient of habitat types. *PloS ONE*, 5 (5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009207>
- Vergés, A., C. Doropoulos, H. A. Malcolm, M. Skye, M. Garcia-Pizá, E. M. Marzinelli... y P. D. Steinberg. 2016. Long-term empirical evidence of ocean warming leading to tropicalization of fish communities, increased herbivory, and loss of kelp. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113 (48): 13791–13796. <https://doi.org/10.1073/pnas.1610725113>
- Vermeij, M. J., I. Van Moorselaar, S. Engelhard, C. Hornlein, S. M. Vonk y P. M. Visser. 2010. The effects of nutrient enrichment and herbivore abundance on the ability of turf algae to overgrow coral in the Caribbean. *PLoS ONE*, 5 (12): e14312 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014312>
- Welsh, J. Q., R. M. Bonaldo y D. M. Bellwood. 2015. Clustered parrotfish feeding scars trigger partial coral mortality of massive *Porites* colonies on the inshore Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 34 (1): 81–86. <https://doi.org/10.1007/s00338-014-1224-4>

MACROFAUNA BENTÓNICA ASOCIADA A BANCOS OSTRÍCOLAS  
(*CRASSOSTREA VIRGINICA*) EN LAS LAGUNAS DE PUEBLO VIEJO,  
TAMIAHUA Y TAMPAMACHOCO, VERACRUZ, MÉXICO

**Benthic macrofauna associate to oyster banks (*Crassostrea virginica*)  
in the lagoons of Pueblo Viejo, Tamiahua and Tampamachoco, Veracruz, México**

Pablo San Martín-del Ángel<sup>1a</sup>, Rodrigo Cuervo-González<sup>2</sup>,  
Vicencio de la Cruz-Francisco<sup>1b\*</sup> y Rosa Idalia Hernández-Herrera<sup>1c</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Biotecnología Ambiental, Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Veracruzana, Carretera Tuxpan-Tampico, Km 7.5, C.P. 92850, Tuxpan, Veracruz, México; <sup>1a</sup> [orcid.org/0000-0003-3465-8495](https://orcid.org/0000-0003-3465-8495), [pmartin@uv.mx](mailto:pmartin@uv.mx); <sup>1b</sup> [orcid.org/0000-0001-8339-6730](https://orcid.org/0000-0001-8339-6730); <sup>1c</sup> [orcid.org/0000-0002-7711-4132](https://orcid.org/0000-0002-7711-4132), [idhernandez@uv.mx](mailto:idhernandez@uv.mx).

<sup>2</sup>Laboratorio de Evolución y Embriología, Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Veracruzana, Carretera Tuxpan-Tampico, Km 7.5, C.P. 92850, Tuxpan, Veracruz, México;  [orcid.org/0000-0001-5506-7809](https://orcid.org/0000-0001-5506-7809), [rodcuervo@uv.mx](mailto:rodcuervo@uv.mx). \*Para correspondencia: [vicenciodelacruz@gmail.com](mailto:vicenciodelacruz@gmail.com).

## RESUMEN

Los bancos ostrícolas de *Crassostrea virginica* constituyen hábitats importantes ya que proveen refugio, alimento y áreas de crianza para diversos organismos acuáticos. El objetivo de este trabajo fue estudiar la composición y abundancia de la macrofauna bentónica en los bancos ostrícolas (*C. virginica*) de las lagunas Pueblo Viejo, Tamiahua y Tampamachoco, Veracruz, México. Se realizaron muestreos mensuales en tres bancos ostrícolas por laguna costera. Los organismos fueron extraídos con el arte de pesca “gafas”. La información obtenida se utilizó para estimar la riqueza de especies, abundancia, equitatividad y diversidad verdadera a nivel mensual por laguna costera. Además, se determinaron diferencias significativas mediante análisis de similitud y ordenación. Se recolectó un total de 1 606 ejemplares del macrobentos en las tres lagunas, identificando 28 especies, 24 familias, 18 órdenes distribuidos en seis grupos zoológicos: Porifera, Platyhelminthes, Annelida, Mollusca, Arthropoda y Bryozoa. Mollusca y Annelida fueron los de mayor riqueza y abundancia de especies. Los bancos ostrícolas de la laguna Tampamachoco fueron más diversos en especies (27 taxa) y abundantes (857 individuos) en comparación a Pueblo Viejo y Tamiahua. Epibiontes filtradores caracterizaron los bancos ostrícolas representados por *Brachidontes exustus* (en Pueblo Viejo), *Amphibalanus eburneus* e *Hydroïdes dianthus* (ambas en Tampamachoco). Mientras en Tamiahua, las más representativas fueron carnívoros: *Nereis oligohalina* y *Stylochus ellipticus*. Para las tres lagunas estudiadas, los valores de la riqueza, abundancia y equitatividad fueron homogéneos en los meses estudiados. Los bancos ostrícolas de cada laguna costera presentan un ensamblaje macrofaunístico propio, dado que se determinaron diferencias significativas con base en la riqueza y abundancia.

*Palabras clave:* interacciones, epibiontes, ostión americano, comunidad, lagunas costeras.

## ABSTRACT

Oyster banks of *Crassostrea virginica* constitute an important habitat, providing shelter, food and breeding areas for a diversity of aquatic organisms. The objective of this work was to study composition and abundance of benthic macrofauna in capture oyster banks (*C. virginica*) of the lagoons of Pueblo Viejo, Tamiahua and Tampamachoco, Veracruz, Mexico. The organisms were collected monthly in three oyster banks by the fishing tackle of “gafas” (a Spanish word for clamp). By lagoon, the data obtained was used to estimate the species richness, abundance, equitability, and true diversity every month. Furthermore, significant differences were set up

through the analysis of similarity and ordering. A total of 1 606 macrobenthos samples were collected in the three lagoons. We identified 28 species, 24 families and 18 orders distributed in six zoological groups: Porifera, Platyhelminthes, Annelida, Mollusca, Arthropoda y Bryozoa. Mollusca and Annelida were the most richness and abundant groups. The oyster banks of the lagoon of Tampamachoco showed the greatest diversity of species (27 taxa) and abundant (857 individuals) in comparison with Pueblo Viejo and Tamiahua. Deposit feeders characterized the oyster banks represented by *Brachidontes exustus* (in Pueblo Viejo), *Amphibalanus eburneus* and *Hydroides dianthus* (both in Tampamachoco). While in Tamiahua, the most representative were carnivores: *Nereis oligohalina* and *Stylochus ellipticus*. Similarity analysis results for richness, abundance, and equitability were homogeneous in the study months for the three lagoons. In conclusion, the oyster banks of each coastal lagoon have their own composition of macrofauna, determined by the significant differences in the richness and abundance of the species found in each location.

*Keywords:* interactions, epifaunal, American oyster, community, coastal lagoons.

## INTRODUCCIÓN

En la costa atlántica de México, los bancos ostrícolas están compuestos principalmente por el ostión americano *Crassostrea virginica*, esta especie se distribuye desde Tamaulipas hasta Yucatán y habita comúnmente en lagunas y esteros (García-Cubas y Reguero, 2007). Para Veracruz, representa un recurso pesquero importante y es una de las más productivas del país, donde, para el 2013 se estimó que este Estado incorporó alrededor del 45 % (19 422 ton) de la producción nacional ostrícola (42 945 ton), particularmente la laguna de Pueblo Viejo, Tamiahua y Tampamachoco fueron las de mayor aporte (Baqueiro-Cárdenas *et al.*, 2013).

Los bancos ostrícolas de *C. virginica* son importantes ecológicamente para las lagunas costeras, dado que proveen alimento y hábitat para una amplia variedad de peces e invertebrados de importancia económica y ecológica (Peterson y Lipcius, 2003; Susan-Tepetlan y Aldana-Aranda, 2008; Blomberg *et al.*, 2018), además, las valvas ofrecen un sustrato apropiado para la fauna vágil y para la fijación de una diversa comunidad epibionte (Tolley y Volety, 2005; Stunz *et al.*, 2010; Blomberg *et al.*, 2018). No obstante, este tipo de conocimiento es escaso para el suroeste del golfo de México, contados estudios solo resaltan la importancia de los bancos ostrícolas para el asentamiento de diversos grupos de invertebrados (Salazar-Vallejo y González, 1990; Ruíz y López-Portillo, 2006).

Para la costa atlántica mexicana, al menos dos estudios aportan información de la macrofauna asociada a los bancos ostrícolas. Primero, destaca el estudio realizado por Susan-Tepetlan y Aldana-Aranda, (2008) quienes identificaron y cuantificaron la macrofauna en bancos ostrícolas para las lagunas Carmen, Machona y Mecoacán en Tabasco, y concluyen que moluscos y crustáceos son los principales grupos abundantes. Mientras, Coutiño-Rodríguez (1982), reporta para los bancos ostrícolas de la laguna La Mancha en Veracruz, un ensamblaje faunístico más diverso representado por moluscos, crustáceos, poliquetos, esponjas, briozoarios y platelmintos. Aunado a lo anterior, resulta necesario realizar más estudios que determinen la estructura comunitaria que se asocia a los bancos ostrícolas, por ello, la presente investigación contribuye con información del ensamblaje faunístico en bancos ostrícolas de tres lagunas costeras del norte de Veracruz, México.



## OBJETIVOS

- Determinar la composición, abundancia y similitud de la macrofauna asociada los bancos ostrícolas de *Crassostrea virginica*, en las lagunas de Pueblo Viejo (PV), Tamiahua (TAH) y Tampamachoco (TAP), Veracruz, México.

## MATERIALES Y MÉTODOS

*Área de estudio.* El presente trabajo se realizó en tres lagunas costeras ubicadas al norte del Estado de Veracruz, México. La laguna de Pueblo Viejo (PV), situada en el municipio de Villa Cuauhtémoc se localiza a 22° 05' y 22° 13' N y 97° 50' y 97° 57' W (Fig. 1), presenta una superficie de 93.7 km<sup>2</sup>, tiene una extensión de 15 km a lo largo en sentido norte-sur y a lo ancho 9.5 km aproximadamente (Contreras-Espinosa, 1985; Lara-Domínguez *et al.*, 2011), la profundidad de este ecosistema es de 1.5 m, con rango de temperatura de 26.6–30.4 °C y salinidad de 11.9–27.3 ups (Contreras-Espinosa, 1993). Laguna de Tamiahua (TAH) se extiende entre los paralelos 21° 15' y 22° 06' N y 97° 23' y 97° 46' W (Fig. 1), es la más grande en superficie con 880 km<sup>2</sup> y presenta una longitud aproximada de 85 km y una anchura máxima de 18 km (Contreras-Espinosa, 1993; De la Lanza-Espino y Cáceres-Martínez, 1994), con una profundidad de 2–3 m, la temperatura fluctúa de 21–31 °C y con variaciones de salinidad de 16–37 ups (Contreras-Espinosa, 1993). Laguna de Tampamachoco (TAP), localizada en la llanura costera a 9 km al noroeste de la ciudad de Tuxpan; se ubica en las coordenadas 20° 18' y 21° 02' N y 97° 19' y 97° 22' W (Fig. 1), presenta una longitud y anchura de 10.6 km y 2.7 km respectivamente, ocupando una superficie de 15 km<sup>2</sup> aproximadamente (Reguero y García-Cubas, 1991; Contreras y Castañeda, 2004), la profundidad es de 1.5 m, con variaciones de temperatura de 18.3–32.1 °C y salinidad de 15.3–36.6 ups (Contreras-Espinosa, 1993).

Para cada laguna se seleccionaron tres bancos ostrícolas de *C. virginica* considerando como criterio los de mayor producción de acuerdo al conocimiento de los pescadores (Fig. 1), los cuales se mencionan a continuación: Santa Clara (22° 09' N y 97° 51' O), El Ciruelo (22° 09' N y 97° 52' O) e Isleta Grande (22° 09' N y 97° 54' O) para PV; Cabecillas (21° 18' N y 97° 26' O), La Palma (21° 09' N y 97° 22' O) y Panzacola (21° 21' N y 97° 27' O) para TAH; Pipiloaya (21° 01' N y 97° 21' O), Restinga de Afuera (21° 00' N y 97° 21' O) y El Tubo (21° 00' y 97° 21' O) para TAP. En cada banco ostrícola se realizaron muestreos mensuales (julio-diciembre, 2016) para determinar la estructura comunitaria de la macrofauna asociada a los bancos de *C. virginica* y realizar comparaciones a nivel mensual, así como también indagar similitudes entre lagunas costeras.

*Fase de campo.* Para la recolecta de organismos se utilizó la metodología descrita por Baqueiro *et al.* (2013) y Ascencio *et al.* (2016) que consistió en utilizar el arte de pesca conocido como “gafas” la cual se compone de dos rastrillos, unidos, formando una pinza; se manipularon desde la borda de la lancha introduciéndolas abiertas rascando el banco a muestrear, al cerrarlas, se obtienen los ostiones y epibiontes asociados a las ostras. En cada banco ostrícola, se realizaron varias extracciones hasta obtener 60 ostiones con tallas igual o mayor a 40 mm de longitud total, de tal manera que se recolectaron mensualmente 180 ostiones para cada laguna. Por lo tanto, englobando las tres lagunas, mensualmente fueron recolectados 540 ostiones. Los ostiones elegidos se colocaron en una caja de plástico de 60 cm de largo y 40 cm de alto y se trasladaron al laboratorio de Biotecnología Ambiental de la Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Tuxpan, Veracruz.



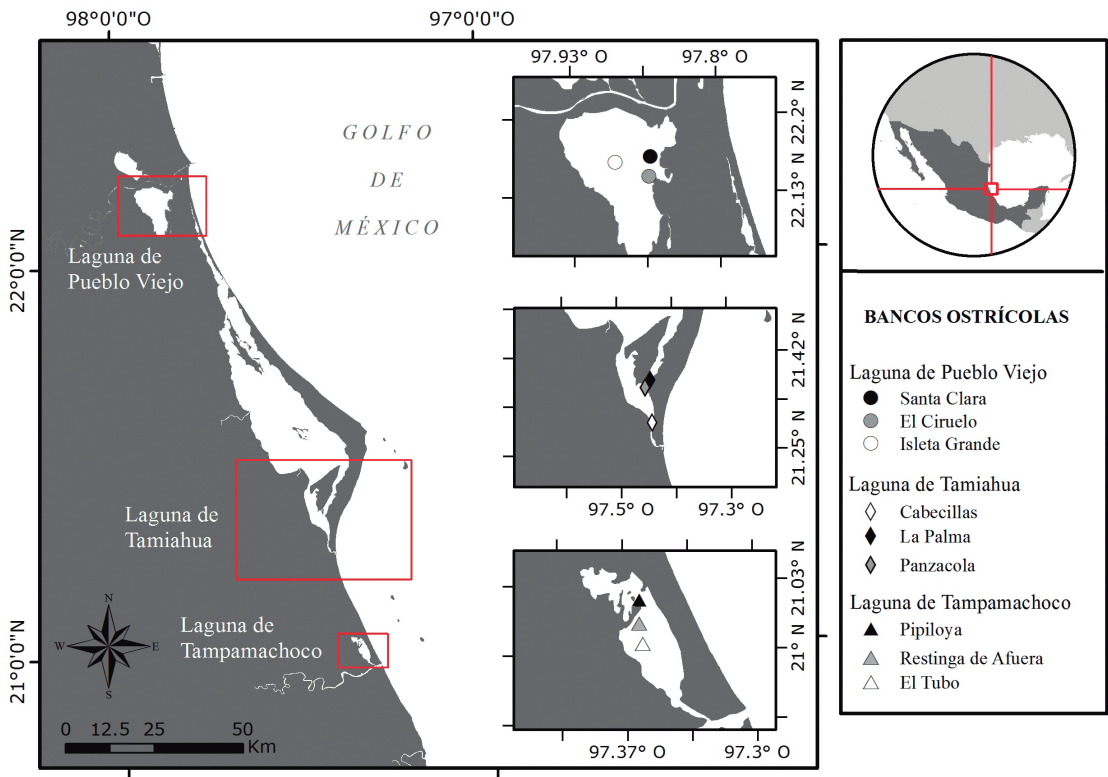


Figura 1. Localización geográfica de los bancos ostrícolas (*Crassostrea virginica*) de las lagunas de Pueblo Viejo, Tamiahua y Tampamachoco, Veracruz, México.

**Fase de laboratorio.** Los organismos asociados a las valvas de *C. virginica*, se separaron con la ayuda de un desconchador y un cuchillo, posteriormente se depositaron en un frasco de plástico transparente con capacidad de 1.5 L y se fijaron en solución de formol al 10 %. Todos los organismos fueron identificados empleando claves taxonómicas y guías de identificación especializadas para cada grupo zoológico (Verrill, 1892; Hyman, 1951; Moore y López, 1970; García-Cubas y Reguero, 2004, 2007). Posterior a la identificación taxonómica, los organismos fueron contabilizados al nivel más próximo a especie.

Cabe mencionar que se realizó una revisión bibliográfica para clasificar a los organismos por su tipo de asociación (epibionte, parásito, móvil y sedentario) y los hábitos alimentarios (filtrador, carnívoro, omnívoro, herbívoro, micrófago, ramoneador) de las especies identificadas utilizando las obras de García-Cubas y Reguero (2004, 2007), De León-González *et al.* (2009). Además se consultó la World Register of Marine Species ([www.marinespecies.org](http://www.marinespecies.org)) para actualizar la nomenclatura de los nombres científicos.

Con la información obtenida (presencia y abundancia) se evaluó la eficiencia de muestreo para cada laguna con base en el estimador no paramétrico Chao 1. Con la riqueza estimada se calculó la representatividad del muestreo (%) dividiendo el valor final de la riqueza observada (multiplicado por 100) entre el valor final de la riqueza esperada. El desempeño del estimador se evaluó calculando el sesgo y exactitud con base en las fórmulas que detallan Walther y Moore (2005). Los valores de la riqueza observada y estimada se obtuvieron con el programa EstimateS (usando 100 aleatorizaciones) versión 9 (Colwell, 2013).

También se utilizó el modelo asintótico de Clench para predecir el número de especies existentes en cada laguna, así también para evaluar la calidad del inventario y estimar el esfuerzo de muestreo realizado, todo este proceso se realizó con base en el trabajo de Jiménez-Valverde y Hortal (2003). Para cada laguna se elaboraron curvas acumulativas de la riqueza observada y del estimador Chao 1 y Clench para fines comparativos.

También se estimaron índices ecológicos basados en la abundancia: riqueza específica, diversidad de Shannon, equitatividad y diversidad verdadera de orden 1 (1D), este índice se obtuvo calculando el exponente de la diversidad de Shannon ( $1D = \exp H'$ ), dicho índice expresa el número efectivo de especies que tendría una comunidad integrada por especies igualmente abundantes, excluyen especies raras y dominantes, tiene la ventaja de realizar comparaciones de la diversidad verdadera de dos o más comunidades (Moreno, 2001). Cada parámetro ecológico fue estimado a nivel de laguna y a nivel mensual, además se determinaron diferencias significativas entre los meses de muestreo de cada laguna estudiada mediante la prueba de Kruskal-Wallis dado que los datos no cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad, para ello se utilizó el programa Statistica 7 (StatSoft, 2004).

Las semejanzas entre los bancos ostrícolas con base en la composición y abundancia de la macrofauna asociada, se determinaron con el método de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis, este método de ordenación representó gráficamente los resultados en dos dimensiones las proximidades (grupos afín) de las unidades de muestreo. Así mismo, se utilizó la prueba de similitud ANOSIM para averiguar diferencias significativas en los ensamblajes faunísticos asociados a los bancos ostrícolas. También se realizó un análisis de similitud porcentual (SIMPER) para determinar cuáles especies contribuyeron en la similitud de los grupos más parecidos. Estos análisis multivariantes se realizaron con el programa Primer Versión 7 (Clarke y Gorley, 2015).

## RESULTADOS

Se recolectó un total de 1 606 organismos macrobentónicos asociados a los bancos ostrícolas de *C. virginica* en las lagunas de PV, TAH y TAP, en las que se identificaron seis phyla, 18 ordenes, 24 familias y 28 especies (Tabla I). Siendo Mollusca y Annelida los de mayor número de especies con 10 y siete respectivamente. Al menos 15 especies de la macrofauna asociada a *C. virginica* se registraron en los tres sistemas lagunares, mientras las especies registradas en un solo sistema lagunar fueron *Vitrinella floridana* para la laguna PV; *Hydroides dianthus*, *Tanais dulongii*, *Eurypanopeus depressus* y *Panopeus lacustris* fueron observadas en TAP (Tabla I).

En la laguna PV se registraron 17 especies macrofaunísticas asociadas a los bancos ostrícolas, cifra que es cercana a la predicción del estimador Chao 1 de 17.5 especies, lo que significa que se registró el 97.1 % de la macrofauna. Así también, el modelo de Clench estimó 17.04 especies ( $a = 28.46548$ ;  $b = 1.665824$ ), lo que reafirma un esfuerzo de muestreo eficiente (99.4 %). De manera comparativa, las especies observadas y estimadas presentan tendencia a la asíntota (Fig. 2A). Los grupos faunísticos con mayor riqueza de especies fueron Mollusca, Arthropoda y Annelida con siete, cinco y cuatro especies respectivamente, los demás grupos taxonómicos están representados por una especie (Fig. 3A).

Tabla I. Listado sistemático de la macrofauna béntica asociada a bancos ostrícolas (*Crassostrea virginica*) de las lagunas de Pueblo Viejo (PV), Tamiahua (TAH) y Tampamacho (TAP), Veracruz, México

Categorías taxonómicas	PV	TAH	TAP
Phylum: Porifera			
<i>Cliona</i> sp. [epi, filt]	17	29	23
Phylum: Platyhelminthes			
<i>Stylochus ellipticus</i> (Girard, 1850) [par, car]	0	35	17
Phylum: Annelida			
<i>Polydora websteri</i> Hartman in Loosanoff & Engle, 1943 [par, car]	0	12	24
<i>Nereiphylla</i> sp. [mov, car]	0	12	13
<i>Nereis oligohalina</i> (Rioja, 1946) [mov, car]	13	76	46
<i>Platynereis dumerilli</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833) [epi, herb]	12	5	16
<i>Marphysa sanguinea</i> (Montagu, 1813) [epi, omni]	33	7	18
<i>Branchiomma nigromaculatum</i> (Baird, 1865) [epi, filt]	21	10	20
<i>Hydroides dianthus</i> (Verrill, 1873) [epi, filt]	0	0	61
Phylum: Mollusca			
<i>Neritina usnea</i> (Röding, 1798) [mov, ram]	37	20	32
<i>Neritina virginea</i> (Linnaeus, 1758) [mov, ram]	18	15	17
<i>Vitrinella floridana</i> Pilsbry & McGinty, 1946 [mov, micr]	25	0	0
<i>Bittium varium</i> (Pfeiffer, 1840) [mov, herb]	14	12	27
<i>Turbonilla interrupta</i> (Totten, 1835) [mov, car]	18	17	54
<i>Anadara transversa</i> (Say, 1822) [sed, filt]	22	14	37
<i>Brachidontes exustus</i> (Linnaeus, 1758) [epi, filt]	121	18	12
<i>Ischadium recurvum</i> (Rafinesque, 1820) [epi, filt]	0	13	28
<i>Leiosolenus bisulcatus</i> (d'Orbigny, 1853) [epi, filt]	0	30	54
<i>Chione cancellata</i> (Linnaeus, 1767) [sed, filt]	0	10	27
Phylum: Arthropoda			
<i>Amphibalans eburneus</i> (Gould, 1841) [epi, filt]	17	5	121
<i>Tanais dulongii</i> (Audouin, 1826) [mov, omni]	0	0	73
<i>Chondrochelia savignyi</i> (Kroyer, 1842) [mov, omni]	10	7	21
<i>Edotia</i> sp. [mov, omni]	1	2	18
<i>Zaops ostreus</i> (Say, 1817) [par, omni]	1	4	14
<i>Gammarus</i> sp. [mov, car]	2	0	5
<i>Eurypanopeus depressus</i> (Smith, 1869) [mov, car]	0	0	29
<i>Panopeus lacustris</i> Desbonne in Desbonne & Schramm, 1867 [mov, omni]	0	0	12
Phylum: Bryozoa			
<i>Membranipora</i> sp. [epi, filt]	0	14	38

Tipos de asociación: epifauna (epi), parasito (par), móvil (mov), sedentario (sed). Hábitos alimentarios: filtrador (filt), carnívoro (car), omnívoro (omni), herbívoro (herb), micrófago (micr), ramoneador (ram).

Para los bancos ostrícolas de la laguna de TAH, la composición macrofaunística asociada fue de 22 especies, el estimador Chao 1 presentó un buen desempeño al estimar la misma cantidad de especies, mientras la predicción del modelo de Clench fue 23.4 especies ( $a = 29.4017258$ ;  $b = 1.25969$ ), esto representa un 94 % de macrofauna registrada en los bancos ostrícolas. Para esta laguna, la curva acumulativa de especies observadas y estimadas se muestran asintóticas (Fig. 2B). Los invertebrados de mayor riqueza de especies fueron Mollusca (9 spp.) y Annelida (6 spp.), seguido de Arthropoda (4 spp.), los restantes invertebrados presentaron solo una especie (Fig. 3A).

Respecto a los bancos ostrícolas de la laguna TAP, se registró mayor riqueza macrofaunística asociada, encontrándose 27 especies, esta cifra coincide con la predicción del estimador Chao 1. Así mismo, el modelo de Clench estimó 27.5 especies ( $a = 149.1885$ ;  $b = 5.420398$ ), lo que significa que se registró el 98 % de la riqueza faunística asociada a los bancos ostrícolas. Estos resultados se visualizan en las curvas acumulativas de especies observadas y estimadas, las cuales se muestran asintóticas (Fig. 2C). De igual manera, Mollusca, Arthropoda y Annelida fueron los de mayor riqueza de especies, mientras los grupos con menor número de taxa fueron Porifera, Platyhelminthes y Bryozoa (Fig. 3A).

En cuanto a la abundancia, en la laguna PV, se cuantificó un total de 382 especímenes asociados a *C. virginica*, los moluscos fueron los más abundantes, seguido de los anélidos (Fig. 3B). *Brachiodontes exutus* fue la especie mayor representada con 121 individuos, seguido de *Neritina usnea* con 37 y *Marphysa sanguinea* con 33 individuos, el resto de las especies presentaron abundancias <30 especímenes (Fig. 4A). En la laguna de TAH, la abundancia registrada fue de 367 especímenes, de igual manera, moluscos y anélidos fueron los más representados con 149 y 122 individuos (Fig. 3B). No obstante, a nivel de especie, la de mayor abundancia fue *Nereis oligohalina* y *Stylochus ellipticus* con 76 y 35 organismos contabilizados, el resto de las especies presentaron abundancias <31 individuos (Fig. 4B). Para la laguna TAP se cuantificó la mayor cantidad de macroinvertebrados (857 individuos) asociados a *C. virginica*, los más abundantes fueron los artrópodos con 293 individuos, seguido de los moluscos con 288 individuos (Fig. 3B). Por consiguiente, *Amphibalanus eburneus* fue la más numerosa con 121 individuos, seguido de *T. dulongii* con 73 especímenes, las restantes especies presentaron <61 individuos (Fig. 4C).

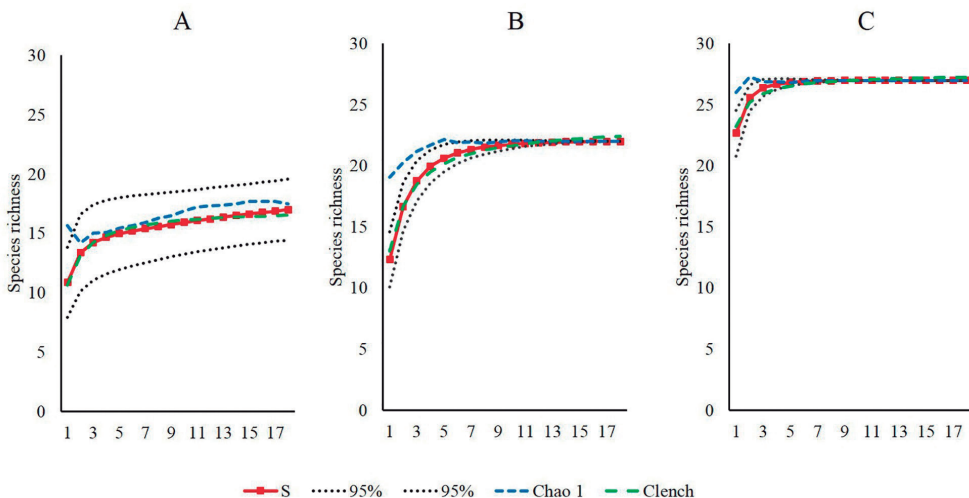


Figura 2. Curvas de acumulación de especies observadas y estimadas. A, laguna Pueblo Viejo; B, Tamiahua; C, Tampamachoco.

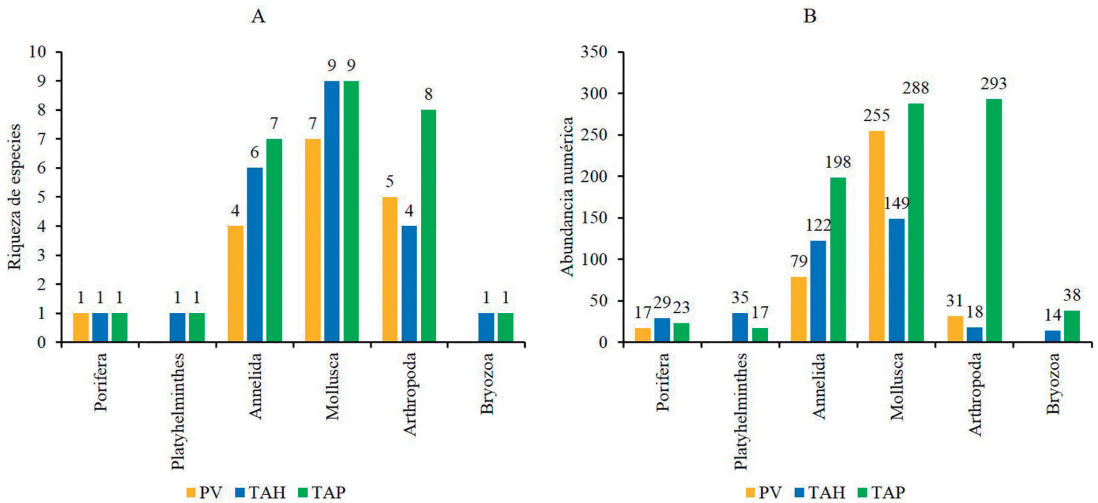


Figura 3. Riqueza y abundancia de la macrofauna bentónica asociada a bancos ostrícolas (*Crassostrea virginica*) de las lagunas de Pueblo Viejo (PV), Tamiahua (TAH) y Tampamachoco (TAP), Veracruz, México. A, riqueza; B, abundancia.

Por otra parte, la mayoría de la macrofauna encontrada en los bancos ostrícolas fueron epibiontes y móviles, mientras que los menos representados en abundancia fueron las formas parásitas y de vida sedentaria (Fig. 5A). Así también, la mayoría fueron de hábitos filtradores, seguido de los carnívoros y omnívoros (Fig. 5B). De las tres lagunas costeras, en TAP se registró mayor abundancia de macrofauna epibionte y móvil, así mismo, la mayoría fueron de hábitos filtradores (Fig. 5A, B).

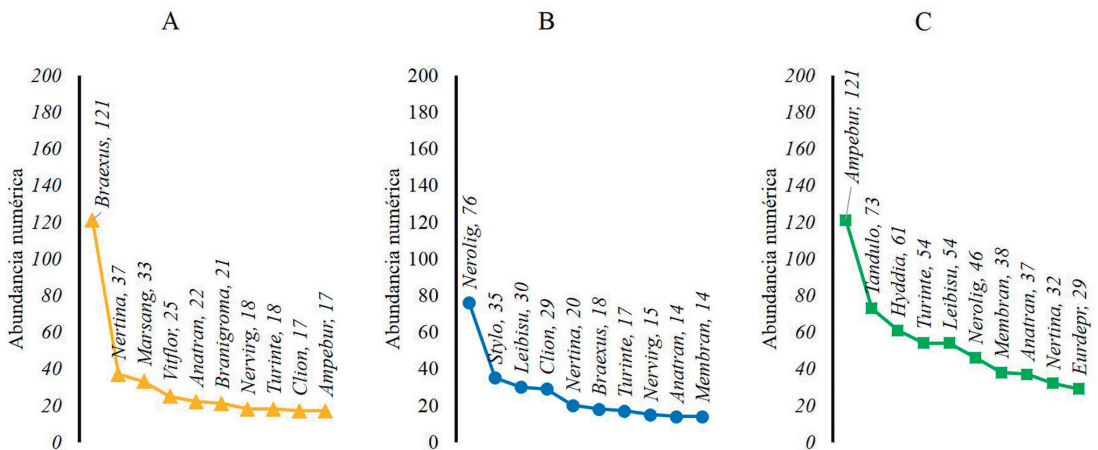


Figura 4. Curvas de abundancia de las especies más representativas asociadas a los bancos ostrícolas (*Crassostrea virginica*). A, Pueblo Viejo; B, Tamiahua; C, Tampamachoco.

Con relación al análisis mensual, los bancos ostrícolas de la laguna PV presentaron una riqueza de 13 especies en julio y un máximo de 15 especies en los meses posteriores, excepto diciembre (Fig. 6A), no obstante, agosto y noviembre fueron los meses con mayor número de especímenes recolectados, mientras julio y septiembre presentaron menor abundancia (Fig. 6B).

Para la laguna de TAH, septiembre y diciembre se registraron 17 taxa, mientras en noviembre se registró mayor riqueza con 20 especies (Fig. 6A), en cambio, la mayor abundancia fue registrada en julio, posteriormente decreció en los demás meses con abundancias <70 individuos (Fig. 6B). Para los bancos ostrícolas de la laguna TAP, fue el ecosistema que presentó mayor riqueza y abundancia macrofaunística, siendo noviembre el mes con mayor número de taxa (27 especies) y diciembre como el mes con mayor abundancia con 162 individuos (Fig. 6B).

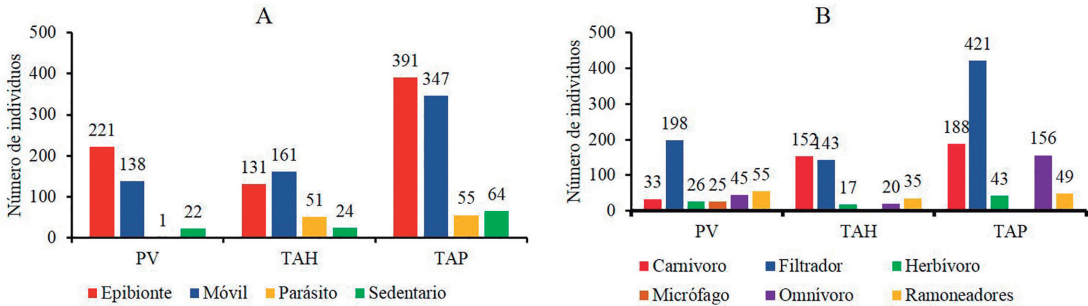


Figura 5. Valores de abundancia de la macrofauna asociada a los bancos ostrícolas (*Crassostrea virginica*) de las lagunas de Pueblo Viejo (PV), Tamiahua (TAH) y Tampamachoco (TAP), Veracruz, México. A, hábitos de vida; B, tipo de nutrición.

En general, la estructura comunitaria de la macrofauna asociada a los bancos ostrícolas es equitativa, dado que se registraron valores superiores a  $J = 0.81$  (Fig. 6C). De manera específica, el ensamblaje macrofaunístico asociado a los bancos ostrícolas de la laguna PV mostró un valor mínimo de  $J = 0.81$  en agosto, mientras en julio se registró un valor máximo de  $J = 0.91$  (Fig. 6C), sin embargo, estos contrastes no fueron significativos ( $H = 4.04094$ ;  $P = 0.543537$ ). En los bancos ostrícolas de la laguna de TAH, la comunidad macrofaunística asociada presentó valores  $>0.85$  de equitatividad (Fig. 6C), siendo agosto, noviembre y diciembre los meses que presentaron los valores más altos ( $J = 0.93$ ), por lo que estadísticamente no se detectaron diferencias significativas entre los meses de estudio ( $H = 10.3313$ ;  $P = 0.066375$ ). De igual manera, la macrofauna asociada a los bancos ostrícolas de la laguna TAP exhibió valores  $>0.9$  de equitatividad (Fig. 6C), en agosto y septiembre se registró el valor más bajo ( $J = 0.91$ ) y el valor máximo se registró en julio y octubre ( $J = 0.95$ ), no obstante, estos contrastes no son estadísticamente significativos ( $H = 4.1345$ ;  $P = 0.530218$ ). Con relación a la diversidad verdadera, se observa una misma tendencia, existiendo mayor cantidad de especies efectivas en los meses estudiados para la laguna TAP, contrariamente en PV, todos los meses registraron valores de diversidad verdadera menor a 10 especies efectivas (Fig. 6D).

Por otra parte, los bancos ostrícolas de PV, TAH y TAP presentaron diferencias significativas con base en la composición y abundancia de la macrofauna asociada de acuerdo al análisis ANOSIM ( $R_{\text{global}} = 0.897$ ,  $P < 0.001$ ). Estos contrastes se confirman con el análisis NDMS, donde se muestra la separación de las lagunas costeras (Fig. 7). Con base en el análisis SIMPER, 14 especies contribuyeron en la similitud de TAP (79.9 %), así también, siete especies favorecieron la similitud de PV (71.94 %) y seis especies para TAH (58.18 %), (Tabla II).



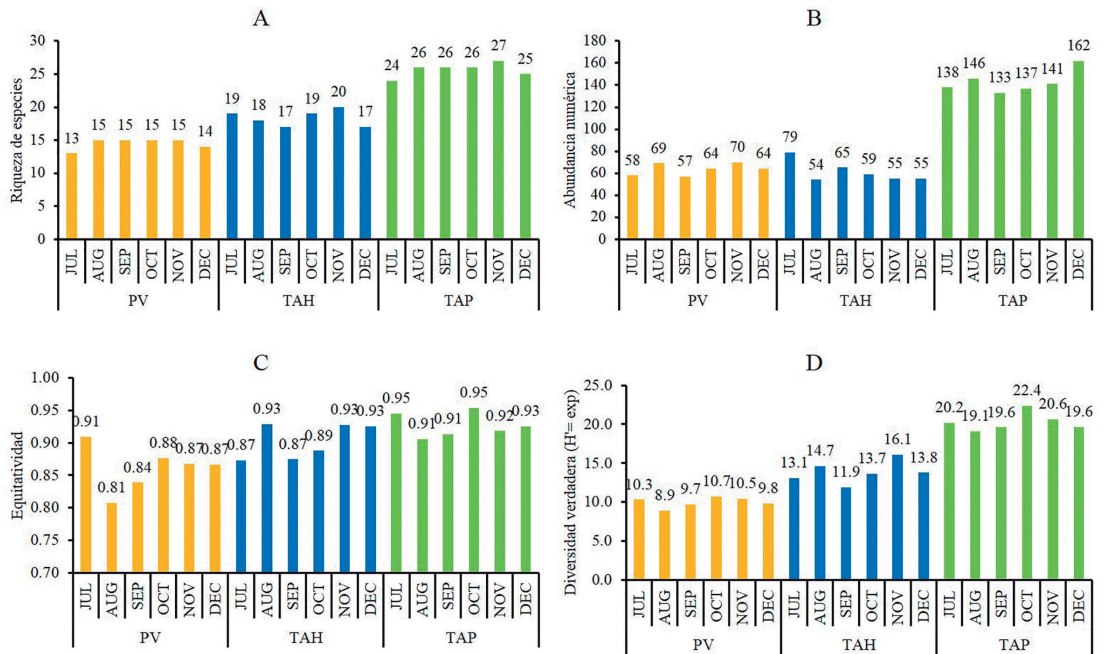


Figura 6. Valores mensuales de riqueza, abundancia, equitatividad y diversidad verdadera de la macrofauna bentónica asociada a bancos ostrícolas (*Crassostrea virginica*) en las lagunas de Pueblo Viejo (PV), Tamiahua (TAH) y Tampamachoco (TAP), Veracruz, México. A, riqueza; B, abundancia; C, equitatividad; D, diversidad verdadera.

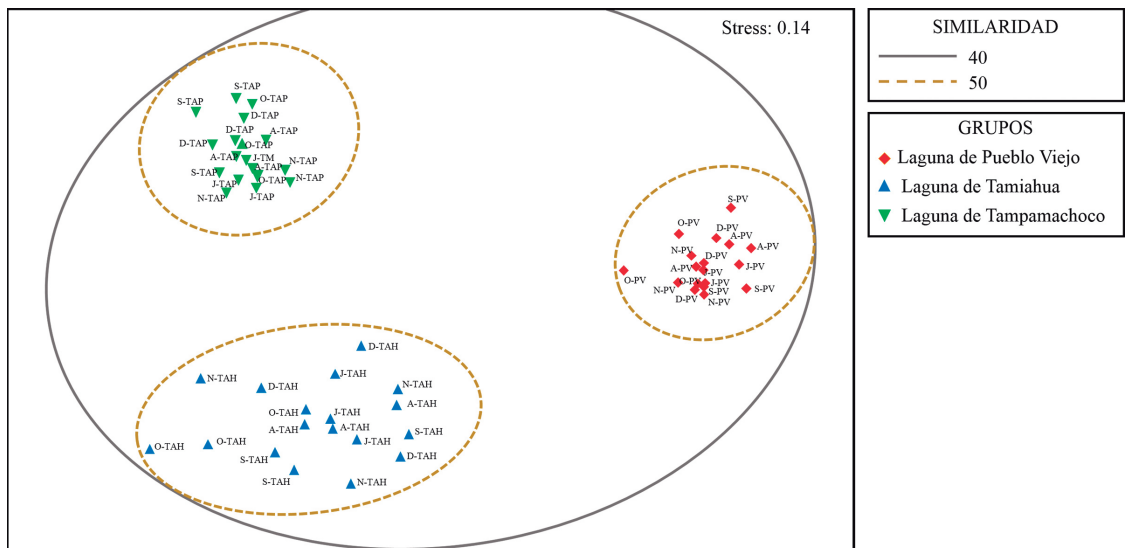


Figura 7. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) realizado a los bancos ostrícolas de la laguna Pueblo Viejo (PV), Tamiahua (TH) y Tampamachoco (TM).

Tabla II. Valores de similitud porcentual (SIMPER) de las especies macrofaunísticas que contribuyeron en la semejanza de los bancos ostrícolas de las lagunas costeras Pueblo Viejo (PV), Tamiahua (TAH) y Tampamachoco (TAP), Veracruz, México

Lagunas costeras	Especies	Similitud promedio	Contribución (%)	Acumulado (%)
TAH (58.18 %)	<i>N. oligohalina</i>	11.26 ± 4.83	19.36	19.36
	<i>Cliona</i> sp.	6.37 ± 2.57	10.95	30.30
	<i>S. ellipticus</i>	5.77 ± 1.40	9.92	40.23
	<i>N. usnea</i>	5.13 ± 1.85	8.82	49.05
	<i>B. exustus</i>	4.36 ± 1.43	7.50	56.55
	<i>L. pectinata</i>	3.27 ± 0.98	5.62	62.17
	<i>N. virginea</i>	2.77 ± 0.85	4.77	66.94
	<i>A. transversa</i>	2.23 ± 0.73	3.83	70.77
TAP (79.90 %)	<i>B. eburneus</i>	7.07 ± 5.43	8.85	8.85
	<i>T. dulongii</i>	5.73 ± 9.54	7.17	16.03
	<i>H. dianthus</i>	5.02 ± 6.22	6.28	22.31
	<i>T. interrupta</i>	4.81 ± 8.40	6.02	28.32
	<i>L. bisulcatus</i>	3.94 ± 5.41	4.93	33.25
	<i>A. transversa</i>	3.90 ± 6.76	4.89	38.14
	<i>Membranipora</i> sp.	3.70 ± 4.20	4.63	42.77
	<i>N. oligohalina</i>	3.61 ± 2.35	4.52	47.29
	<i>N. usnea</i>	3.49 ± 4.48	4.37	51.66
	<i>B. varium</i>	3.44 ± 6.93	4.31	55.97
	<i>I. recurvum</i>	3.42 ± 5.51	4.28	60.25
	<i>C. cancellata</i>	3.30 ± 6.56	4.13	64.38
	<i>E. depressus</i>	3.02 ± 2.42	3.78	68.16
	<i>P. websteri</i>	2.56 ± 1.74	3.21	71.37
PV (71.94 %)	<i>B. exustus</i>	16.73 ± 7.81	23.25	23.25
	<i>N. usnea</i>	7.93 ± 2.44	11.02	34.27
	<i>M. sanguinea</i>	7.39 ± 2.46	10.28	44.54
	<i>V. floridana</i>	5.95 ± 1.76	8.27	52.81
	<i>A. transversa</i>	5.52 ± 1.84	7.67	60.48
	<i>T. interrupta</i>	4.79 ± 1.46	6.66	67.14
	<i>B. nigromaculatum</i>	4.33 ± 1.17	6.02	73.16

## DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio indican que los bancos ostrícolas de las lagunas Pueblo Viejo, Tamiahua y Tampamachoco constituyen un importante sustrato biogénico que es aprovechado por invertebrados sésiles y vágiles. La macrofauna encontrada en los bancos ostrícolas está compuesto por esponjas, anélidos, moluscos, crustáceos y briozoarios, estos resultados coinciden a los ensamblajes faunísticos que se reportan para otras regiones del atlántico (Tolley *et al.*, 2005; Tolley y Volety, 2005; Blomberg *et al.*, 2018).

Por otra parte, la macrofauna de moluscos y crustáceos encontrada (17 especies) en el estudio es menor a la que se reporta para otros ecosistemas similares de la costa atlántica mexicana, dado que en la laguna Carmen-Machona, Tabasco, se han registrado 26 especies de moluscos y 12 de crustáceos (Susan-Tepetlan y Aldana-Aranda, 2008). Así también, para los bancos ostrícolas de la laguna La Mancha, Veracruz, se ha reportado una riqueza macrofaunística compuesta por 12 especies de moluscos, 10 de crustáceos, cuatro de poliquetos y tres especies de peces (Coutiño-Rodríguez, 1982).

De las tres lagunas costeras estudiadas, los bancos ostrícolas de PV presentaron menor riqueza de especies, lo cual se puede atribuir a que tienen una menor extensión superficial, sin embargo, los bancos de ostión de TAP resultaron ser los de mayor riqueza macrofaunística a pesar que la laguna de TAH es la de mayor tamaño, por ello es necesario investigar si las características fisicoquímicas como la salinidad y la naturaleza del sustrato de cada laguna influyen en estos contrastes, o bien si dependen de la tasa de crecimiento y longitud de los ostiones, debido a que *C. virginica* es de mayor tamaño en la laguna de TAP (Vidal-Briseño *et al.*, 2015).

Dentro del ensamblaje macrofaunístico que se establece en los bancos ostrícolas, es importante destacar que se identificaron varias especies perforadoras y parásitas, por ejemplo: *Cliona* sp., esta esponja perfora las valvas de *C. virginica* y se observó en todos los bancos ostrícolas. Se ha documentado que miembros de este género son capaces de afectar las tasas de crecimiento y provocar la mortalidad de los ostiones (Carver *et al.*, 2010; Carroll *et al.*, 2015). Entre los parásitos encontrados fueron *S. ellipticus* en TAP y TAH, este platelminto es un activo depredador del ostión (Landers y Rhodes, 1970) y se tiene un antecedente histórico para la laguna de TAH en la sequía de 1988, se registró una proliferación de estos organismos provocando la mortalidad masiva de los ostiones (DOF, 2014). Este platelminto se ha reportado también para el sistema de lagunas Carmen-Machona, Tabasco (Gómez, 1980).

Asimismo, se observó a *Polydora websteri* en las lagunas TAH y TAP, es un parásito con actividad erosionadora y se ha notificado que causa problemas en el crecimiento de los ostiones (Haigler, 1969), haciéndolos vulnerables a enfermedades, lo cual podría conducir a problemas en el rendimiento de la producción de los bancos ostrícolas y mortalidad en algunos casos (Wargo y Ford, 1993; Martín y Britayev, 1998; Cáceres-Martínez y Vásquez-Yeomans, 2013).

De igual manera, crustáceos parásitos fueron registrados como *Zaops ostreum*, el cual se caracteriza por depredar los bancos ostrícolas, causando problemas fisiológicos en los ostiones juveniles (Hanke *et al.*, 2015). También se observó a *T. dulongii*, esta especie se encontró en el interior de los ostiones, lo cual acontece a través de la etapa larval (Byers *et al.*, 2014). Es importante señalar la presencia de *E. depresssus*, este decápodo se registró en TAP y se caracteriza por ser un depredador de ostiones juveniles (Kulp *et al.*, 2011).

La mayoría del ensamblaje macrofaunístico que se establece en los bancos ostrícolas son epibiontes, representados por bivalvos y balanos, los cuales fueron los más abundantes en los tres sistemas lagunares, resultados que coinciden a lo que se reporta para ecosistemas similares (Tolley y Volety, 2005; Tolley *et al.*, 2005; Susan-Tepetlan y Aldana-Aranda, 2008; Hanke *et al.*, 2015; Blomberg *et al.*, 2018). Esto sugiere que balanos y bivalvos son los grupos más exitosos en los bancos ostrícolas, lo cual se puede atribuir a que tienen la capacidad de fijarse a las valvas del ostión por la secreción de cemento y de un bisco (García-Cubas y Reguero, 2007), así también, son tolerantes a amplios rangos de salinidad y de temperatura (Bacon, 1971; Henry y McLaughlin, 1975; García-Cubas y Reguero, 2007), presentan altas tasas de reproducción y crecimiento *e. g.* *A. eburneus* (El-Komy y Kajihara, 1991), inclusive habitualmente cohabitan y obtienen los mismos recursos alimenticios filtrando partículas suspendidas de la columna del agua (García-Cubas y Reguero, 2007).

Los bancos de ostión americano, también son fundamentales para la fauna móvil, ya que fue el segundo grupo con mayor abundancia, lo cual puede estar relacionado proporcionalmente a una mayor presencia de epibiontes, tal como se registró en TAP y TAH. Por ello, la abundancia de carnívoros y omnívoros móviles en los bancos ostrícolas se puede atribuir por propósitos de alimentación (Susan-Tepetlan y Aldana-Aranda, 2008), fungiendo como depredadores (e. g. *S. ellipticus*, *P. websteri*, *Z. ostreum*) de los epibiontes y de los propios ostiones.

Las especies más representativas en abundancia fueron distintas en cada banco ostrícola. En la laguna PV, la más numerosa fue *B. exustus*, es epibionte de las valvas del ostión y adopta hábitos filtradores, le sigue *N. usnea*, de hábitos sedentarios y micrófagos, ambas especies son típicas del sistema lagunar (Reguero y García-Cubas, 1993) y presentan amplia tolerancia a la salinidad (García-Cubas y Reguero, 2004). Por el contrario, en la laguna de TAH, las más representativas fueron carnívoros como *N. oligohalina*, seguido del parásito *S. ellipticus*, este resultado sugiere que los bancos ostrícolas pueden presentar depredación por estos invertebrados móviles. Para la laguna TAP, los bancos ostrícolas están sujetos a mayor colonización de epibiontes filtradores ya que los más abundantes fueron justamente *A. eburneus*, seguido de *H. dianthus*, también fue importante la abundancia de crustáceos móviles como *T. dulongii*.

Solamente *A. eburneus* y *E. depressus*, son citados de igual manera como abundantes para los arrecifes de ostión de las lagunas Carmen-Machona y Mecoacán (Susan-Tepetlan y Aldana-Aranda, 2008). En estos sistemas lagunares las especies dominantes fueron *Ischadium recurvum*, *Crepidula plana*, *A. eburneus*, *Amphibalanus improvisus* y *E. depressus* (Susan-Tepetlan y Aldana-Aranda, 2008). En bancos ostrícolas artificiales también sitúan a *A. eburneus* como especie dominante (Meyer y Townsend, 2000). La macrofauna epibionte también se ha estudiado en las raíces de *R. mangle*, sin embargo, el ensamblaje macrofaunístico es distinto a la de los bancos ostrícolas dado que en la laguna de TAP y la Mancha, las especies más abundantes en las raíces del mangle rojo son *Amphibalanus* sp., *Crassostrea rhizophorae*, *I. recurvum* y *Mytilopsis leucophaeata* (Ruiz y López-Portillo, 2014; Lucas y De la Cruz-Francisco, 2018).

En general, la comunidad macrofaunística de los bancos ostrícolas es equitativa, lo cual se puede atribuir a la abundancia de especies epibiontes que cohabitan compartiendo los mismos recursos como el espacio y alimento, obteniendo los recursos alimenticios de la columna del agua, misma que es abundante por la alta tasa de sedimentación que presentan las lagunas costeras (Contreras-Espinosa, 1993; Calva y Torres-Alvarado, 2000). En consecuencia, esto favorece un ambiente uniforme y diverso en la estructura comunitaria.

Aunado a lo anterior, la equitatividad es mayor en los bancos ostrícolas con mayor riqueza y abundancia de epibiontes y depredadores como se observó en la laguna TAP, mientras la equitatividad es menor en ambientes con menor diversidad y abundancia de especies como la registrada en PV. La equitatividad también se ha reportado para otras comunidades estuarinas de la laguna de TAP, principalmente con la macrofauna que se asocia a las raíces de *R. mangle* (Lucas y De la Cruz-Francisco, 2018), así mismo con la comunidad de moluscos de las lagunas TAP (Reguero y García-Cubas, 1991) y PV (Reguero y García-Cubas, 1993).

El análisis de similitud evidencia que los bancos ostrícolas de cada laguna son afines entre sí con relación a la composición y abundancia de la macrofauna asociada, pero son significativamente diferentes al compararlas entre las tres lagunas costeras. Esto se atribuye a que el ensamblaje macrofaunístico asociado a los bancos ostrícolas de PV presentaron menor riqueza y abundancia, donde la especie típica fue un epibionte filtrador: *B. exustus*. Mientras, en TAP, la macrofauna asociada en los bancos ostrícolas fueron más diversos en especies y en abundancia, representados por *A. eburneus* y *H. dianthus*,

ambos de hábitos filtradores. Contrariamente, en TAH, los bancos ostrícolas son caracterizados principalmente por carnívoros (*N. oligohalina* y *S. ellipticus*), seguido de epibiontes filtradores. Todo esto parece indicar que los modos de vida y los grupos tróficos parecen ser determinantes en la estructura comunitaria de la macrofauna que se asocia a los bancos ostrícolas de *C. virginica*.

## CONCLUSIONES

El ensamblaje faunístico identificado en los bancos ostrícolas de las lagunas del norte de Veracruz (PV, TAH y TAP) corrobora la importancia que desempeñan en los ecosistemas costeros, ya que proveen un sustrato biogénico idóneo para el asentamiento de macroinvertebrados bentónicos que fungen como residentes (epibiontes) y transitorios (fauna móvil). No obstante, la estructura macrofaunística asociada a los bancos ostrícolas es distinta en las lagunas estudiadas, por lo que es necesario que posteriores estudios relacionen los atributos comunitarios con variables ambientales como las características físico-químicas, la profundidad y la extensión de los bancos ostrícolas, estos factores podrían explicar la dinámica ecológica de estos ensamblajes macrofaunísticos.

## AGRADECIMIENTOS

A Yehimy Yunery Martínez Hernández por su ayuda en el trabajo de campo y procesamiento de datos. También agradecemos a Antonio Leija Tristán del Depto. Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, por el apoyo en la identificación de las especies.

## LITERATURA CITADA

- Ascencio, L. A., M. Enríquez, I. Martínez y D. Aldana. 2016. Efecto de la temperatura y la salinidad en el ciclo reproductor de hembras y machos de *Crassostrea virginica* (Bivalvia: Ostreidae). *Revista de Biología Tropical*, 64: 449–459.
- Bacon, P. R. 1971. The maintenance of a resident population of *Balanus eburneus* (Gould) in relation to salinity fluctuation in a Trinidad mangrove swamp. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 6: 187–198.
- Baqueiro-Cardenas, E., J. Bello-Pineda, I. Martínez-Morales, P. San Martín-Del Ángel, I. Hernández-Herrera, F. Lango-Reynoso, M. Enríquez-Díaz y D. Aldana-Aranda. 2013. Estrategias poblacionales del ostión americano *Crassostrea virginica* del Estado de Veracruz, (19–30 pp.). En: Aldana-Aranda, D., M. Enríquez-Díaz y E. V Elías-Gutiérrez (Eds.), *Manejo de los recursos pesqueros de la cuenca del Golfo de México y del mar Caribe*, Universidad Veracruzana, Xalapa,
- Blomberg, B. N., T. A. Palmer, P. A. Montagna y J. B. Pollack. 2018. Habitat assessment of a restored oyster reef in South Texas. *Ecological Engineering*, 122: 48–61.
- Byers, J. E., T. L. Rogers, J. H. Grabowski, A. R. Hughes, M. F. Piehler y D. L. Kimbro. 2014. Host and parasite recruitment correlated at a regional scale. *Oecologia*, 174: 731–738.
- Cáceres-Martínez, J. y R. Vásquez-Yeomans. 2013. Enfermedades, parásitos y episodios de mortalidad de ostiones de importancia comercial en México y sus implicaciones para la producción. *Ciencia Pesquera*, 21: 5–48.



- Calva, B. L. G. y R. Torres-Alvarado. 2000. Distribución de carbohidratos, carbono y nitrógeno orgánico en sedimentos de tres lagunas costeras del golfo de México. *Hidrobiológica*, 10 (2): 101–114.
- Carroll, J. M., K. A. O’Shaughnessy, G. A. Diedrich y C. M. Finelli. 2015. Are oyster being bored to death? Influence of *Cliona celata* on *Crassostrea virginica* condition, growth and survival. *Diseases of Aquatic Organisms*, 117: 31–44.
- Carver, C. E., I. Thériault y A. L. Mallet. 2010. Infection of cultured eastern oysters *Crassostrea virginica* by the boring sponge *Cliona celata*, with emphasis on sponge life history and mitigation strategies. *Journal of Shellfish Research*, 29 (4): 905–915.
- Clarke, K. R. y R. N. Gorley. 2015. Getting started with PRIMER V7. PRIMER-E: Plymouth. Plymouth Marine Laboratory, 20.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS, Version 9.1: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Storrs: University of Connecticut, United States of America.
- Contreras-Espinosa, F. 1985. *Las lagunas Costeras Mexicanas*. México: Centro de Ecodesarrollo, Secretaría de Pesca, 253 pp.
- Contreras-Espinosa, F. 1993. *Ecosistemas Costeros Mexicanos*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Universidad Autónoma Metropolitana, 415 pp.
- Contreras, F. y O. Castañeda. 2004. La biodiversidad de las lagunas costeras. *Ciencias*, 076: 46–56.
- Coutiño-Rodríguez, A. 1982. *Contribución al conocimiento de la fauna acompañante de la población ostrícola de la Laguna de La Mancha, Veracruz*. Tesis licenciatura. Universidad Veracruzana, 85 pp.
- De la Lanza-Espino, G. y C. Cáceres-Martínez. 1994. Lagunas costeras y el litoral mexicano: geología (pp. 13–74). En: de la Lanza-Espino, G. y C. Cáceres-Martínez (Eds), *Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano*. UNAM–UABCS.
- De León-González, J. A., J. R. Bastida-Zavala, L. F. Carrera-Parra, M. E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S. I. Salazar-Vallejo y V. Solís-Weiss. 2009. *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. México: Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, 737 pp.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 2014. Plan de Manejo Pesquero de Lisa (*Mugil cephalus*) y Lebrancha (*Mugil curema*), en las costas de Tamaulipas y Veracruz. Diario Oficial de la Federación, 31 de marzo de 2014. <https://www.inapesca.gob.mx/portal/documentos> (Accesado: 14 de abril de 2019).
- El-Komy, M. M. y T. Kajihara. 1991. Breeding and moulting of barnacles under rearing conditions. *Marine Biology*, 108: 83–89.
- García-Cubas, A. y M. Reguero. 2004. *Catálogo ilustrado de moluscos gasterópodos del Golfo de México y mar Caribe*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, 157 pp.
- García-Cubas, A. y M. Reguero. 2007. *Catálogo ilustrado de moluscos Bivalvos del Golfo de México y mar Caribe*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, 94 pp.



- Gómez, A. S. 1980. Frecuencia de *Stylochus ellipticus* Girard, 1850 (Turbellaria Polycladia), en *Crassostrea virginica* Gmelin, de lagunas costeras del sur del Golfo de México (1977–1979). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, 51 (1): 1–9.
- Haigler, S. A. 1969. Boring mechanism of *Polydora websteri* inhabiting *Crassostrea virginica*. *American Zoologist*, 9: 821–828.
- Hanke, M. H., J. M. Hargrove, T. D. Alphin y M. H. Posey. 2015. Oyster utilization and host variation of the oyster pea crab (*Zaops ostreum*). *Journal of Shellfish Research*, 34 (2): 281–287.
- Henry, D. P. y P. A. McLaughlin. 1975. The barnacles of the *Balanus amphitrite* complex (Cirripedia, Thoracica). *Zoologische Verhandelingen*, 141: 1–254.
- Hyman, L. H. 1951. *The Invertebrates: Platyhelminthes and Rhynchocoela the acoelomate bilateria*. EE. UU: McGraw-Hill Book Company, 550 pp.
- Jiménez-Valverde, A. y J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8: 151–161.
- Kulp, R. E., V. Politano, H. A. Lane, S. A. Lombardi y K. T. Paynter. 2011. Predation of juvenile *Crassostrea virginica* by two species of mud crabs found in the Chesapeake Bay. *Journal of Shellfish Research*, 30: 1–6.
- Landers, W. y E. W. Rhodes. 1970. Some factors influencing predation by the flatworm *Stylochus ellipticus* (Girard), on oysters. *Chesapeake Science*, 11: 55–60.
- Lara-Domínguez, A. L., F. Contreras-Espinosa, O. Castañeda-López, E. Barba-Macías y M. A. Pérez-Hernández. 2011. Lagunas Costeras y Estuarios (301–317 pp). En: Cruz-Angón A. (Ed.), *La Biodiversidad en Veracruz: Estudio del Estado México*: CONABIO, Universidad Veracruzana, Xalapa.
- Lucas, M. E. y V. De la Cruz-Francisco. 2018. Macroflora y macrofauna asociada a las raíces sumergidas de *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae), en la laguna Tampamachoco, Veracruz, México. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, 10 (1): 31–42.
- Martin, D. y T. A. Britayev. 1998. Symbiotic Polychaetes: Review of known species. *Oceanography and Marine Biology*, 36: 217–340.
- Meyer, D. L. y E. C. Townsend. 2000. Faunal utilization of created intertidal eastern oyster (*Crassostrea virginica*) reefs in the southeastern United States. *Estuaries*, 23: 34–45.
- Moore, H. B. y N. N. López. 1970. A contribution to the ecology of the lamellibranch *Dossonia elegans*. *Bulletin of Marine Science*, 20 (4): 980–986.
- Moreno, C. E. 2001. *Manual de métodos para medir la biodiversidad*. México: Universidad Veracruzana (Textos universitarios), 84 pp.
- Peterson, C. H. y R. N. Lipcius. 2003. Conceptual progress towards predicting quantitative ecosystem benefits of ecological restorations. *Marine Ecology Progress Series*, 264: 297–307.
- Reguero, M. y A. García-Cubas. 1991. Moluscos de la laguna Tampamachoco, Veracruz, México: Sistemática y Ecología. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, 18 (2): 289–328.



- Reguero, M. y A. García-Cubas. 1993. Moluscos de la laguna Pueblo Viejo, Veracruz, México: Sistemática y Ecología. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, 20 (1): 77–104.
- Ruiz, G. M. y J. López-Portillo. 2006. Los invertebrados. En: Moreno-Casasola, P. (Ed.) *Entornos Veracruzanos: la Costa de La Mancha* (pp. 341–362). México: Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz.
- Ruiz, M. y J. López-Portillo. 2014. Variación espacio–temporal de la comunidad de macroinvertebrados epibiontes en las raíces del mangle rojo *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) en la laguna costera de La Mancha, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 62 (4): 1309–1330.
- Salazar-Vallejo, S. I. y N. E. González. 1990. Ecología costera en la región de la Mancha, Veracruz. *La ciencia y el hombre*, 6: 101–120.
- StatSoft. 1984–2004. Statistica for Windows (Software–System for Data–analyses), version 7. USA: Tulsa.
- Stunz, G. W., T. J. Minello y L. P. Rozas. 2010. Relative value of oyster reef as habitat for estuarine nekton in Galveston Bay, Texas. *Marine Ecology Progress Series*, 406: 147–159.
- Susan-Tepetlan, P. V. y D. Aldana-Aranda. 2008. Macrofauna bentónica asociada a bancos ostrícolas en las lagunas costeras Carmen, Machona y Mecoacán, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical*, 56: 127–137.
- Tolley, S. G. y A. K. Volety. 2005. The role of oyster in habitat use of oyster reefs by resident fishes and decapod crustaceans. *Journal of Shellfish Research*, 24 (4): 1007–1012.
- Tolley, S. G., A. K. Volety y M. Savarese. 2005. Influence of salinity on the habitat use of oyster reefs in three southwest Florida estuaries. *Journal of Shellfish Research*, 24 (1): 127–137.
- Verrill, A. E. 1892. The marine nemertean of New England and adjacent waters. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 8: 382–456.
- Vidal-Briseño, C. I., R. I. Hernández-Herrera, G. Galindo-Cortés y P. San Martín-del Angel. 2015. Estructura poblacional de la captura del ostión *Crassostrea virginica* en las lagunas de Tamiahua y Tampamachoco, Veracruz, México. *Hidrobiológica*, 25 (2): 265–273.
- Walther, B. A. y J. L. Moore. 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimator, with a literature review of estimator performance. *Ecography*, 28: 815–829.
- Wargo, R. N. y S. E. Ford. 1993. The effect of shell infestation by *Polydora* sp. and infection by *Haplosporidium nelsoni* (MSX) on the tissue condition of oysters, *Crassostrea virginica*. *Estuaries*, 16: 229–234.

[Recibido: 20 de enero, 2021. Aceptado para publicación: 14 de abril, 2021]

# VARIACIONES ESPACIALES DE LAS COMUNIDADES DE LAGARTOS DIURNOS EN LOMA DE CUNAGUA, CIEGO DE ÁVILA, CUBA

## Space variations of the communities of day lizards in Loma de Cunagua, Ciego de Ávila, Cuba

Daylon Fundora-Caballero<sup>1\*</sup> y Ángel Arias-Barreto<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Delegación Territorial del CITMA de Ciego de Ávila, Cuba. Calle 4, No 30<sup>a</sup> entre Serafina y Hermanos González, Morón, Ciego de Ávila.  [orcid.org/0000-0003-0386-3453](https://orcid.org/0000-0003-0386-3453); <sup>2</sup>Centro de Servicios Ambientales de Villa Clara, Cuba. Carretera Central, No 716 entre Colón y Cabo Brito, Santa Clara, Villa Clara;  [orcid.org/0000-0003-0451-9582](https://orcid.org/0000-0003-0451-9582), [ariaslizards@gmail.com](mailto:ariaslizards@gmail.com). \*Para correspondencia: [daylon8910@nauta.cu](mailto:daylon8910@nauta.cu).

### RESUMEN

Una problemática común en nuestro país es conocer cómo influyen las variaciones del área y sus condiciones, en la distribución y abundancia de las comunidades de reptiles. El Refugio de Fauna Loma de Cunagua presenta dos variantes de Bosque Semidecuido (conservada y secundaria). Existen en el área 18 especies, 14 de ellas endémicas, que incluyen dos taxones a nivel subespecífico. Hay predominio de lagartos diurnos, pero sin información sobre el comportamiento de sus poblaciones. Para este estudio se establecieron transectos en las dos variantes de bosque, donde se efectuó un muestreo mensual durante un año y se anotaron las especies y sus datos de hábitat y microhábitat. Se realizó una correlación de Pearson con los valores de riqueza de especies en cada variante de bosque para conocer la influencia del hábitat en la comunidad. Para identificar las tendencias de las variaciones comunitarias se utilizó un Análisis de Correspondencias. Las especies más representadas fueron *Anolis sagrei* y *Anolis lucius*, pero todas son dependientes de las características del hábitat. Existe una correlación positiva entre la riqueza de especies y la variante conservada de bosque, probablemente relacionado con la complejidad del hábitat. A mayor número de estratos a usar, mayor número de especies de reptiles. Además, la cobertura de dosel y la insolación son parámetros esenciales en la segregación de las especies.

*Palabras clave:* *Anolis*, hábitat, segregación, bosque semidecuido.

### ABSTRACT

A common problem in our country is to know how the variations of the area and its conditions influence on the distribution and abundance of reptile communities. Loma de Cunagua Fauna Refuge presents two variants of Semideciduos Forest (preserved and secondary). There are 18 species in the area, 14 of them endemic, that include two taxes at subspecific level. There is prevalence of day lizards, but without information on the behavior of their populations. For this study, transects were established in the two forest variants, where a monthly sampling was carried out for one year and the species and their habitat and microhabitat data were annotated. A Pearson correlation was made with the species richness values in each forest variant to know the influence of the habitat in the community. A Correspondence Analysis was used to identify the trends of the community variations. The most represented species were *Anolis sagrei* and *Anolis lucius*, but all are dependent on the characteristics of the habitat. There is a positive correlation between species richness and the natural variant, probably related to the complexity of the habitat. To the greater number of strata to be used, greater the number of reptile species. In addition, canopy cover and insolation are essential parameters in the segregation of species.

*Keywords:* *Anolis*, habitat, segregation, semideciduos forest.

## INTRODUCCIÓN

Para Cuba, la lista de reptiles cuenta con 161 especies descritas (Torres López *et al.*, 2017), de las que 141 son endémicos (88 %), ocho han sido introducidas por el hombre y 12 son nativas. Estos datos sitúan a los reptiles como el segundo grupo de vertebrados terrestres más diverso, solo superado por las aves; y el segundo en cuanto a endemismos, superado por los anfibios.

Los lagartos *Anolis* son el segundo género más diverso de vertebrados en el Caribe, superado solo por las ranas del género *Eleutherodactylus*. Además, el grupo constituye un caso ideal para estudios de biodiversidad debido a la alta densidad con que se manifiestan (Schoener, 1983; Reagan, 1992). Pianka (1989) plantea que la composición de la fauna de lagartos está profundamente influenciada por la estructura de la vegetación. Existen diversos estudios de relaciones ecológicas entre la variabilidad de las comunidades y la estructura de la vegetación (Krebs, 1985; Margalef, 1998). Según Arias (1997) las relaciones interespecíficas entre las poblaciones pueden explicar los mecanismos de regulación de las comunidades, pero generalmente no ofrecen explicación de los patrones de distribución espacial y temporal.

Rand (1964) comenzó los trabajos de subnicho estructural con comunidades de lagartos, definiéndolo como la posición exacta que ocupan las especies en el medio en cuanto a estrato, sustrato, altura y diámetro de las perchas. Posteriormente, teniendo en cuenta los recursos, se definieron cuatro subnichos: estructural o de microhábitat, trófico, climático y temporal (Pianka, 1973). En nuestro país, los estudios comunitarios de nicho comenzaron con el trabajo de Berovides y Sampedro (1980), en el que se analizan las cuatro formas de uso de los recursos por las especies de iguánidos de Cuba. Igualmente, sobresale el trabajo de Arias (2009), acerca de la relación de las especies de reptiles con cada tipo de formación vegetal en Cayo Santa María, así como el uso de los recursos y condiciones que utilizan las mismas.

Por otro lado, Losos (1990) planteó que los *Anolis* del Caribe se han diversificado para ocupar una amplia gama de microhábitats, que van desde el suelo del bosque hasta las copas de los árboles. Estas especializaciones de hábitat estaban descritas por Williams (1972) como “Ecomorfos”. Dicho autor define seis de estos ecomorfos y los denomina de la siguiente forma: Troncosuelo, tronco-dosel, tronco, gigantes de dosel (gigantes se refiere al tamaño de los lagartos), hierba-arbusto y ramitas. Losos *et al.*, (2006) afirma que existe un patrón en el medio ecológico por el cual los miembros estrechamente relacionados del mismo tipo de ecomorfo coexisten.

La comunidad de lagartos de Loma de Cunagua presenta una gran variabilidad, tanto entre diferentes hábitats como dentro de uno mismo. En nuestro caso de estudio la variación de las comunidades de lagartos de Loma de Cunagua puede depender de las características de las especies que componen dicha comunidad o de las variaciones internas de los hábitats que condicionen la presencia y abundancia de las especies.

## OBJETIVOS

- Describir los patrones de distribución y abundancia de las especies de lagartos diurnos presentes en el Refugio de Fauna Loma de Cunagua.
- Determinar cómo influyen la exposición solar y la disponibilidad de recursos en la segregación espacial de los lagartos diurnos en diferentes tipos de bosque del área de estudio.
- Identificar los factores que resultan de importancia para la conservación de las especies y comunidades de lagartos diurnos en el área de estudio.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El Refugio de Fauna (RF) “Loma de Cunagua” se encuentra ubicado en la región central del país (Fig. 1), en el noreste de la provincia de Ciego de Ávila, en el municipio de Bolivia. El área posee una extensión de 8 228 ha terrestres. Constituye una zona núcleo dentro del Sitio Ramsar Gran Humedal del Norte de Ciego de Ávila y forma un domo salino de formaciones cársicas, que presenta una elevación máxima de 321 metros sobre el nivel medio del mar (Nerey-Contrera *et al.*, 2014).

En el área existen tres formaciones vegetales: El bosque semidecuido sobre calizas, el bosque semidecuido sobre suelos de mal drenaje y los bosques de mangles. La primera constituye la formación vegetal más extendida y se presenta en dos variantes atendiendo a su grado de conservación: Bosque Semidecuido conservado y Bosque Semidecuido secundario. La densidad de este bosque es de baja a media y su altura oscila entre los 15–25 m. En dicha formación vegetal se destaca un estrato emergente compuesto por palmas y jocumas, así como un estrato arbóreo conformado entre otras, por las especies: ocuje (*Callophyllum antillanum*), yagruma (*Cecropia peltata*), guásima (*Guazuma ulmifolia*), cedro (*Cedrela odorata*), majagua (*Hibiscus elatus*), almácigo (*Bursera simaruba*) y yaya (*Oxandra lanceolata*).

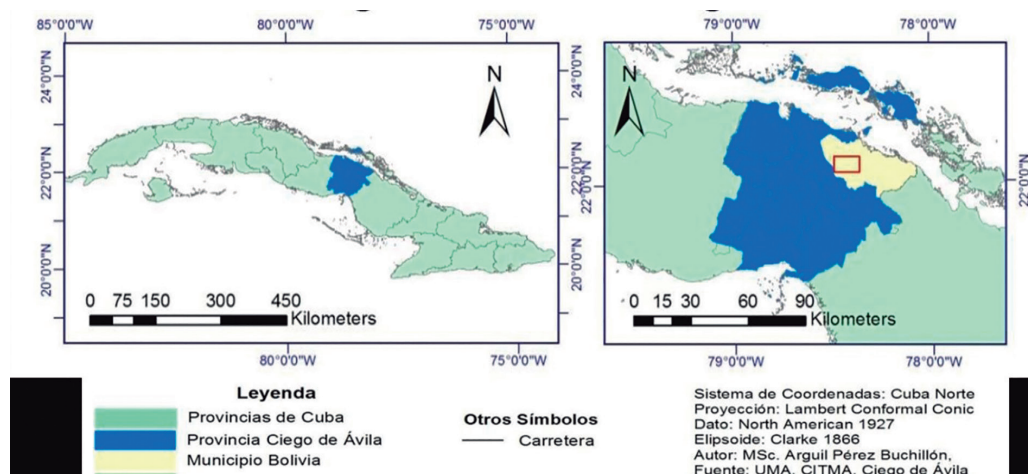


Figura 1. Ubicación geográfica del Refugio de Fauna Loma de Cunagua, como área de estudio de las variaciones espaciales de lagartos diurnos.

Las variantes de bosque semidecuido se diferencian principalmente en cuanto a la cobertura de dosel y la abundancia del estrato arbóreo, ambas características con marcado predominio en la variante conservada (Nerey-Contrera *et al.*, 2014). Por otro lado, la variante secundaria presenta un mayor estrato herbáceo y un sotobosque más abierto, con menor densidad del sustrato rama, de lianas y epífitas. No obstante, ambas variantes presentan las mismas especies vegetales e indistintamente aparecen afloramientos cársicos, bastante abundantes en toda el área de la loma.

Para la clasificación sistemática de las especies de reptiles se siguieron los criterios de Rodríguez-Schettino (1999). Para la clasificación de las formaciones vegetales del área se consultó lo planteado en el plan de manejo antes mencionado, y se comprobó según los criterios de Capote y Berazain (1984). En cuanto a la diversidad de reptiles, el área cuenta con 18 especies, de los cuales 14 son endémicos de Cuba, para un 72.2 %. Destacando, dentro de los endémicos, las subespecies *Anolis jubar cocoensis* y *Leiocephalus macropus hoplites*, esta última con categoría de endémico local.



Para el estudio se marcaron 18 transectos de 200 metros de largo por cuatro metros de ancho en Bosque semidecídulo sobre calizas, según lo establecido por Arias (2009). De ellos, 12 transectos en la variante conservada del Bosque semidecídulo, seis en la ladera Este y seis en la Oeste. En la variante secundaria del Bosque semidecídulo, solo se marcaron los seis de la vertiente Este, debido a la ausencia de dicha formación vegetal en la vertiente oeste de la loma. Los transectos se recorrieron desde las 9:00 a.m. hasta las 3:00 p.m., estandarizando el tiempo a 30 minutos. Los muestreos se realizaron con una frecuencia de dos visitas mensuales a cada transecto, extendiéndose durante un año, en el período entre mayo del 2015 hasta abril del 2016. En los recorridos se contó la cantidad de individuos de las distintas especies detectadas. Además, se tomó datos de hábitat, microhábitat y uso de los recursos, según lo establecido por Arias (2009).

Para determinar los parámetros cobertura de dosel, cobertura de suelo y cobertura de rocas, se utilizó un cilindro de 4.5 cm de diámetro, dividido en su extremo distal en cuatro cuadrantes. Las observaciones de estos parámetros se realizaron en los extremos de cada transecto, y además se agregó una medición extra en el centro de los mismos. Luego se promediaron los tres datos para obtener el valor a utilizar por cada transecto (Arias, 2009).

En la confección de las tablas de abundancia por especie se tomó el dato que respondía al mayor número de individuos en un transecto determinado. Para ello, se comparó los datos tomados en las dos visitas mensuales a cada transecto de ambas variantes de la formación vegetal. Se anotaron también los diferentes estados de las variables estrato y sustrato para el análisis del uso de los recursos estructurales (Arias, 2009). Para la variable estrato, se tomaron los estados árbol, arbusto y suelo; mientras que la variable sustrato se clasificó en los estados tronco, rama, hojarasca y piedra. Para determinar la actividad diaria en función del uso de los recursos, se tomó las alturas de las perchas en las que fueron observados cada uno de los individuos por especie detectados durante los conteos en cada uno de los 18 transectos, según lo establecido por Arias (2009). Las mediciones de altura se tomaron con una cinta métrica graduada en cm, desde el lugar exacto donde fue avistado el individuo hasta la superficie del suelo y de forma perpendicular. Con estas mediciones se confeccionaron tablas de alturas por especie, utilizando el promedio de altura para cada especie en ambas variantes de bosque.

La identificación de las tendencias principales de variación espacial de las comunidades de lagartos diurnos se realizó mediante la utilización de un análisis de ordenación (análisis de correspondencias AC), sobre la matriz de los transectos y la abundancia de las especies (Arias, 2009). Para la selección de las especies que caracterizan cada uno de los extremos de los ejes se consideraron los valores de sus contribuciones absolutas o inercias. Los resultados de los dos primeros ejes productos de la ordenación, han sido explicados en función de la estructura del microhábitat, mediante el análisis de correlación de Pearson (Sokal y Rohlf, 1979). La selección de este índice se debió a que todos los datos mostraron distribución normal al efectuar la prueba de Kolmogorov-Smirnov.

Para el análisis de la influencia climática sobre las especies de lagartos, solo se tuvo en cuenta la variable exposición solar. La misma se dividió en tres estados: Sol directo, Sol filtrado y Sombra. Dicha variable se tomó como factor determinante para la temperatura de los transectos y con ello, la temperatura en que se manifestaban los lagartos. Por su parte, en el análisis de uso de los recursos, se confeccionaron tablas de contingencia (Estados del recurso/Especie), y posteriormente, se aplicó la prueba "X<sup>2</sup>" para conocer si existieron diferencias significativas entre las especies de cada hábitat. El nivel de significación empleado fue del 5 %.



Para describir las variaciones de las especies entre los diferentes estados de los recursos y ver si existe competencia entre las mismas por su uso, se efectuó el cálculo de Amplitud de Nicho según la fórmula de Levins (1968). Los valores cercanos a 1 y a 0 indican un nicho espacial generalista y especialista respectivamente. Se toma como amplitud de nicho la variedad de estados de una variable a utilizar por cada especie. Se añadió también el cálculo de Solapamiento de Nicho de las especies, según la fórmula conocida como índice de solapamiento de Schoener (Krebs, 1999). Solapamiento de nicho se refiere al grado de coexistencia de varias especies en la utilización de un mismo estado de una determinada variable.

## RESULTADOS

*Descripción de la comunidad y su relación con la estructura de la vegetación.* En el presente trabajo se registraron para el Refugio de Fauna Loma de Cunagua 11 especies de lagartos diurnos, agrupadas en un orden, cuatro familias y cinco géneros. Es de destacar que no todas estas especies aparecen en la lista del Plan de Manejo del área protegida, por lo que representan nuevos reportes (Fundora-Caballero y Arias, inédito). El orden representado con la totalidad de las especies registradas fue *Squamata*. La familia de mayor representación fue *Polychrotidae* con nueve especies, seguida de las familias *Tropiduridae* y *Teiidae* con una especie cada una. El género más destacado fue *Anolis* con ocho especies.

El análisis de correspondencia utilizado para la ordenación de los transectos de muestreo en función de la composición de especies de lagartos diurnos muestra una fuerte absorción de varianza para los dos primeros ejes, con un 73.49 % (Fig. 2). El primer eje de ordenación recoge un 50.57 % y el segundo un 22.92 %, por lo que solo se consideraron estos ejes.

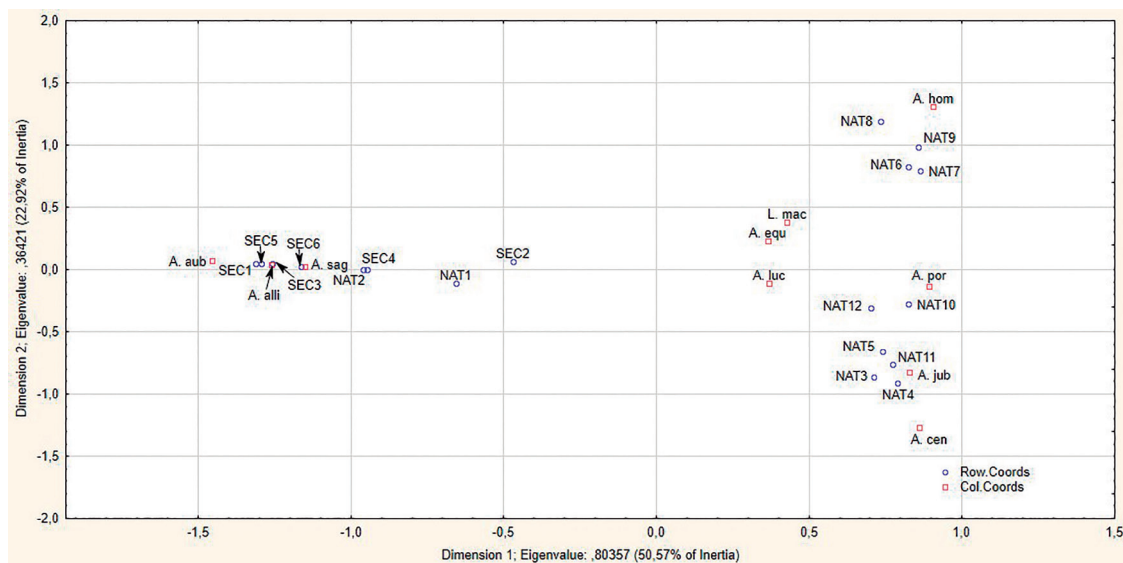


Figura 2. Representación de las coordenadas de las especies y las unidades de muestreo en los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencias.

Al considerar el comportamiento de las especies que caracterizan los extremos del primer eje de ordenación, se observa una fuerte relación con el factor insolación. Especies como *A. sagrei*, *A. allisoni* y *P. auberi* aparecen en el extremo negativo del eje, prácticamente unidas a todos los transectos de la variante secundaria (Fig. 2). Cabe destacar que estas especies también aparecen asociadas a los dos primeros transectos de la variante conservada. Por otra parte, el extremo positivo del eje 1 está caracterizado por el resto de las especies, que aparecen muy cercanas a las unidades de muestreo de la variante conservada. El eje 2 por su parte muestra una relación entre las especies y la cobertura de dosel (Fig. 2). Así, aparecen separándose *A. centralis* y *A. jubar* de comunidades caracterizadas por *A. lucius*, *A. equestris*, *A. sagrei*, *A. allisoni* y *P. auberi*. A su vez, las mismas se separan de especies como *A. homolechis* y *L. macropus* que caracterizan el extremo positivo del eje 2 (Tabla I).

Tabla I. Coordenadas de las especies, inercia alcanzada y valores de correlación de Pearson en cada uno de los dos ejes principales del Análisis de Correspondencias

	Coordenadas Eje 1	Inercia Eje 1	Correlación	Coordenadas Eje 2	Inercia Eje 2	Correlación
<i>Anolis sagrei</i>	-1.15134	<b>0.561653</b>	<b>-0.9773</b> <b>p = 0.000</b>	0.02541	0.000603	0.0127 p = 0.960
<i>Anolis jubar</i>	0.82666	<b>0.163045</b>	<b>0.6804</b> <b>p = 0.002</b>	<b>-0.82862</b>	<b>0.361430</b>	<b>-0.6929</b> <b>p = 0.001</b>
<i>Anolis homolechis</i>	<b>0.90643</b>	<b>0.131812</b>	<b>0.5641</b> <b>p = 0.015</b>	<b>1.31119</b>	<b>0.608534</b>	<b>0.8127</b> <b>p = 0.000</b>
<i>Anolis lucius</i>	0.36985	0.038826	0.6785 p = 0.002	-0.11203	0.007860	-0.2213 p = 0.378
<i>Anolis porcatius</i>	<b>0.89312</b>	0.049219	0.5231 p = 0.026	-0.13620	0.002526	-0.0865 p = 0.733
<i>Anolis centralis</i>	<b>0.86080</b>	0.000975	<b>0.2091</b> <b>p = 0.405</b>	<b>-1.26630</b>	0.004657	-0.3113 p = 0.209
<i>Anolis allisoni</i>	<b>-1.25913</b>	0.039131	-0.4329 p = 0.073	0.03637	0.000072	0.0090 p = 0.972
<i>Anolis equestris</i>	0.36373	0.000544	0.1593 p = 0.528	0.23027	0.000481	0.0942 p = 0.710
<i>Polidoscelis auberi</i>	<b>-1.45342</b>	0.006952	-0.5005 p = 0.034	0.07578	0.000042	0.0230 p = 0.928
<i>Leiocephalus macropus</i>	0.42816	0.007843	0.2273 p = 0.364	0.38229	0.013795	0.1944 p = 0.440

En negrita, los valores absolutos más altos, que caracterizan los extremos de cada gradiente.

Por otro lado, existe una alta correlación entre las especies y las coberturas de dosel, suelo y piedra caracterizando el eje 1 del análisis de correspondencias (Tabla II). Para el eje 2, los valores de correlación solo son destacables entre las especies y la cobertura de piedra.

Tabla II. Valores de correlación de Pearson para las coberturas de dosel, suelo y piedras, en cada uno de los dos ejes principales del Análisis de Correspondencias

	Cobertura de Dosel	Cobertura de Suelo	Cobertura de Piedra
Eje 1	0.8787 p = 0.000	-0.5035 p = 0.033	0.4741 p = 0.047
Eje 2	0.1257 p = 0.619	0.2588 p = 0.300	-0.4901 p = 0.039

*Segregación vertical de las especies de lagartos diurnos.* En el presente estudio se tomaron datos de 1896 individuos de 10 especies (Tabla III). De estos, 1141 corresponden a la variante conservada y 755 a la variante secundaria, para un 60.18 % y 39.82 % respectivamente. Del total de especies, solo dos no pertenecieron al género *Anolis*. La variante conservada mostró la mayor cantidad de especies, por lo que unido al alto número de individuos encontrados sería el área a destacar para acciones de conservación. Por su parte, la variante secundaria presentó seis especies, de las cuales coinciden cuatro con la variante anterior.

Tabla III. Número de observaciones por especie y por cada variante de Bosque semidecíduo de Loma de Cunagua, utilizados en los análisis espaciales

	Variante conservada	Variante secundaria	Total
<i>Anolis sagrei</i>	292	355	647
<i>Anolis jubar</i>	203	136	339
<i>Anolis homolechis</i>	228	0	228
<i>Anolis lucius</i>	258	211	469
<i>Anolis allisoni</i>	0	43	43
<i>Anolis porcatius</i>	88	0	88
<i>Anolis equestris</i>	7	3	10
<i>Anolis centralis</i>	2	0	2
<i>Leiocephalus macropus</i>	63	0	63
<i>Pholidoscelis auberi</i>	0	7	7
Total	1141	755	1896

Se pueden diferenciar cuatro agrupaciones verticales de los lagartos diurnos presentes en la variante conservada del área de estudio, por las medias de las alturas a las que perchaban (Fig. 3). En primer lugar, se encuentra la especie *L. macropus*, que caracteriza la comunidad de lagartos a la altura cero. Los individuos de esta especie tienden a distribuirse entre el nivel de superficie del suelo y unos 0.40 metros por encima, casi siempre en presencia de rocas. A la anterior la acompañan individuos (en su mayoría juveniles) de la especie *A. sagrei* y muy escasos individuos de *A. lucius*.

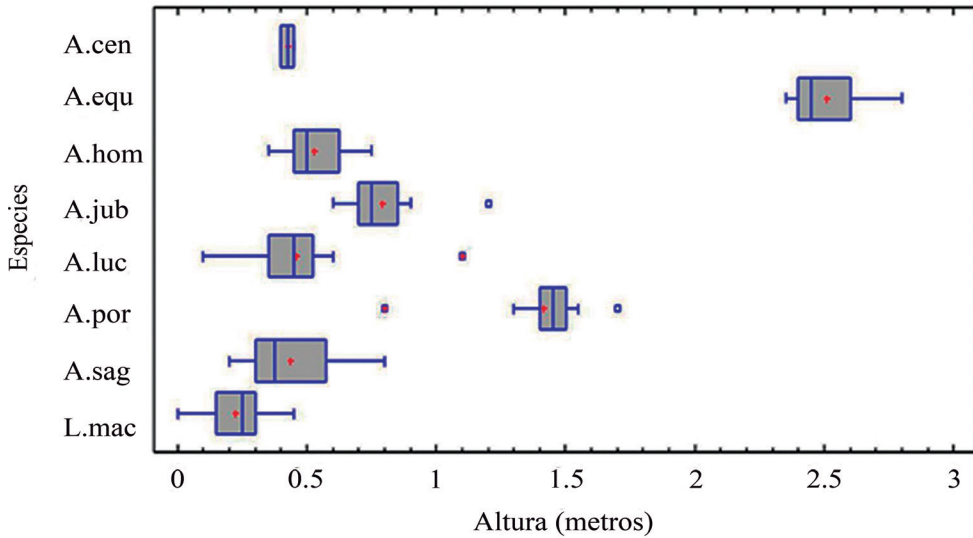


Figura 3. Representación de las alturas de las perchas registradas para cada especie en la variante conservada del bosque semideciduo de Loma de Cunagua. A. cen = *Anolis centralis*; A. equ = *Anolis equestris*; A. hom = *Anolis homolechis*; A. jub = *Anolis jubar*; A. luc = *Anolis lucius*; A. por = *Anolis porcatus*; A. sag = *Anolis sagrei*; L. mac = *Leiocephalus macropus*.

En segundo lugar, se encuentra la primera comunidad por encima de la altura cero hasta alcanzar una altura promedio que oscila entre 0.50 y 0.75 metros. La misma está caracterizada por *A. sagrei*, *A. homolechis* y *A. lucius*; acompañadas por *A. centralis* en menor cuantía, así como *A. jubar* que puede llegar hasta el metro de altura en sus perchas. Luego, viene una zona representada mayoritariamente por *A. porcatus* encontrados entre los 1.30 a los 1.50 metros. Por último, encontramos la comunidad por encima de los 2.0 metros de altura, caracterizada por la totalidad de los individuos de *A. equestris*, así como algunos ejemplares de *A. porcatus*.

Al analizar la Fig. 4, encontramos tres agrupaciones de alturas medias de los lagartos diurnos en la variante secundaria de Loma de Cunagua. Una primera que coincide con la variante anterior, a la altura cero y que estaría caracterizada por la especie *P. auberi* y muy escasos individuos, siempre juveniles, de *A. sagrei* y *A. lucius*.

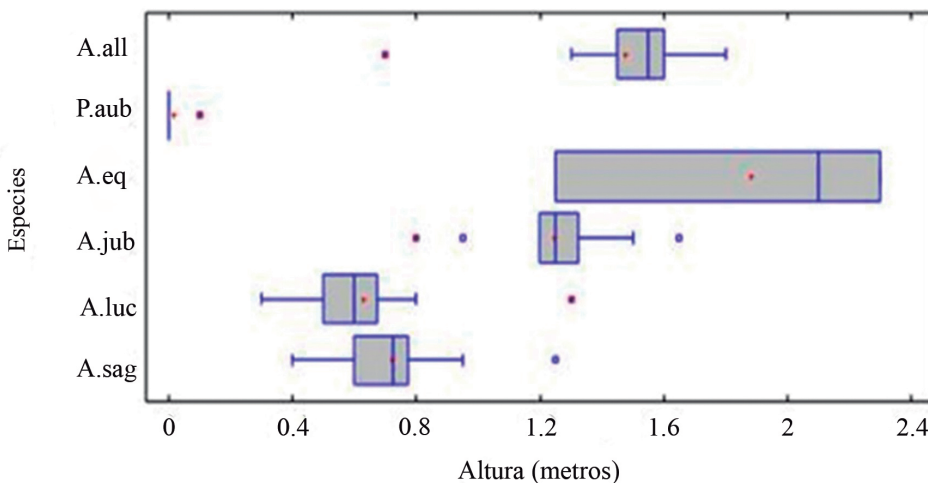


Figura 4. Representación de las alturas de las perchas registradas para cada especie en la variante secundaria del bosque semideciduo de Loma de Cunagua. A. all = *Anolis allisoni*; P. aub = *Pholidoscelis auberi*; A. eq = *Anolis equestris*; A. jub = *Anolis jubar*; A. luc = *Anolis lucius*; A. sag = *Anolis sagrei*.

En la segunda agrupación se aprecian diferencias con respecto a la variante conservada, puesto que, aunque se encuentra igualmente por encima de la altura cero, las comunidades de esta variante se encontrarían entre un 0.50 y 1.30 m de altura. No obstante, esta comunidad se caracterizaría, por las especies *A. sagrei*, *A. lucius* y *A. jubar*. En la tercera agrupación encontramos a una comunidad representada mayoritariamente por *A. equestris* y la generalidad de los individuos de *A. allisoni*. No obstante, esta agrupación presenta características ecotonales, debido a que pueden encontrarse individuos aislados de *A. jubar*. Asimismo, se observó que algunos ejemplares de la especie *A. allisoni* se movían también por perchas a las alturas cercanas a 1.40, lo que equivale a la segunda agrupación mencionada en esta variante.

*Segregación y nichos espaciales de las especies de lagartos.* Luego de analizar los resultados del cálculo de la amplitud de nicho, se obtuvo que las especies de menor amplitud en el uso del estrato son *P. auberi* y *L. macropus*. Este resultado coincide con lo encontrado en trabajo previopara las especies de suelo (Arias, 2009). De manera similar se comportaron también las especies de bajo número de muestra, como *A. centralis* y *A. equestris* (Tabla IV). Estos bajos valores de amplitud en el uso del estrato se observan para *A. equestris* en ambas variantes de la formación vegetal. Las restantes especies que presentaron la misma conducta solo se manifestaron en una sola de las variantes. En el mismo caso se encuentran *A. porcatus* y *A. allisoni*, que utilizan estratos similares, pero apareciendo solo en las variantes conservada y secundaria respectivamente. Así, *A. porcatus* tiende a comportarse como generalista y la segunda presenta un valor de uso de estrato que la podría situar como intermedia. Por su parte, *A. homolechis* también se comporta como generalista en el uso de los estratos, pero solo apareciendo en la variante conservada del área de estudio (Tabla IV).

Tabla IV. Valores de amplitud del uso de los recursos de las especies de lagartos, calculados en función de diferentes tipos de variables

	Variante Conservada			Variante Secundaria		
	Estrato	Sustrato	Exposición solar	Estrato	Sustrato	Exposición solar
<i>Anolis sagrei</i>	0.989	0.5719	0.856	0.785	0.3886	0.695
<i>Anolis jubar</i>	0.664	0.3129	0.639	0.535	0.2268	0.667
<i>Anolis homolechis</i>	0.663	0.2364	0.541	No calc	No calc	No calc
<i>Anolis lucius</i>	0.597	0.3427	0.848	0.592	0.4295	0.929
<i>Anolis porcatus</i>	0.661	0.2373	0.504	No calc	No calc	No calc
<i>Anolis allisoni</i>	No calc	No calc	No calc	0.594	0.3129	0.594
<i>Anolis equestris</i>	0.333	0.2207	0.441	0.333	0.1667	0.600
<i>Anolis centralis</i>	0.333	0.1667	0.333	No calc	No calc	No calc
<i>Leiocephalus macropus</i>	0.333	0.2014	0.482	No calc	No calc	No calc
<i>Pholidoscelis auberi</i>	No calc	No calc	No calc	0.333	0.1667	0.333

Valores cercanos a 1 y a 0 indican un nicho espacial generalista y especialista, respectivamente. "No calc" representa que no se calculó los valores de amplitud para estas especies.

No obstante, en el caso de las especies que se avistaron en ambas variantes de bosque, *A. sagrei* y *A. jubar* presentan valores algo más altos en la variante conservada, aunque en ambas se manifiestan como generalistas para el uso del estrato. En el caso de *A. lucius* presenta valores de amplitud de uso del estrato casi iguales en ambas variantes. Esto, hace que se comporte como una especie intermedia entre un generalista y un especialista. Por otra parte, *A. sagrei* mostró valores que lo sitúan como especie intermedia en la amplitud del sustrato en la variante conservada.

No obstante, en la variante secundaria se muestra como especialista, manifestando un valor bastante bajo de amplitud del sustrato. Asimismo *A. jubar* y *A. lucius* se manifiestan en ambas variantes como especialistas (Tabla IV). De igual manera, se comportó *A. equestris*, aunque con número de muestras mucho menores como ya se dijo anteriormente.

Con respecto a la amplitud de sustrato de las especies *A. homolechis*, *A. porcatus* y *A. centralis*, las mismas presentaron valores bajos que los ubican como especialistas en la variante conservada. Un caso similar manifestó *A. allisoni*, pero en la variante secundaria. Por su parte, las especies de suelo como *P. auberi* y *L. macropus* mostraron valores bajos de amplitud en el uso del sustrato, solo superados por *A. equestris* y *A. centralis*. Esto, hace que se comporten como fuertes especialistas para la variable sustrato (Tabla IV). Cabe recordar que *A. equestris* y *A. centralis* aparecieron muy poco durante el tiempo de muestreo planificado, lo que podría influir en los análisis de amplitud de los recursos.

En cuanto a la amplitud en la condición exposición solar se observa que las especies con mayores valores en ambas variantes fueron *A. lucius* y *A. sagrei*, mostrándose como generalistas fuertes. Asimismo, se manifestó *A. jubar* con valores altos y casi iguales para ambas variantes de bosque (Tabla IV). En el caso de *A. equestris* mostró un valor mayor en la variante secundaria, lo que hace que en la misma se comporte como generalista. Para el caso de las especies que aparecieron en una sola de las variantes muestreadas, como *A. homolechis*, *A. porcatus* y *L. macropus*, las dos primeras muestran valores muy similares, que las sitúan como intermedias en la variante conservada. En el caso de *L. macropus*, presentó un valor relativamente bajo de amplitud a la exposición solar, por lo que podría comportarse como especialista. Asimismo, la especie *A. centralis* se muestra como especialista en la variante conservada, mientras que *A. allisoni* hace como generalista en la variante secundaria.

Un análisis del solapamiento de estratos, para las diferentes especies de lagartos de la variante conservada, muestra que para *A. sagrei* se obtienen los mayores valores al comparar con *A. lucius*. De manera similar sucede, si lo comparamos con otras especies ecológicamente similares, como *A. jubar* y *A. homolechis*, así como con *A. porcatus* (Tabla V). Estas últimas especies también muestran altos valores de solapamiento entre ellas, destacando el valor entre *A. homolechis* y *A. porcatus*. Otras especies con valores altos de solapamiento en el uso del estrato serían *A. equestris* y *A. jubar*. Por otro lado, con valores más discretos, encontramos a las especies *A. centralis*, *A. homolechis* y *A. porcatus*. En el caso particular de *L. macropus* solo se distingue un valor alto de solapamiento al compararlo con *A. lucius*.

Tabla V. Valores del porcentaje de solapamiento espacial de los estratos entre especies de lagartos de la variante conservada de bosque semideciduo de Loma de Cunagua

Estrato Conservada	<i>A. sag</i>	<i>A. jub</i>	<i>A. hom</i>	<i>A. luc</i>	<i>A. por</i>	<i>A. equ</i>	<i>A. cen</i>	<i>L. mac</i>
<i>A. sagrei</i>		66.03	61.99	70.55	61.99	32.53	29.45	38.01
<i>A. jubar</i>	66.03		67.67	45.26	66.64	66.50	21.18	12.32
<i>A. homolechis</i>	61.99	67.67		32.95	98.96	46.49	53.51	0.00
<i>A. lucius</i>	70.55	45.26	32.95		32.95	32.95	0.00	67.05
<i>A. porcatus</i>	61.99	66.64	98.96	32.95		45.45	54.55	0.00
<i>A. equestris</i>	32.53	66.50	46.49	32.95	45.45		0.00	0.00
<i>A. centralis</i>	29.45	21.18	53.51	0.00	54.55	0.00		0.00
<i>L. macropus</i>	38.01	12.32	0.00	67.05	0.00	0.00	0.00	



En la variante secundaria, el solapamiento del uso del estrato de *A. sagrei* es más alto con *A. jubar*, coincidiendo con la variante anterior. No obstante, *A. sagrei* también presenta valores moderadamente altos al compararlo con las especies *A. lucius* y *A. allisoni* (Tabla VI). Por su parte, *A. jubar* también muestra valores significativos si lo comparamos con las especies *A. allisoni* y *A. equestris*. Al igual que la especie de suelo de la variante anterior, *P. auberi* exhibe un solo valor a destacar en el solapamiento del uso del estrato, y es con la especie *A. lucius*.

Tabla VI. Valores del porcentaje de solapamiento espacial de los estratos entre especies de lagartos de la variante secundaria de bosque semideciduo de Loma de Cunagua

Estrato Secundaria	<i>A. sag</i>	<i>A. jub</i>	<i>A. luc</i>	<i>A. alli</i>	<i>A. equ</i>	<i>A. aub</i>
<i>Anolis sagrei</i>		76.32	67.72	64.51	53.52	35.49
<i>Anolis jubar</i>	76.32		46.20	76.27	77.21	13.97
<i>Anolis lucius</i>	67.72	46.20		32.23	32.23	67.77
<i>Anolis allisoni</i>	64.51	76.27	32.23		67.44	0.00
<i>Anolis equestris</i>	53.52	77.21	32.23	67.44		0.00
<i>Pholidoscelis auberi</i>	35.49	13.97	67.77	0.00	0.00	

El cálculo del porcentaje de solapamiento para los sustratos de la variante conservada muestra que *A. sagrei* presenta su valor más alto con respecto a *A. jubar* (Tabla VII). La especie *A. jubar* también adquiere valores bastante altos al compararla con el resto de las especies que usa el estrato arbóreo o arbustivo, a excepción de *A. lucius*. De igual manera, ocurre con estas especies entre si y siempre excluyendo a *A. lucius*. Por último, *L. macropus* no muestra valores de importancia en el uso del sustrato con el resto de las especies presentes en esta variante.

Tabla VII. Valores del porcentaje de solapamiento espacial de los sustratos entre especies de lagartos de la variante conservada de bosque de Loma de Cunagua

Sustrato Conservada	<i>A. sag</i>	<i>A. jub</i>	<i>A. hom</i>	<i>A. luc</i>	<i>A. por</i>	<i>A. equ</i>	<i>A. cen</i>	<i>L. mac</i>
<i>A. sagrei</i>		67.45	55.14	42.82	55.14	52.98	38.70	38.01
<i>A. jubar</i>	67.45		87.68	39.85	87.68	84.24	69.95	12.32
<i>A. homolechis</i>	55.14	87.68		32.95	99.80	96.30	82.02	0.00
<i>A. lucius</i>	42.82	39.85	32.95		32.95	32.95	32.17	14.95
<i>A. porcatus</i>	55.14	87.68	99.80	32.95		96.10	81.82	0.00
<i>A. equestris</i>	52.98	84.24	96.30	32.95	96.10		85.71	0.00
<i>A. centralis</i>	38.70	69.95	82.02	32.17	81.82	85.71		0.00
<i>L. macropus</i>	38.01	12.32	0.00	14.95	0.00	0.00	0.00	

En lo referente al solapamiento del sustrato en la variante secundaria se observa que *A. sagrei* vuelve a mostrar altos valores con las especies arbóricolas, principalmente con *A. jubar*. En este caso, la relación es mayor incluso que lo observado para la variante anterior (Tabla VIII). Por su parte, *A. jubar* muestra el valor más alto de solapamiento en el uso del sustrato con *A. equestris*. Finalmente, tanto *A. lucius* como *P. auberi* no presentan altos valores al compararlas con el resto de las especies, lo que coincide con la variante conservada.

Tabla VIII. Valores del porcentaje de solapamiento espacial de los sustratos entre especies de lagartos de la variante secundaria de bosque de Loma de Cunagua

Sustrato Secundaria	<i>A. sag</i>	<i>A. jub</i>	<i>A. luc</i>	<i>A. alli</i>	<i>A. equ</i>	<i>A. aub</i>
<i>Anolis sagrei</i>		72.62	51.71	44.53	57.18	30.70
<i>Anolis jubar</i>	72.62		44.35	38.68	84.56	13.97
<i>Anolis lucius</i>	51.71	44.35		32.23	28.91	14.69
<i>Anolis allisoni</i>	44.53	38.68	32.23		37.21	0.00
<i>Anolis equestris</i>	57.18	84.56	28.91	37.21		0.00
<i>Pholidoscelis auberi</i>	30.70	13.97	14.69	0.00	0.00	

Al analizar el solapamiento en el uso de la exposición solar se obtuvo que *A. sagrei* presentó el más alto porcentaje al compararlo con *A. lucius* (Tabla IX). Igualmente, *A. jubar* mostró altos valores con respecto a las especies *A. homolechis*, *A. porcatus*, *A. centralis* y *L. macropus*. Además, en todas estas especies se observaron altos porcentajes de solapamiento en el tipo de insolación entre sí. Por otro lado, *A. equestris* no mostró valores significativos en la condición de insolación al compararse con el resto de las especies de la variante conservada.

Tabla IX. Valores de porcentaje de solapamiento espacial en el tipo de insolación entre especies de la variante conservada de bosque de Loma de Cunagua

Iluminación conservada	<i>A. sag</i>	<i>A. jub</i>	<i>A. hom</i>	<i>A. luc</i>	<i>A. por</i>	<i>A. equ</i>	<i>A. cen</i>	<i>L. mac</i>
<i>A. sagrei</i>		51.31	43.69	99.07	39.40	45.45	17.81	36.86
<i>A. jubar</i>	51.31		92.38	51.33	88.09	41.87	66.50	85.55
<i>A. homolechis</i>	43.69	92.38		43.71	95.71	40.16	74.12	93.17
<i>A. lucius</i>	99.07	51.33	43.71		39.42	44.52	17.83	36.88
<i>A. porcatus</i>	39.40	88.09	95.71	39.42		35.88	78.41	97.46
<i>A. equestris</i>	45.45	41.87	40.16	44.52	35.88		14.29	33.33
<i>A. centralis</i>	17.81	66.50	74.12	17.83	78.41	14.29		80.95
<i>L. macropus</i>	36.86	85.55	93.17	36.88	97.46	33.33	80.95	

Con respecto a los resultados obtenidos en la variante secundaria para la condición insolación *A. sagrei* muestra, a diferencia de la variante anterior, elevados porcentajes con respecto a todas las especies exceptuando *A. jubar*. Por su parte, esta última solo muestra relación con *A. lucius* y *A. equestris* (Tabla X). En el caso de *A. allisoni* manifestó altos valores de solapamiento en el tipo de insolación con *A. equestris* y *P. auberi*.

Tabla X. Valores de porcentaje de solapamiento espacial en el tipo de insolación entre especies de la variante secundaria de bosque de Loma de Cunagua

Iluminación secundaria	<i>A. sag</i>	<i>A. jub</i>	<i>A. luc</i>	<i>A. alli</i>	<i>A. equ</i>	<i>P. aub</i>
<i>Anolis sagrei</i>		45.77	62.38	93.24	65.73	60.85
<i>Anolis jubar</i>	45.77		81.53	39.18	70.59	6.62
<i>Anolis lucius</i>	62.38	81.53		55.78	68.72	23.22
<i>Anolis allisoni</i>	93.24	39.18	55.78		65.89	67.44
<i>Anolis equestris</i>	65.73	70.59	68.72	65.89		33.33
<i>Pholidoscelis auberi</i>	60.85	6.62	23.22	67.44	33.33	

## DISCUSIÓN

El hecho de haberse encontrado un mayor número de especies en la variante conservada puede estar dado porque la misma presenta mayor desarrollo arbóreo y arbustivo. Por ello, brindaría a las especies de lagartos una mayor variabilidad de hábitat y microhábitat. Por otra parte, que existan cuatro especies de *Anolis* que coincidieron en ambas variantes de Bosque Semidecuido, puede deberse a que constituyen lagartos con ecomorfos similares. Además, estas especies se comportan mayormente como generalistas en cuanto a la tolerancia al factor insolación. Quizás, una excepción sería *A. jubar*, especie que solo se encontró en la variante secundaria hacia el interior de los transectos donde había una mayor cobertura de dosel, lo que filtraría más la exposición de la especie al sol. Esto, coincide con lo encontrado por Socarrás (1994) donde caracteriza a la subespecie *A. j. cocoensis* como umbrófila.

La ubicación de las especies en el Análisis de correspondencias (Fig. 2), muestra una clara relación con el factor insolación, lo que concuerda con lo encontrado por Arias (2009) para las comunidades de reptiles de Cayo Santa María. Así, las especies que caracterizan el extremo negativo son marcadamente heliófilas, ubicándose en la gráfica prácticamente solapadas con los transectos de la variante secundaria que presentaron menor cobertura de dosel. De igual forma, caracterizan el extremo positivo especies como *A. jubar*, *A. porcatus*, *A. centralis* y *A. homolechis*, relacionadas con los transectos de la variante conservada por comportarse claramente como umbrófilas. Además, en la misma figura se observan *A. equestris*, *A. lucius* y *L. macropus*, ubicadas relativamente cerca de las unidades de muestreo de mayor conservación, pero formando un claro grupo intermedio. Esto podría manifestar una conducta generalista con respecto a la incidencia del sol, debido a coberturas de dosel intermedias que provocarían condiciones de sol filtrado. Arias (2009), encontró resultados similares de exposición solar para *A. equestris* y *L. macropus*. La relación existente entre los transectos de la variante natural con respecto a la cobertura de dosel está dada por el alto grado de conservación de esta variante. La cobertura de piedra se manifiesta en ambas variantes de bosque, debido a que el sustrato más generalizado de dicha formación vegetal está constituido por rocas calizas.

Aunque las especies *A. sagrei* y *A. lucius* se presentaron bajo las tres condiciones de insolación propuestas, prefirieron el sol directo, debido probablemente a su condición heliófila. Esto coincide con lo encontrado por Arias (2009) en Cayo Santa María. Por su parte, *A. jubar*, *A. homolechis* y *A. porcatus* se mostraron mayoritariamente en condiciones de sombra y sol filtrado, ya que se comportan como especies umbrófilas. Esto resultaría en una segregación por el factor iluminación, de especies ecológicamente similares como *A. jubar*, *A. homolechis* y *A. sagrei*. Otra especie umbrófila como *L. macropus* también prefirió las condiciones de sombra y de sol filtrado, respectivamente. Esto puede estar dado porque constituye una especie corredora, que al no estar elevada del suelo es más proclive al calentamiento que las especies que usan otros sustratos, escogiendo por ello los transectos con menor incidencia solar. Igualmente, *A. equestris* se mostró en sol filtrado, quizás debido a sus necesidades de termorregulación, en una variante donde existe mayor cobertura de dosel en las unidades de muestreo, y por consiguiente, mayores condiciones de sombra. Arias (2009), también mostró resultados similares con respecto al uso de la exposición solar de esta especie.

En la variante secundaria la especie *A. sagrei* prefirió los transectos con incidencia de sol directo y sol filtrado, debido a su amplia tolerancia a las altas temperaturas. Este resultado es coincidente con varios estudios, por ejemplo (Schwartz y Henderson, 1991; Arias, 1997, 2009), que tratan a la especie como heliófila. Por otro lado, *A. lucius* estaría utilizando más las condiciones de sol filtrado y sombra, debido quizás a la relación entre la cobertura de dosel y la de rocas, presente en los transectos de esta variante como ya se trató anteriormente. El hecho de que *A. jubar* se haya manifestado con mayor frecuencia en los transectos donde existía sol filtrado y sombra, puede estar dado porque la misma prefiera las áreas con mayor cobertura de dosel dentro de las unidades de muestreo de la variante secundaria. En los casos de *A. allisoni* y *P. auberi* se mostraron utilizando sol directo, así como sol filtrado en el caso de la segunda; porque ambas son especies heliófilas que dominaron los transectos de la variante secundaria. Ambos resultados concuerdan con Arias (2009) que clasifica a *A. jubar* como umbrófila y tanto a *A. allisoni*, como a *P. auberi* como marcadamente heliófilas.

Luego de analizar los resultados obtenidos en el cálculo de amplitud de nicho en el recurso estrato de ambas variantes de bosque, se sugiere que la presentación de menores valores por *P. auberi* y *L. macropus* podría estar dada por su comportamiento como especialistas. Schwartz y Henderson (1991), ya clasificaban a estas especies como corredoras. En el caso de los bajos valores de amplitud de las especies *A. equestris* y *A. centralis*, podrían estar dados por la baja representatividad de las mismas, durante el tiempo de muestreo. Esto impediría resultados más concluyentes al comparar su amplitud en el uso de los diferentes recursos. Los altos valores obtenidos para *A. homolechis* y *A. porcatus*, podrían deberse a que manifestaron conductas generalistas en el uso de los diferentes estratos, pero limitándose a la variante conservada, debido a su condición umbrófila. Contrario a esto, los valores intermedios en la amplitud de *A. allisoni* para los diferentes estratos de la variante secundaria, podría deberse a que la especie manifestaría un comportamiento ecotonal, utilizando los estratos ocupados por su congénere *A. porcatus* en la variante anterior. No obstante, *A. allisoni* no apareció ni en suelo ni en perchas cercanas a dicho estrato, donde sí se mostró *A. porcatus*, pero en los transectos de vegetación conservada. Esto se puede explicar con lo planteado por Schoener (1977), quien demostró que el desplazamiento de los anóridos dentro de un hábitat, depende tanto de la estructura del propio hábitat como de la presencia o ausencia de competidores.

Los valores más altos en el cálculo de la amplitud del recurso estrato se mostraron para las especies *A. sagrei* y *A. jubar*, debido a que las mismas pueden considerarse como generalistas en el uso de estos recursos. Además, la alta disponibilidad del estrato arbustivo en los transectos de ambas variantes, hace posible que pese a ser competidores por hábitat, estas especies puedan segregarse en los tres estratos estudiados en función de otras variables como la cobertura de dosel.

Lo anterior, concuerda con los resultados de Losos (2004) que planteó la segregación de especies similares mediante la competencia por los recursos. En el caso particular de *A. lucius*, mostró valores intermedios de amplitud, ya que, a pesar de encontrarse en ambas variantes de bosque, usó preferiblemente el recurso suelo. Esto con excepción de los machos, que tienden a preferir el estrato arbóreo, pero casi nunca se encontraban sobre arbustos, a pesar de su gran disponibilidad de este recurso en la variante conservada.

En el cálculo de amplitud para el recurso sustrato la especie *A. sagrei* mostró valores medios, lo que probablemente se deba a que la misma prefirió los troncos y la hojarasca en la variante conservada. Esto último debido a la gran cantidad de juveniles encontrados, que muestran preferencia por dicho sustrato, probablemente para separarse de los adultos de su propia especie que representarían competencia para los recursos alimentarios. En el caso de la variante secundaria *A. sagrei* se comporta como especialista, mostrando la generalidad de sus individuos sobre los troncos, con escasas apariciones en ramas y hojarasca. Esto puede estar influenciado por el bajo número de juveniles y la alta aparición de machos, encontrados con respecto a la variante anterior. Dichos resultados coinciden con los de Estrada y Novo (1986) y Arias (2009), que trataron esta preferencia por los troncos de la especie *A. sagrei*. Por otra parte, que *A. jubar* y *A. lucius* presentaran bajos valores del índice de amplitud, indica que ambos se comportaron como especialistas. Así, el primer caso prefirió el sustrato tronco y el segundo, la presencia de piedras en los transectos de ambas variantes. Asimismo, *A. equestris* se manifestó mayoritariamente en troncos, pese a ser una especie de dosel. Esto podría estar influenciado por su baja representatividad durante el tiempo de muestreo. No obstante, Arias (2009) también referenció la preferencia de esta especie, tanto por troncos como por ramas.

También como especialistas se comportaron las especies *A. homolechis*, *A. porcatius* y *A. centralis*, que mostraron bajos valores de amplitud, dado que prefirieron el uso del sustrato tronco. Cabe destacar que las tres especies solo aparecieron en la variante conservada, donde al parecer desplazaron en el uso de este sustrato a especies como *A. sagrei* y *A. jubar*. *A. allisoni* mostró como especialista, ocupando los troncos de la variante secundaria, debido a que *A. porcatius* no se presentó en esta variante. Esto coincide con los resultados de Losos (2004), debido a que tanto *A. allisoni*, como *A. porcatius*, constituyen especies ecológicamente similares que competirían con más fuerza por este recurso.

Igual que en el uso del estrato, las especies *A. auberi* y *L. macropus* se manifestaron como fuertes especialistas, dado sus bajos valores de amplitud en el uso del sustrato. Ello se debe a que ambas constituyen especies corredoras que solo utilizaron sustratos determinados y en variantes diferentes de bosque semideciduo. En el primer caso la especie prefirió el suelo desnudo de la variante secundaria, lo que aparte de espacio para desplazarse, le brindó el grado de insolación adecuado. En el caso de *L. macropus*, prefirió la hojarasca o las piedras, siempre en la variante conservada. Esto, probablemente debido a que la especie busca separarse más del suelo, evitando las altas temperaturas, y se manifieste entonces relacionada a la alta cobertura de piedras existente en los transectos de la variante conservada. El hecho de que las especies de mayor amplitud en cuanto a la condición exposición solar en ambas variantes de Bosque semideciduo fueran *A. sagrei* y *A. lucius*, debe estar dado porque constituyen las especies de mayor plasticidad en cuanto al factor insolación. Además, todas las especies presentaron valores altos en este aspecto, debido a que las estrategias de termorregulación de estos lagartos se basan en los cambios de exposición solar, como bien indica Arias (2009).

Los altos valores de solapamiento de estratos para la variante conservada de *A. sagrei* y *A. lucius* pueden estar dados por compartir mayoritariamente los estratos arbóreo y suelo, con densidades bastante semejantes entre ambas especies. De igual manera ocurrió entre *A. sagrei* con respecto a *A. jubar* y *A. homolechis*, debido a que utilizan los estratos estudiados de forma muy semejante. Resultado muy similar al encontrado por Losos (2004) y Arias (2009), que sitúan a estas especies como fuertes competidores por el hábitat. El hecho de que *A. porcatius* comparte altos valores de solapamiento con las especies antes mencionadas, está dado porque utiliza, aunque con menores densidades, los estratos arbóreos y arbustivo de la variante conservada. Además, es de resaltar que el 55 % de sus individuos constituyeron machos, al igual que el 45 % de las especies *A. jubar* y *A. homolechis*, así como el 50 % de los representantes de *A. lucius*. Esto coincide con lo planteado por Losos (2004), quien muestra que el solapamiento territorial entre machos es fuertemente convergente dentro de los ecomorfos de *Anolis*. Esto probaría, que además del complejo conjunto de rasgos morfológicos, ecológicos y de comportamiento que han evolucionado en estas especies; la estructura social también se desarrolla en conjunto con el uso de su hábitat.

El alto valor observado en el solapamiento del estrato entre *A. equestris* y *A. jubar* puede deberse a que ambas constituyen especies casi netamente arborícolas. En lo referente al elevado índice de *A. lucius* con respecto a *L. macropus*, puede estar dado porque ambas son reconocidas especies de suelo. Cabe resaltar que en este caso el solapamiento no fue de un 100 %, probablemente debido al uso frecuente del estrato arbóreo por los machos de *A. lucius*.

En el caso de la variante secundaria, coincide el alto valor de solapamiento entre *A. sagrei* y *A. jubar*, igualmente por su uso de los árboles y los arbustos, casi con iguales valores entre ambos estratos. Los valores ligeramente altos de solapamiento entre *A. sagrei* y las especies *A. allisoni* y *A. lucius* pueden deberse a que las tres comparten el uso casi exclusivo del estrato arbóreo en dicha variante. Lo anterior concuerda con lo encontrado por Arias (2009) para el Matorral Xeromorfo sobre Arena, donde existieron altos valores de solapamiento para la generalidad de las especies, en el uso del estrato de esta formación vegetal. Por su parte, el grupo *A. jubar*, *A. allisoni* y *A. equestris* también mostraron valores relativamente altos de solapamiento de estratos, debido a su marcado uso de los árboles. En lo que respecta a las especies *A. lucius* y *P. auberi* estas mostraron un alto valor de solapamiento por su amplio uso del recurso suelo, tal y como sucedió con *L. macropus* en la variante anterior.

El cálculo de los porcentajes de solapamiento para los sustratos de la especie *A. sagrei*, adquiere un valor alto con respecto a *A. jubar*, debido probablemente al uso de ambos de los mismos sustratos, con cifras semejantes. El grupo de *A. jubar*, *A. homolechis*, *A. porcatius* y *A. centralis* presenta también altos valores de solapamiento por el uso de los sustratos tronco y ramas por dichas especies. Esto los hace competidores fuertes por el recurso sustrato, pese a que los dos primeros y el último presenten diferentes clasificaciones en cuanto a sus ecomorfos. Buthler y Losos (2002) documentaron que los ecomorfos varían el grado de utilización de algunos recursos y que estas variaciones ocurren solo en algunos hábitats, dado que los mismos ecomorfos varían en su grado de territorialidad.

Con relación al uso de la condición exposición solar, el hecho de que el valor más alto de la variante conservada haya sido entre *A. sagrei* y *A. lucius* debe estar dado porque ambas especies utilizaron las tres condiciones de iluminación estudiadas de manera muy similar. El resto de los valores de solapamiento de ambas fueron bastante bajos, debido a que tanto *A. sagrei* como *A. lucius* mostraron altos valores en el uso del resto de los recursos con las demás especies de la variante. Además, el factor insolación sería determinante para disminuir las interacciones de estas dos especies con el resto. Los altos porcentajes del grupo *A. jubar*, *A. homolechis*,



*A. centralis* y *L. macropus* se deben probablemente al uso por estas especies, de las condiciones de sombra, y con menos preferencia de sol filtrado. Esto coincide con Arias (2009) que trata varias de estas especies como marcadamente umbrófilas. Por otro lado, el que *A. equestris* no haya manifestado altos porcentajes de solapamiento con el resto de las especies, puede deberse a que se comporta como generalista en el uso de la condición exposición solar y mostraría bajas interacciones con el resto de la comunidad. Cabe destacar que su baja densidad en los muestreos podría influir en los bajos valores de solapamiento.

Contrario a la variante anterior, *A. sagrei* mostró altos valores de solapamiento con todas las especies de la variante secundaria, excepto con *A. jubar*. Esto puede deberse a la tolerancia al factor insolación que presentan todas estas especies y que no muestra *A. jubar*, lo que sería un factor a destacar a la hora de la segregación en dicha variante. Este resultado es semejante al encontrado por Losos (2004) que explica la influencia de la competencia en la segregación de las especies semejantes de una comunidad. Los altos porcentajes de solapamiento de la especie anterior con *A. lucius* pueden deberse a que esta última se comporta como generalista en el uso del factor iluminación en la variante secundaria. Por otro lado, el elevado valor que muestran *A. jubar* y *A. equestris* estaría dado porque ambas especies se manifestaron durante el tiempo de muestreo, utilizando con mayor frecuencia la condición Sol filtrado.

La relación entre *A. allisoni* y *P. auberi* en cuanto al factor iluminación puede estar dada por las marcadas características heliófilas de ambas especies, que además solo se encontraron en la variante secundaria. Por otro lado, los bajos valores de solapamiento en la condición insolación entre *P. auberi* y las especies *A. equestris* y *A. jubar*, podrían deberse a que mientras la primera constituye una especie estrictamente heliófila, la segunda prefirió utilizar unidades de muestreo con sol filtrado. En el caso de *A. jubar*, es marcadamente umbrófila, y por ello mostraría el menor valor de solapamiento de esta variante al asociarla con *P. auberi*.

## CONCLUSIONES

El grado de insolación del microhábitat, regulado por la cobertura de dosel, constituye el factor principal que afecta la organización de la estructura de las comunidades de lagartos diurnos de Loma de Cunagua. Existe una clara diferenciación en el uso de los recursos estrato y sustrato por las especies, caracterizando el suelo *P. auberi*, *L. macropus* y *A. lucius*, aunque este último también se manifiesta usando estratos vegetales como el resto de las especies. La altura y la segregación en el uso de los recursos constituyeron factores claves para la coexistencia y abundancia de las comunidades de lagartos diurnos dentro de los estratos de ambas variantes de bosque. El análisis del uso de los recursos y la exposición solar nos muestra la existencia de variaciones espaciales que posibilitan la coexistencia de las especies señaladas en el estudio, la disminución de sus interacciones y permite identificar los factores importantes para la conservación de la comunidad de lagartos diurnos del área.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la Empresa Nacional de Protección para la Flora y la Fauna de Ciego de Ávila por permitirnos el acceso al área, así como a los especialistas de la Subdelegación de Medio Ambiente del CITMA de la misma provincia, por las pertinentes revisiones de este manuscrito. También quisiera agradecer a Javier Torres López (Universidad de Kansas), por su oportuna ayuda en aclaraciones finales de documento.

## LITERATURA CITADA

- Arias, A. 1997. *Ecología de las comunidades de lagartos del bosque siempreverde micrófilo de Cayo Santa María*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Naturales y Matemática. Universidad de Oriente, Cuba, 34 pp.
- Arias, A. 2009. *Ecología de las comunidades de lagartos de Cayo Santa María, Villa Clara, Cuba*. Tesis de doctorado. Universidad de Alicante y Universidad de Pinar del Río, 181 pp.
- Berovides, Á. V. y A. M. Sampedro. 1980. Competición en especies de lagartos iguánidos de Cuba. *Ciencias Biológicas*, 5: 115–122.
- Butler, M. A. y J. B. Losos. 2002. Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in Greater Antillean *Anolis* lizards. *Ecological Monography*, 72: 541–559.
- Capote, R. P. y R. Berazaín. 1984. Clasificación de las formaciones vegetales de Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 5: 27–75.
- Estrada, A. y J. Novo. 1986. Subnicho estructural de *Anolis sagrei* en Cayo Inés de Soto, Cuba. Análisis intra y extrapoblacional. *Poeyana*, 320: 1–13.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. 3<sup>rd</sup>.ed. Harper and Row, Publisher, NY, 645 pp.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*. 2<sup>nd</sup>.ed. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc. Benjamin/Cummings. CA. pp. 410–454.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press. Princeton, N.J. 132 pp.
- Losos, J. B. 1990. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian *Anolis* lizards: an evolutionary analysis. *Ecological Monography*, 60: 369–388.
- Losos, J. B. 2004. Adaptation and speciation in Caribbean *Anolis* lizards (pp 335–343). En: Dieckmann, U., M. Doebeli, J. Metz, & D. Tautz (Eds.), *Adaptive speciation*. Cambridge University Press.
- Losos, J. B., R. E. Glor, J. J. Kolbe, y K. Nicholson. 2006. Adaptation, speciation, and convergence: a hierarchical analysis of adaptive radiation in Caribbean *Anolis* lizards. *Annual Monography Botanical Gardens*, 93: 24–33.
- Margalef, R. 1998. *Ecología*. 9na. Reimpresión. Ediciones Omega, Barcelona, 951 pp.
- Nerey-Contrera, W., J. H. Irraragorri, F. G. Quiñones, I. R. Companioni, O. L. Carvajal, J. L. Moreno, O. M. Suárez, y O. B. Pupo. 2014. Plan de Manejo Refugio de Fauna “Loma de Cunagua”. Empresa Nacional para la Protección de la Flora y la Fauna. Ciego de Ávila. 2014–2018.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review Ecological Systems*, 453–474.




- Pianka, E. R. 1989. Desert lizard diversity: additional comments and some data. *The American Naturalist*, 134: 344–364.
- Rand, A. S. 1964. Ecological distribution in anoline lizards of Puerto Rico. *Ecology*, 45: 745–752.
- Reagan, D. P. 1992. Congeneric species distribution and abundance in a three-dimensional habitat: The rain forest anoles of Puerto Rico. *Copeia*, 1992: 392–403.
- Rodríguez-Schettino, I. (ed.). (1999): *The Iguanid Lizards of Cuba*. University of Florida Press, Gainesville, 428 pp.
- Schoener, T. W. 1977. Competition and the niche. (pp. 35–136). *En*: Gans, C. y D. W. Tinkle (Eds.), *Biology of the Reptilia*, vol. 7.
- Schoener, T. W. 1983. Population and Community Ecology (233–239). *En*: Huey, R. B., E. R. Pianka y T. W. Schoener (Eds.), *Lizard Ecology. Studies of a model organism*. Harvard University Press, Cambridge, 501 pp.
- Schwartz, A. y R. W. Henderson. 1991. *Amphibians and Reptiles of the West Indies: Descriptions, Distributions and Natural History*. University of Florida Press, Gainesville, 720 pp.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1979. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume Ediciones, Madrid.
- Socarrás, E. 1994. Caracterización herpetológica del Bosque Siempre verde Micrófilo en el Área Protegida “Loma del Puerto” de Cayo Coco. *En*: Segundo Taller de Biodiversidad, Santiago de Cuba. BIOECO, Resúmenes.
- Torres López, J., T. M. Rodríguez-Cabrera y R. Marrero Romero. 2017. Reptiles (376–411). *En*: Mancina, C. A. y D. D. Cruz (Eds.), *Diversidad biológica de Cuba: métodos de inventario, monitoreo y colecciones biológicas*. Editorial AMA, La Habana, 502 pp.
- Williams, E. E. 1972. The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: a trial analysis. *Evolutionary Biology*, 6: 47–89.

[Recibido: 06 de febrero, 2021. Aprobado para publicación: 15 de mayo, 2021]

## OSTEOLOGICAL CHARACTERS FOR THE IDENTIFICATION OF CARIBBEAN COLUMBIDS

### Caracteres osteológicos para la identificación de los colúmbidos del Caribe

Monica Gala<sup>1a\*</sup>, Véronique Laroulandie<sup>1b</sup> and Arnaud Lenoble<sup>1c</sup>

<sup>1</sup>PACEA – UMR 5199, CNRS, Université de Bordeaux, 33615, Pessac Cedex, France; <sup>1a</sup>  [orcid.org/0000-0002-4991-3332](https://orcid.org/0000-0002-4991-3332); <sup>1b</sup>  [orcid.org/0000-0002-9745-6578](https://orcid.org/0000-0002-9745-6578), [veronique.laroulandie@u-bordeaux.fr](mailto:veronique.laroulandie@u-bordeaux.fr); <sup>1c</sup>  [orcid.org/0000-0001-9023-9741](https://orcid.org/0000-0001-9023-9741), [arnaud.lenoble@u-bordeaux.fr](mailto:arnaud.lenoble@u-bordeaux.fr). \*Corresponding author: [monica.gala@u-bordeaux.fr](mailto:monica.gala@u-bordeaux.fr).

#### ABSTRACT

Columbid remains are commonly recovered from Caribbean archaeological and paleontological sites. Identifying specimens to species level is therefore likely to yield a wealth of information concerning species diversity and changes in their distribution over time. Here we examine the metrical data and 42 osteological characters of eight skeletal elements of 80 specimens belonging to 12 species from five genera that represent most of the indigenous taxa of the West Indies. Our new data provide a reliable means for identifying these birds in the Caribbean fossil and subfossil record.

*Keywords:* Columbidae, pigeons, doves, osteology, Antilles.

#### RESUMEN

La recuperación de restos de colúmbidos en yacimientos arqueológicos y paleontológicos del Caribe es habitual. En consecuencia, su identificación a nivel de especie puede generar una gran cantidad de información relativa a la diversidad de las especies y a los cambios en su distribución a lo largo del tiempo. Aquí, examinamos los datos métricos y 42 caracteres osteológicos de ocho elementos esqueléticos, de 80 especímenes, pertenecientes a 12 especies de cinco géneros distintos, la mayoría taxones nativos de las Antillas. Nuestros nuevos datos proporcionan un medio fiable para identificar estas aves en el registro fósil y subfósil en el Caribe.

*Palabras clave:* Columbidae, palomas, tórtolas, osteología, Antillas.

#### INTRODUCTION

Among the birds that provide the most information for changes in bird community through time, pigeons and doves occupy a special place in Caribbean avifauna. First, the Caribbean currently hosts some twenty Columbidae species (Raffaele *et al.*, 2003), making this family well represented in the region. Second, members of this family are good ecological markers, as several species occur on most islands with each species occupying a specific or, at least, partially distinct habitat (e.g. Baptista *et al.*, 1997; Gibbs *et al.*, 2001; Wells & Wells, 2001). Several studies have described the past diversity and abundance of Columbidae in the Greater Antilles and Bahamian Archipelago. The initial work of Wetmore (1920, 1922a, 1922b, 1925, 1937) and more recent research in Cuba (Arredondo, 1984; Jiménez-Vázquez, 2001; Jiménez-Vázquez & Arrazcaeta, 2008, 2015; Olson & Wiley, 2016; Orihuela *et al.*, 2020) and the Bahamas (e.g. Brodkorb, 1959; Olson & Hilgartner, 1982; Steadman & Franklin, 2020) has documented about 15 columbid taxa from late Pleistocene to historical period. However, in other areas of the Caribbean, namely the Lesser Antilles, the fossil and subfossil records remain poorly documented, comprising not

more than 8 columbid taxa, most of which have been identified on the islands of Montserrat, Antigua and Sint Eustatius (Steadman *et al.*, 1984a, 1984b; Van der Klift, 1992; Pregill *et al.*, 1994). In other Lesser Antilles islands, columbid birds are usually not attributed beyond genus (Grouard, 2001, 2013; Newsom & Wing, 2004). In fact, identifying columbid bones from archaeological and paleontological sites to species remains difficult, especially for medium-sized species (Olson & Hilgartner, 1982; Steadman *et al.*, 1984b; Goldberg, 1999; Olson, 2011). One reason for this is the substantial inter- and infraspecific variability that complicates reliably determining fossil remains, meaning that, while quantitatively well represented in fossil assemblages, a large number of columbid bones cannot be assigned to species. Moreover, only limited and partial data is available to identify the bones of several columbid species in the Caribbean and Bermuda (Wetmore, 1922a; Olson & Hilgartner, 1982; Steadman *et al.*, 1984b; Worthy, 2001; Tellkamp, 2005; Olson, 2011).

## OBJECTIVES

- Provide new osteological descriptions and quantitative data from the morphometric analysis of modern pigeons and doves for the reliable identification of Caribbean columbid bones from both archaeological and paleontological contexts.

## MATERIALS AND METHODS

*Specimens.* The reference material for this study comes from the skeletal collection of the PACEA laboratory, University of Bordeaux, as well as the American Museum of Natural History of New York (AMNH), Musée Edgar Clerc (MEC), Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Natural History Museum (NHMUK), University of Florida-Florida Museum of Natural History (UF), and the Smithsonian Institution-National Museum of Natural History (USNM).

The sample included all pigeon species, resident or seasonal, currently present in the Antilles. The 3 species recently introduced to the Caribbean (*Columba livia*, *Streptopelia decaocto* and *Streptopelia chinensis*) and species with a limited distribution in the Western Caribbean (e.g., *Columba caribaea*, *Geotrygon caniceps*, *Geotrygon versicolor*) were excluded. The overall sample includes 80 more or less complete modern specimens of Columbidae (Appendix A), encompassing 5 genera, 12 species: the Scaly-naped Pigeon *Patagioenas squamosa* (n = 10), White-crowned Pigeon *P. leucocephala* (n = 11), Plain Pigeon *P. inornata* (n = 8), Common Ground Dove *Columbina passerina* (n = 2), Ruddy Quail-Dove *Geotrygon montana* (n = 5), Key West Quail-Dove *G. chrysis* (n = 7), Bridled Quail-Dove *G. mystacea* (n = 6), White-winged Dove *Zenaida asiatica* (n = 8), Zenaida Dove *Z. aurita* (n = 15), Eared Dove *Z. auriculata* (n = 5), and Mourning Dove *Z. macroura* (n = 2). A virtual specimen of the rare species Grenada Dove *Leptotila wellsi* was also included in the sample. Sex, age, and locality of origin were recorded for each specimen. Skeletal maturity is almost complete in some specimens, and several characters are evident even when the bird displayed juvenile plumage (subadult osteological specimens).

*Methodology.* We analysed 8 skeletal elements commonly found in the archaeological and paleontological record: coracoideum, scapula, humerus, ulna, carpometacarpus, femur, tibiotarsus and tarsometatarsus.

Bone orientation and descriptions of anatomical features follow the terminology of Baumel and Witmer (1993), with some exceptions. Osteological features on some elements of different European and Neotropical columbids identified by Wetmore (1922a), Fick (1974),

Olson and Hilgartner (1982), Steadman *et al.* (1984b), Worthy (2001), Tellkamp (2005), and Tomek and Bochenski (2009) have been integrated into this study. The anatomical features used in the description of characters are illustrated for each bone, and characters are described respecting their anatomical position (from proximal to distal bone portions). The description and a photo are provided for the different states (from 2 to 4, A-D) of each morphological character. Specimens were assigned to intermediate states when they displayed less expressed characters or those falling between two states. The referred specimen, the percentage of states, and sample size (n) are provided for each taxon.

Measurements follow those described by von den Driesch (1976) but with two additions for the coracoideum: the proximal end (Bp) and smallest breadth (SC), (Appendix B). All bones were measured with a digital caliper to the nearest 0.1 mm and primarily concerned right-side bones. Mean, maximum, and minimal values of repeated measurements are provided in Appendix C. Some samples could not be fully measured due to damage (e.g. broken bone), anatomical connections, pathologies, or time constraints. For the 3-D models, the measurements were derived with the Avizo and Meshlab software packages. Measurements were compared with those provided by Goldberg (1999) for American Southwestern Columbidae (*Z. asiatica*, *Z. macroura* and *C. passerina*), with size classes based on those proposed by Steadman *et al.* (1984b) for pigeons and doves from the Lesser Antilles (*P. squamosa*, *P. leucocephala*, *G. mystacea*, *G. montana*, *Z. aurita*, *C. passerina*).

A single observer (MG) scored all criteria and measured all specimens. Only characters that occurred in at least 60 % of specimens are presented. *Columbina passerina*, the smallest species in the sample, cannot be confused with other species and is therefore included in the metric data excluded for describing specific characters. Detailed information (measurements and characters of each modern specimen) and illustrations of the 8 bones of the 4 genera are provided in the appendices (D-V).

## RESULTS

A total of 42 morphological characters (7 for the coracoideum, 3 for the scapula, 6 for the humerus, 5 for the ulna, 11 for the carpometacarpus, 3 for the femur, 4 for the tibiotarsus, 3 for the tarsometatarsus) were selected. Due to the lack of sex data for numerous specimens, we excluded sexual dimorphism when discussing our results. However, male and female pigeons and doves are roughly similar in size, with appreciable dimorphism between sexes recorded only for *Zenaida* species (i.e. males larger than females; Wiley, 1991; Baptista *et al.*, 1997).

### Coracoideum

Coracoidea from 73 specimens were analyzed (Appendix D). When complete, this bone is easily distinguishable between genera. The coracoideum of *Patagioenas* has a much longer, broader, and robust shaft (corpus coracoidei) than the other 3 genera, whereas in *Geotrygon*, the shaft is long and narrow, and in *Zenaida*, it is short and wide (Fig. 1; Appendix E). Seven osteological characters and their states allow for a more detailed diagnosis (Fig 2). Five of these diagnostic characters concern the omal portion of the coracoideum, while the two others are typical of the distal portion and allow different *Zenaida* species to be distinguished (see also Appendix F). The percentage and distribution of states for each taxon are reported in Table I.



### **Margin of the facies articularis humeralis and cotyla scapularis (COR\_FAH)**

*Referred material.* *Geotrygon mystacea* PACEA–O–858 for state A and *Zenaida aurita* PACEA–O–865 for state B (Table I).

The margin of facies articularis humeralis and cotyla scapularis in dorsal view is broader in state A than in state B (Fig. 2).

All *Zenaida* specimens present a narrow margin, which sets them apart from the single *L. wellsi* specimen in the sample (Table I). Conversely, most *Patagioenas* and *Geotrygon* specimens exhibit a broad margin whose form differs according to species.

### **Shape of the area between the facies articularis clavicularis and the processus procoracoideus (COR\_FAC)**

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA–O–442 for state A, *Zenaida asiatica* PACEA–O–1063 for state B, *P. leucocephala* PACEA–O–493 for state C, and *Z. aurita* PACEA–O–708 for state D (Table I).

In dorsal view, this element is oval in *Geotrygon* (Fig. 2; Table I). It is large in *G. mystacea* and most individuals of *G. montana* (state A) and narrow in *G. chrysia* (state D). Except for a single specimen of *P. leucocephala*, all *Patagioenas* specimens present a generally large, oval-shaped area between the articularis clavicularis and the processus procoracoideus.

In the single *L. wellsi* specimen and most *Zenaida* specimens, this area is rounded and narrow (state B), except in *Z. asiatica*, in which only two of the seven individuals present this character. In the other specimens assigned to this species it is narrow and oval, while in *Z. auriculata* it appears large and rounded (state C).

### **Pneumatic foramen (COR\_PN)**

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA–O–442 for state A, *Geotrygon montana* PACEA–O–492 for state B, *Zenaida auriculata* PACEA–O–498 for state C, and *Z. asiatica* PACEA–O–707 for state D (Table I).

A pneumatic foramen is visible in medial view and can be found in the dorsal, central, or ventral portion of the bone. It is positioned dorsally (state A) in the upper part of the sulcus musculi supracoracoidei in *Patagioenas* (Fig. 2).

In *Geotrygon*, the presence of a pneumatic foramen is exclusive to *G. montana*, occurring centrally (state B) or in an intermediate position between the dorsal and midpoint of the bone (state A/B). This character is absent (state D) in the other two species (*G. chrysia* and *G. mystacea*) of this genus and in *L. wellsi*.

The absence of a marked pneumatic foramen is systematic in *Zenaida*, although a deep depression is occasionally present in the sulcus musculi supracoracoidei or below the facies articularis clavicularis (ventral position, state C): *Z. aurita* and *Z. auriculata*.

### **Tuberculum caudale (COR\_TC)**

*Referred material.* *Zenaida asiatica* PACEA–O–707 for state A, *Patagioenas leucocephala* PACEA–O–970 for state B, and *Geotrygon montana* PACEA–O–847 for state C (Table I).

In medial view, the tuberculum caudale (Fick, 1974) appears very prominent (projects dorsally) in several cases, as in *Zenaida asiatica* (state A) and half of the coracoidea of *Z. auriculata*, whereas the two congeneric species have a prominent (state B) or non-prominent tuberculum (state C), (Fig. 2).

In *Geotrygon*, the tuberculum caudale is slightly or not prominent and absent in state A. While attributions to *P. squamosa* or *P. leucocephala* based on this character are less certain, the *P. inornata* primarily lacks a prominent tuberculum caudale. A single specimen of *L. wellsi* has a prominent tuberculum.

### **Processus acrocoracoideus (COR\_PA)**

*Referred material.* *Geotrygon montana* PACEA–O–847 for state A and *Zenaida asiatica* PACEA–O–707 for state B (Table I).

In ventral view, the processus acrocoracoideus in *Geotrygon* is more often distinctly raised (state A) and upwardly projected compared to state B (Fig. 2). This character is also observed in *P. squamosa* and some individuals of *Z. aurita* (Table I).

This element is less distinctly raised (state B) in *P. inornata*, *Z. asiatica*, *Z. auriculata*, and in the single *Z. macroura* and *L. wellsi* individuals. The processus acrocoracoideus is either distinctly raised or raised in *P. leucocephala* and *Z. aurita*.

Additionally, 3 omal characters are described in the appendix (Appendix F).

### **Facies articularis sternalis near the angulus medialis (COR\_FAS)**

*Referred material.* *Zenaida asiatica* PACEA–O–707 for state A and *Z. aurita* PACEA–O–865 for state B (Table I).

This character and all of the following ones describe the area of the angulus medialis and allow different *Zenaida* species to be identified (Fig. 3).

In ventral view, the facies articularis sternalis near the angulus medialis is distinctively large for all individuals of *Z. asiatica* (state A, Fig. 3A), while this portion of the articular surface is quite narrow in *Z. aurita* (Fig. 3B), *Z. auriculata* (Fig. 3C), and *Z. macroura* (Fig. 3D).

### **Angulus medialis (COR\_AM)**

*Referred material.* *Zenaida asiatica* PACEA–O–707 for state A and *Z. aurita* PACEA–O–865 for state B (Table I).

In sternal view, the angulus medialis is straight in *Z. asiatica* (state A, Fig. 3E). All coracoidea of *Z. aurita* except one present a concavity on the labrum internum coracoidei (Livezey & Zusi, 2006), (state B, Fig. 3F). As all coracoidea present an intermediate state A/B (Fig. 3G-H), it is impossible to attribute specimens to either *Z. auriculata* or *Z. macroura* based on this character.

## Coracoideum measurement

As expected, while genera are well differentiated, different species within each genus are less so (Fig. 4; Appendix C). Our results are in perfect agreement with those of Goldberg (1999), although the limited representation of certain taxa in our sample suggests a poor estimation of interspecific variability (Fig. 4). With that said, our data paints a more complex situation than previously assumed (Steadman *et al.*, 1984b). Metrical data for the coracoideum does not separate *Geotrygon mystacea* and *montana*, and *Geotrygon mystacea* and *Patagioenas leucocephala* are only partially differentiable. In the latter case, despite a non-negligible overlap between the coracoideum measurements of these two taxa, the difference in mean coracoideum length is very close to being significant (t-student,  $p = 0.097$ ). This is because smaller of the *G. mystacea* fall outside the size range of *P. leucocephala* while the larger of the latter taxon is outside the variability of the quail-doves. Overall, 5 distinct size classes are observable: *P. squamosa* = *P. inornata* > *P. leucocephala*  $\sim$  *G. mystacea*  $\sim$  *G. montana* > *G. chrysis* = *Z. asiatica* = *Z. aurita* > *Z. auriculata* = *Z. macroura* >> *C. passerina*.

Apart from being comparable in size to the different species of *Zenaida*, the small sample size for *L. wellsii* does not allow us to place this taxon within a particular size class.

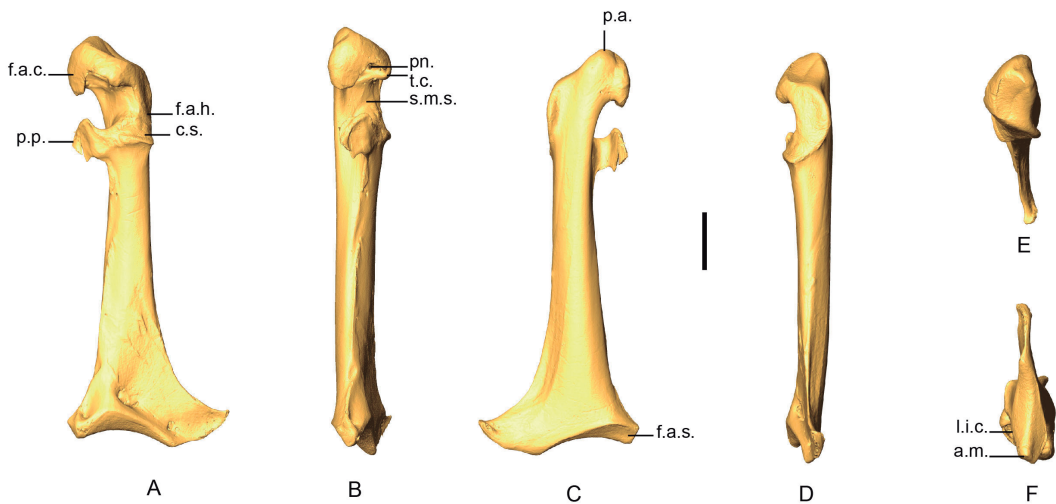


Figure 1. 3D – model of a right coracoideum of *Patagioenas inornata* USNM 226458 in dorsal (A), medial (B), ventral (C), lateral (D), proximal (E), and distal (F) views. Abbreviations: a.m., angulus medialis; c.s., cotyla scapularis; f.a.c., facies articularis clavicularis; f.a.h., facies articularis humeralis; f.a.s., facies articularis sternalis; l.i.c., labrum internum coracoidei; p.a., processus acroracoideus; pn., pneumatic foramen; p.p., processus procoracoideus; s.m.s., sulcus musculi supracoracoidei; t.c., tuberculum caudale. Scale bar equals 5 mm.

















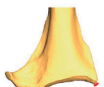


Code	States			
	A	B	C	D
<b>COR_FAH</b> Margin of the facies articularis humeralis and cotyla scapularis in dorsal view	Broad  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	Narrow  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707		
<b>COR_FAC</b> Shape of the area between the facies articularis clavicularis and the processus procoracoideus in dorsal view	Large and oval  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	Narrow and rounded  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	Large and rounded  <i>Patagioenas leucocephala</i> PACEA-O-493	Narrow and oval  <i>Geotrygon chrysis</i> USNM 292518
<b>COR_PN</b> Pneumatic foramen in medial view	Dorsally  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Centrally  <i>Geotrygon montana</i> PACEA-O-492	Ventrally  <i>Zenaida auriculata</i> PACEA-O-498	Absent  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707
<b>COR_TC</b> Tuberculum caudale in medial view	Very prominent  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	Prominent  <i>Leptotila wellsi</i> NHMUK-ZOO-1898.9.20.1	Not prominent  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	
<b>COR_PA</b> Processus acrocoracoideus in ventral view	Distinctly raised  <i>Geotrygon montana</i> PACEA-O-847	Raised  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707		
<b>COR_FAS</b> Facies articularis sternalis near the angulus medialis in ventral view	Large  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	Narrow  <i>Leptotila wellsi</i> NHMUK-ZOO-1898.9.20.1		
<b>COR_AM</b> Angulus medialis in sternal view	Straight  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	Concave  <i>Zenaida aurita</i> PACEA-O-865		

Figure 2. States of the osteological characters described for the coracoideum.

Table I. Coracoideum characters. Sample size (n) and percentage of states (A-D) and intermediate state (A/B, B/C, B/D) for each taxon

		<i>P. squamosa</i>	<i>P. leucocephala</i>	<i>P. inornata</i>	<i>G. montana</i>	<i>G. chrysis</i>	<i>G. mystacea</i>	<i>L. wellsii</i>	<i>Z. asiatica</i>	<i>Z. aurita</i>	<i>Z. auriculata</i>	<i>Z. macroura</i>
COR_FAH	n	8	9	3	5	3	5	1	7	15	4	1
	A	87	100	33	100	33	60	100				
	B	13		67		67	40		100	100	100	100
COR_FAC	n	8	9	4	5	3	6	1	7	15	4	1
	A	100	89	75	80		100					
	B							100	29	60	75	100
	C		11								25	
	D			25	20	100			71	27		
	B/D									13		
COR_PN	n	8	9	5	5	3	5	1	7	15	4	1
	A	100	89	60								
	A/B				60							
	B				40							
	B/C			20								
	C		11							7	25	
	D			20		100	100	100	100	93	75	100
COR_TC	n	8	9	4	5	3	5	1	8	15	4	1
	A		22						63		50	
	A/B	37	11									
	B	37	44	25		67	60	100	37	60	50	100
	B/C				40					7		
	C	25	22	75	60	33	40			33		
COR_PA	n	8	8	5	5	3	6	1	7	15	4	1
	A	75	13		80	33	100			40	25	
	A/B	25	50			67				20		
	B		37	100	20			100	100	40	75	100
COR_FAS	n	7	9	3	5	3	5	1	7	15	4	1
	A	43	22	33	80	67	20		100			
	A/B			67								
	B	57	78		20	33	80	100		100	100	100
COR_AM	n	5	8	2	5	3	5	1	7	14	4	1
	A	80	63	100	40	67	60		100			
	A/B	20	37		60		20	100		21	100	100
	B					33	20			79		

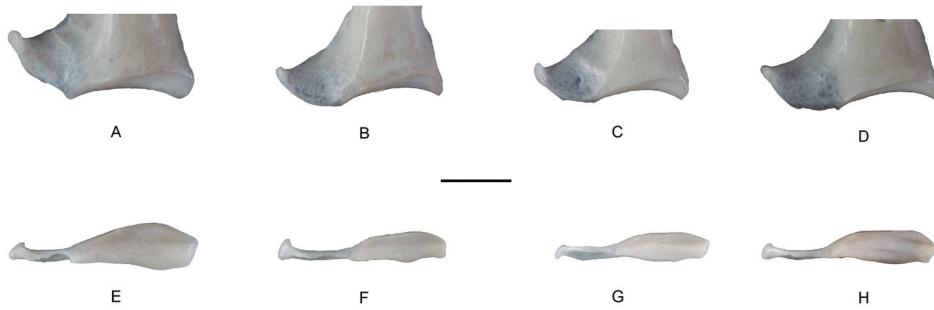


Figure 3. Distinctive characters of facies articularis sternalis and angulus-medialis in ventral (A–D) and sternal (E–H) views of coracoideum of *Zenaida*; A, E, *Z. asiatica* PACEA–O–707; B, F, *Z. aurita* PACEA–O–865; C, G, *Z. auriculata* PACEA–O–498; D, H, *Z. macroura* PACEA–O–493. Right side. Scale bar equals 1 cm.

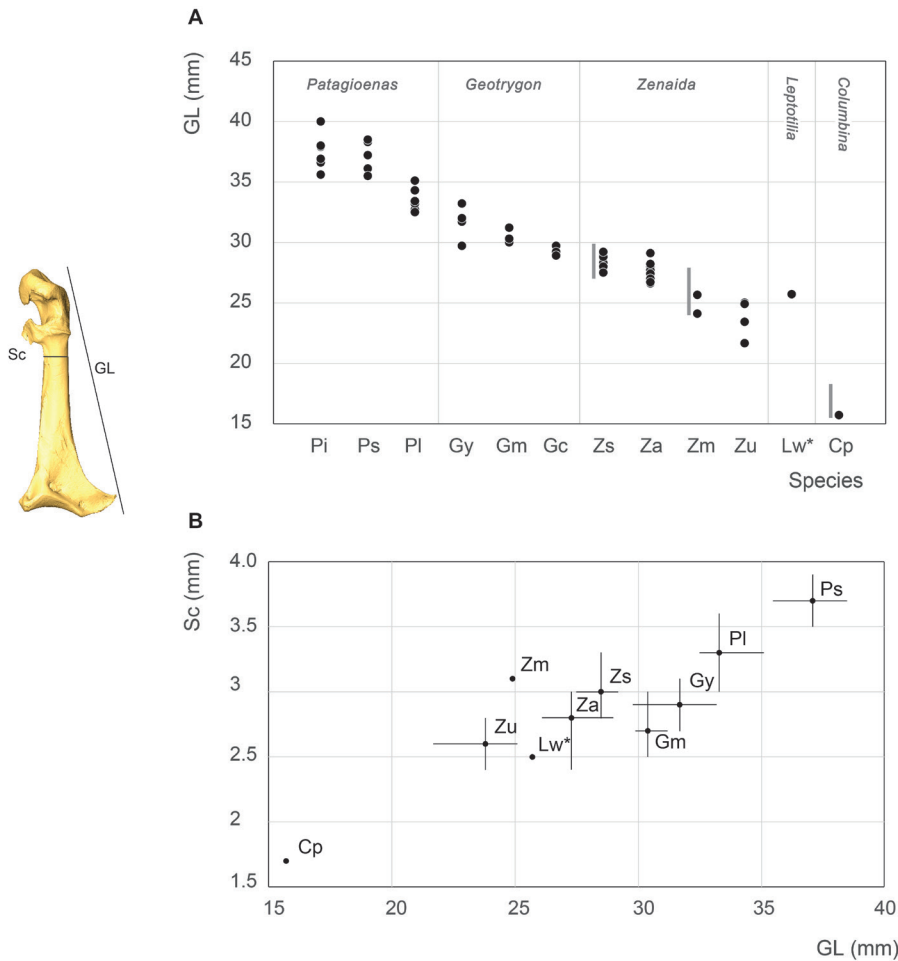


Figure 4. Coracoideum measurement in mm: GL, Greatest length (A), Sc, smallest breadth of the corpus and GL, Greatest length (B). See Appendix C. Abbreviations: Cp, *Columbina passerina*; Gc, *Geotrygon chrysis*; Gm, *Geotrygon montana*; Gy, *Geotrygon mystacea*; Lw, *Leptotila wellsii*; Pi, *Patagioenas inornata*; Pl, *Patagioenas leucocephala*; Ps, *Patagioenas squamosa*; Za, *Zenaida aurita*; Zm, *Zenaida macroura*; Zs, *Zenaida asiatica*; Zu, *Zenaida auriculata*. (\*) 3D measurement; the grey vertical line in panel A indicates Goldberg’s measurements (1999).



## Scapula

Scapulae from 66 specimens have been considered (Appendix G). The observations of complete bones demonstrate scapulae of *Patagioenas* (Fig. 5) and *Zenaida* to primarily exhibit a more curved ventral margin of the shaft (corpus scapulae) in medial or lateral view compared to those of the 2 other genera *Geotrygon* and *Leptotila* (Appendix H).

However, the substantial degree of inter-specific variability of this bone in the 4 genera complicates the recognition of diagnostic characters. Three osteological criteria and associated states of the articular portion of the scapula, two in articular view and one in medial view medial, are illustrated in Figure 6. The percentage and the distribution of states for each taxon are reported in Table II.

### Shape of acromion (SCA\_A)

*Referred material.* *Zenaida aurita* PACEA-O-708 for state A, *Geotrygon montana* PACEA-O-1055 for state B, and *Patagioenas squamosa* PACEA-O-442 for state C (Table II).

In medial view, the acromion is flat and rounded (state A) in *Zenaida* (Fig. 6). The medial apex is flattened, and the lateral apex is rounded while in state B the medial apex is flattened and the lateral apex is angular. This latter character is observed in *Geotrygon* and in *L. wellsi* (Appendix H).

In *Patagioenas inornata* and two congeneric species, the medial apex is larger than in other species and the lateral apex is rounded (state C, Fig. 6).

### Pneumatic foramen (SCA\_PN)

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA-O-442 for state A and *Z. aurita* PACEA-O-708 for state B (Table II).

In articular view, a large pneumatic foramen is visible on the acromion (state A) in *Patagioenas* specimens, while in *Geotrygon*, *Zenaida*, and *Leptotilia* this foramen is absent (state B), (Fig. 6).

### Medial margin between facies articularis humeralis and medial apex (SCA\_MM)

*Referred material.* *Geotrygon montana* PACEA-O-847 for state A, *Zenaida aurita* PACEA-O-710 for state B, *Patagioenas squamosa* PACEA-O-442 for state C, and *G. mystacea* PACEA-O-766 for state D (Table II).

In articular view, the shape of the medial margin differs from one species to another (Fig. 6; Table II). This margin is convex and projects medially (state A) in 2 species: *G. montana* (except one scapula in Appendix I) and *Z. asiatica*.

In *Z. aurita*, *Z. macroura*, and most of the *Z. auriculata* individuals, the medial margin is concave (i.e. U-shaped) in state B. State C is slightly different but clearly distinguishable from state B; the two portions of the margin are more oblique and the margin is an open V-shape: *P. squamosa*, *P. leucocephala*, *G. mystacea* and *L. wellsi*.

One specimen of *P. inornata* exhibits characters of both B and C states. In rare cases, a relatively straight margin (state D) is present, as observed in the two *G. chrysia* specimens and the single specimens of *P. leucocephala* and *G. mystacea*.

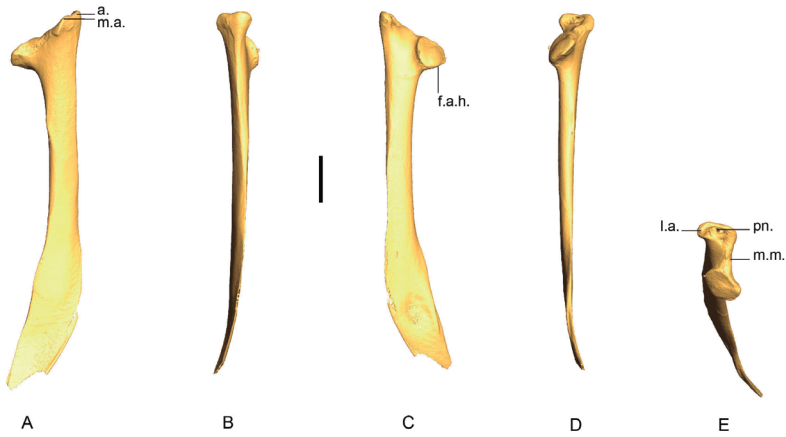


Figure 5. 3D – model of a right scapula of *Patagioenas inornata* USNM 290977 in medial (A), dorsal (B), lateral (C), ventral (D) and articular (E) views. Abbreviations: a., acromion; f.a.h., facies articularis humeralis; l.a., lateral apex; m.a., medial apex; m.m., medial margin; pn., pneumatic foramen. Scale bar equals 5 mm.

Code	States			
	A	B	C	D
<b>SCA_A</b> Shape of acromion in medial view	Flat and rounded  <i>Zenaida aurita</i> PACEA-O-865	Flat and angular  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	Large and rounded  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 290977	
<b>SCA_PN</b> Pneumatic foramen in articular view	Present  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 290977	Absent  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116		
<b>SCA_MM</b> Medial margin between facies articularis humeralis and medial apex in articular view	Convex  <i>Geotrygon montana</i> PACEA-O-847	Concave  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	V-shaped  <i>Leptotila wellsii</i> NHMUK-ZOO-1898.9.20.1	Relatively straight  <i>Geotrygon chrysis</i> MNHN-ZO-AC-1931-525

Figure 6. States of the osteological characters described for the scapula.

Table II. Scapula characters. Sample size (n) and percentage of states (A-D) and intermediate state (B/C) for each taxon

		<i>P. squamosa</i>	<i>P. leucocephala</i>	<i>P. inornata</i>	<i>G. montana</i>	<i>G. chrysia</i>	<i>G. mystacea</i>	<i>L. wellsi</i>	<i>Z. asiatica</i>	<i>Z. aurita</i>	<i>Z. auriculata</i>	<i>Z. macroura</i>
SCA_A	n	6	8	1	4	2	5	1	7	14	5	1
	A								100	100	100	100
	B				100	100	100	100				
	C	100	100	100								
SCA_PN	n	6	8	1	4	2	5	1	7	14	5	1
	A	100	100	100								
	B				100	100	100	100	100	100	100	100
SCA_MM	n	6	8	1	4	2	5	1	7	14	5	1
	A				75				71		20	
	B				25				29	100	80	100
	B/C			100								
	C	100	87				80	100				
D		13			100	20						

### Scapula measurements

Given the fragility of its extremity, only a limited number of scapulae could be measured in their entirety (Appendix C). Despite this limitation, the proximal width of the scapula is greater in *Patagioena* compared to the other three genera (Fig. 7).

Scapula measurements were similar to those reported by Goldberg (1999) but differ from those of Steadman *et al.* (1984b); the larger *P. leucocephala* has a longer scapula than *G. mystacea*, while scapula length in *G. mystacea* and *G. montana* appear indistinguishable and *Z. aurita* has a shorter scapula compared to *G. montana*.

The same five size classes identified for the coracoideum are equally evident in the greatest length of scapula, including the same degree of uncertainty for the position of *L. wellsi* which, reflects the single scapula measurement for this species.

### Humerus

Humeri from 66 specimens have been considered (Appendix I). Extremely difficult to distinguish between different genera, even when complete, the humerus of *Patagioenas* is generally long and robust (Fig. 8). Distinguishing the genera *Geotrygon* and *Zenaida* based on metrical data is difficult, even if the humerus of *Geotrygon mystacea* is generally longer. The humerus is more curved in *Zenaida* compared to the other genera (Appendices J-K).

Six osteological criteria are defined and illustrated (Fig. 9). The distribution of the different states by species is reported in Table III. Four of these diagnostic characters were found in the proximal portion of the bone, while the two others describe the distal portion.

### **Caput humeri (HUM\_CH)**

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA–O–442 for state A and *Geotrygon montana* MNHN–ZO–AC–1993–116 for state B (Table III).

In cranial view, the caput humeri projects ventrally beyond the shaft axis (state A) in *Patagioenas* as well as in *G. chrysia* (Fig. 9). The caput is more centrally positioned (state B) in *G. montana*, *G. mystacea*, and *L. wellsi*. This character is present in the two states in *Zenaida* specimens.

### **Ventral margin of the shaft and crista bicipitalis (HUM\_VM)**

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA–O–442 for state A, *P. inornata* USNM 290977 for state B, and *Zenaida asiatica* PACEA–O–707 for state C (Table III).

In cranial view, the crista bicipitalis and the corpus humeri form a large, rounded arch (state A) in *Patagioenas* and *Geotrygon* (Fig. 9). In state B, the ventral margin is more tightly rounded than in state A (*L. wellsi*). In *Zenaida*, the ventral margin is angular (state C, see appendix K for an additional character of this genus).

### **Tuberculum dorsale (HUM\_TD)**

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA–O–486 for state A, *Zenaida aurita* PACEA–O–710 for state B, *P. leucocephala* PACEA–O–822 for state C, and *G. mystacea* PACEA–O–494 for state D (Table III).

This character was recognized by Steadman *et al.* (1984b) as distinguishing *P. leucocephala* from *G. mystacea*. Our results are consistent with this distinction and also allow *Zenaida* to be individualized from *Patagioenas*.

The tuberculum dorsale can be wide and well developed (state A) or narrow (state B) and in many cases is associated with a depression in the cranial margin of the crista deltopectoralis (states C–D), (Fig. 9). Several obvious differences are evident on the two reference specimens of *Patagioenas* and *Zenaida*, although numerous variations between the two genera make it difficult to refer some specimens to a state. Moreover, in *Geotrygon*, a well-developed depression is evident in *G. mystacea* but is less marked in *G. montana*, where a slight depression is present. Therefore, some specimens of this genus present intermediate states (state B/D).

However, the tuberculum dorsale is generally well developed in *Patagioenas* (state A) and in some cases projects cranially and dorsally. In *Zenaida*, this element is narrow (states B or D) and in *L. wellsi* it is narrow with a depression (state D).

### **Ventral margin of the sulcus ligamentus transversus of the caput humeri (HUM\_SLT)**

*Referred material.* *Geotrygon mystacea* PACEA–O–494 for state A, *G. montana* MNHN–ZO–AC–1993–116 for state B and *Zenaida aurita* PACEA–O–710 for state C (Table III).

This character is visible in both proximal and ventral view and allows *G. mystacea* to be distinguished from *G. montana*. In the first species, the ventral margin of the sulcus ligamentus transversus of the caput humeri has a rounded profile (state A) while in *G. montana* this margin is oblique (state B, Fig. 9). A straighter margin (state C) is evident in some specimens of *Zenaida*.

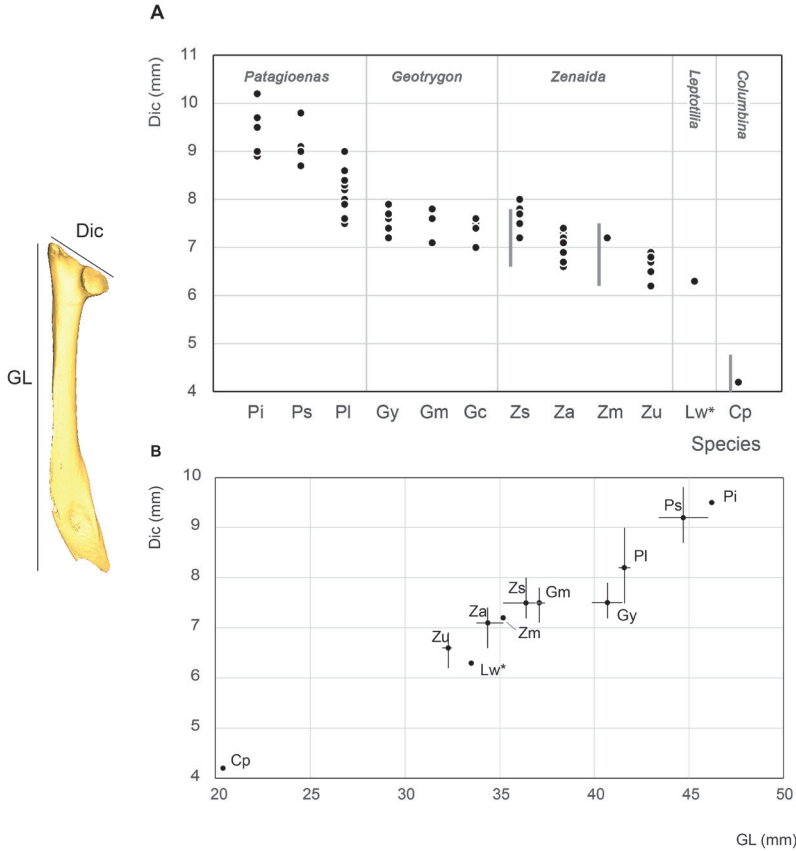


Figure 7. Scapula measurement in mm: Dic, (Greatest) cranial diagonal (A), Dic, (Greatest) cranial diagonal and GL, Greatest length (B). See Appendix C. Abbreviations: Cp, *Columbina passerina*; Gc, *Geotrygon chrysis*; Gm, *Geotrygon montana*; Gy, *Geotrygon mystacea*; Lw, *Leptotilia wellsi*; Pi, *Patagioenas inornata*; Pl, *Patagioenas leucocephala*; Ps, *Patagioenas squamosa*; Za, *Zenaida aurita*; Zm, *Zenaida macroura*; Zs, *Zenaida asiatica*; Zu, *Zenaida auriculata*. (\*) 3D measurement; the grey vertical line in panel A indicates Goldberg’s measurements (1999).

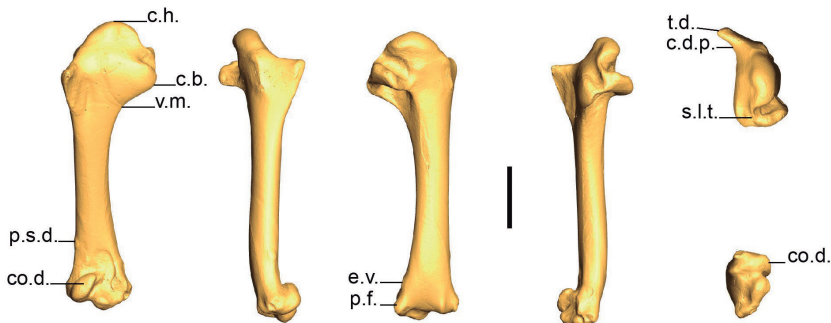


Figure 8. 3D – model of a right humerus of *Patagioenas inornata* USNM 226458 in cranial (A), dorsal (B), caudal (C), ventral (D), proximal (E), and distal (F), views. Abbreviations: c.b. crista bicipitalis; c.d.p., crista deltopectoralis; c.h., caput humeri; co.d., condylus dorsalis; e.v., epicondylus ventralis; p.f., processus flexorius; p.s.d., processus supracondylaris dorsalis; s.l.t., sulcus ligamentus transversus of caput humeri; t.d., tuberculum dorsale; v.m., ventral margin. Scale bar equals 1 cm.

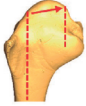









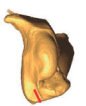
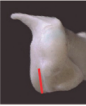






Code	States			
	A	B	C	D
<b>HUM_CH</b> Caput humeri in cranial view	Projected ventrally  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Centrally located  <i>Leptotila wellsii</i> NHMUK-ZOO-1898.9.20.1		
<b>HUM_VM</b> Ventral margin of the shaft in cranial view	Rounded and large  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Rounded and tight  <i>Leptotila wellsii</i> NHMUK-ZOO-1898.9.20.1	Angular  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	
<b>HUM_TD</b> Tuberculum dorsale in proximal view	Wide  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Narrow  <i>Zenaida aurita</i> PACEA-O-710	Wide with depression  <i>Patagioenas leucocephala</i> PACEA-O-822	Narrow with depression  <i>Leptotila wellsii</i> NHMUK-ZOO-1898.9.20.1
<b>HUM_SLT</b> Ventral margin of sulcus ligamentus transversus of caput humeri in proximal view	Rounded  <i>Geotrygon chrysia</i> USNM 292518	Oblique  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	Straight  <i>Zenaida aurita</i> PACEA-O-710	
<b>HUM_PSD</b> Processus supracondylaris dorsalis in cranial view	Near to the condylus dorsalis  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	Far to the condylus dorsalis  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 290977		
<b>HUM_PF</b> Processus flexorius in caudal view	Projected far from the shaft in ventral side  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Projected far from the shaft in ventral side and aligned with epicondylus ventralis  <i>Zenaida aurita</i> PACEA-O-865	Projected little from the shaft and aligned with epicondylus ventralis  <i>Leptotila wellsii</i> NHMUK-ZOO-1898.9.20.1	Projected little from the shaft  <i>Geotrygon chrysia</i> USNM 292518

Figure 9. States of the osteological characters described for the humerus.



Table III. Humerus characters. Sample size (n) and percentage of states (A-D) and intermediate states (A/B, B/C, C/D, B/D) for each taxon

		<i>P. squamosa</i>	<i>P. leucocephala</i>	<i>P. inornata</i>	<i>G. montana</i>	<i>G. chrysia</i>	<i>G. mystacea</i>	<i>L. wellsii</i>	<i>Z. astatica</i>	<i>Z. aurita</i>	<i>Z. auriculata</i>	<i>Z. macroura</i>
<b>HUM_CH</b>	<b>n</b>	6	8	2	4	2	4	1	7	14	5	1
	<b>A</b>	100	100	50		100			100	100		
	<b>B</b>			50	100		100	100			100	100
<b>HUM_VM</b>	<b>n</b>	6	8	2	4	3	5	1	7	14	4	1
	<b>A</b>	100	100	50	100	67	100					
	<b>B</b>			50		33		100				
	<b>B/C</b>											100
<b>HUM_TD</b>	<b>n</b>	5	8	2	3	2	5	1	7	14	5	1
	<b>A</b>	80	87	100		50						
	<b>B</b>				33					14	100	
	<b>C</b>	20	13									
	<b>C/D</b>				33	50						
<b>HUM_SLT</b>	<b>n</b>	6	8	2	4	2	5	1	7	14	5	1
	<b>A</b>		13			50	100		71	21	20	100
	<b>A/B</b>		37						14			
	<b>B</b>	100	37	50	100	50		100		64		
	<b>B/C</b>		13	50					14	7	60	
	<b>C</b>									7	20	
<b>HUM_PSD</b>	<b>n</b>	6	8	2	4	2	5	1	7	14	5	1
	<b>A</b>	33	37		75	100	100					
	<b>A/B</b>	33	63	50	25				29			100
	<b>B</b>	33		50				100	71	100	100	
<b>HUM_PF</b>	<b>n</b>	6	8	2	3	2	5	1	6	14	5	1
	<b>A</b>	50	50	100					17	57		
	<b>A/B</b>	17	13									
	<b>B</b>	33	37							7		
	<b>C</b>				67	50	60	100	83	29		100
	<b>C/D</b>						20					
	<b>D</b>				33	50	20			7	100	

### **Processus supracondylaris dorsalis (HUM\_PSD)**

*Referred material.* *Geotrygon montana* MNHN-ZO-AC-1993-116 for state A and *Zenaida asiatica* PACEA-O-707 for state B (Table III).

The processus supracondylaris dorsalis (ectepicondylar prominence) has been previously used by Olson & Hilgartner (1982) to distinguish *G. chrysia* from *Z. aurita*. We equally observed this character in other species, indicating it to reliably distinguish the two genera *Geotrygon* and *Zenaida*. As in *G. chrysia*, the processus supracondylaris dorsalis is closer to the condylus dorsalis than in the two other *Geotrygon* species (state A, Fig. 9). In *Zenaida*, the processus supracondylaris dorsalis is positioned away from the condylus dorsalis (state B).

### **Processus flexorius (HUM\_PF)**

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA-O-442 for state A, *Zenaida aurita* PACEA-O-865 for state B, *Geotrygon mystacea* PACEA-O-494 for state C, and *G. montana* PACEA-O-847 for state D (Table III).

The processus flexorius projects significantly from the shaft on the ventral side in *Patagioenas* (state A). In some cases, it is aligned with the epicondylus ventralis (state B) (Fig. 9). Conversely, in *Geotrygon* and *L. wellsi*, the processus flexorius projects only slightly from the shaft and is either aligned (state C) or unaligned (state D) with the epicondylus ventralis. This character is present in the four states in *Zenaida* specimens. Additionally, one distal character is described in the appendix (Appendix K).

### **Humerus measurement**

Our humerus measurements for *Z. asiatica* do not differ from those of Goldberg (1999) (Fig. 10). On the other hand, our *Z. macroura* and *C. passerina* specimens fall outside the variability documented for these two species in the southwestern United States in that they are, respectively, slightly larger and smaller than the specimens reported by Goldberg (1999).

Humerus length measurements are more evenly distributed compared to the two bones of the upper girdle (coracoideum and scapula). The different size classes are clearly evident in all three bones, although some differences in the distributions of taxa within each category are evident; humerus size in *P. squamosa* and *P. inornata* fall within the variability of large pigeons while *P. leucocephala* is within the small pigeon category. All *Geotrygon* specimens, the large *Zenaida* (*Z. asiatica* and *Z. aurita*) and *Leptotila* are classed as large doves. The small doves, *Z. macroura*, *Z. auriculata* and *C. passerina*, are easily distinguished by the very small size of their humerus. Unlike Steadman *et al.* (1984b) data, our measurements do not distinguish *G. mystacea*, *G. montana* and *Z. aurita*.

### **Ulna**

Ulnae from 63 specimens have been considered (Appendix L). The complete ulnae of *Patagioenas* are longer and their shafts are more robust than the other 3 genera (Fig. 11; Appendix M). Distinguishing *Geotrygon* from *Zenaida* based on size is, however, difficult, even if the *Geotrygon* specimens are generally longer. Several morphological differences do exist between these two genera. We described 5 osteological criteria (4 on the proximal and 1 on the distal parts) for the 4 genera (Fig. 12) that distinguish different *Geotrygon* species, but which do not always separate them from certain forms of *Zenaida*. It is equally difficult to consistently distinguish different *Zenaida* species due to the variable expression of these characters (Table IV).

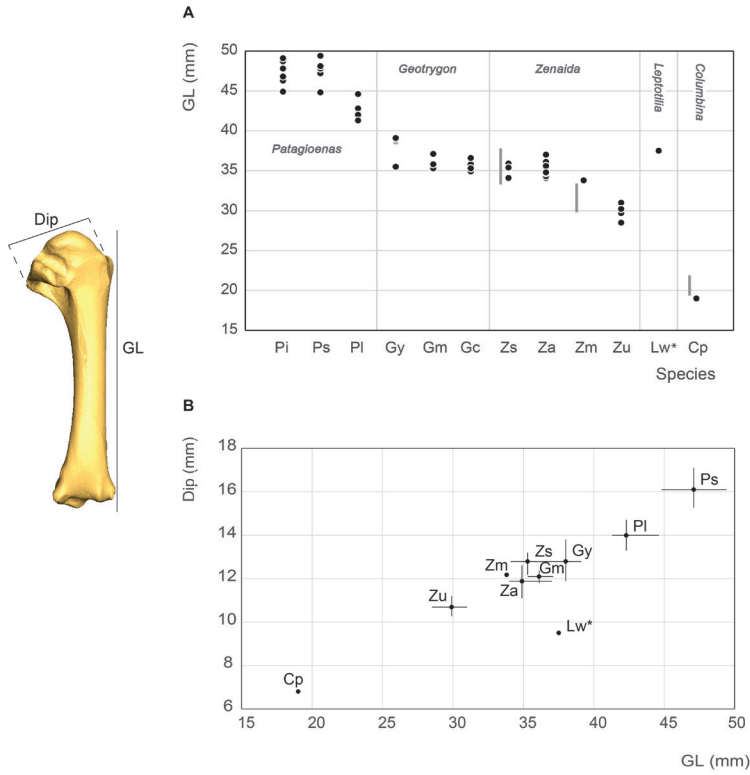


Figure 10. Humerus measurement in mm: GL, Greatest length (A), Dip, (Greatest) diagonal of the proximal end and GL, Greatest length (B). See Appendix C. Abbreviations: Cp, *Columbina passerina*; Gc, *Geotrygon chrysis*; Gm, *Geotrygon montana*; Gy, *Geotrygon mystacea*; Lw, *Leptotila wellsi*; Pi, *Patagioenas inornata*; PI, *Patagioenas leucocephala*; Ps, *Patagioenas squamosa*; Za, *Zenaida aurita*; Zm, *Zenaida macroura*; Zs, *Zenaida asiatica*; Zu, *Zenaida auriculata*. (\*) 3D measurement; the grey vertical line in panel A indicates Goldberg’s measurements (1999).

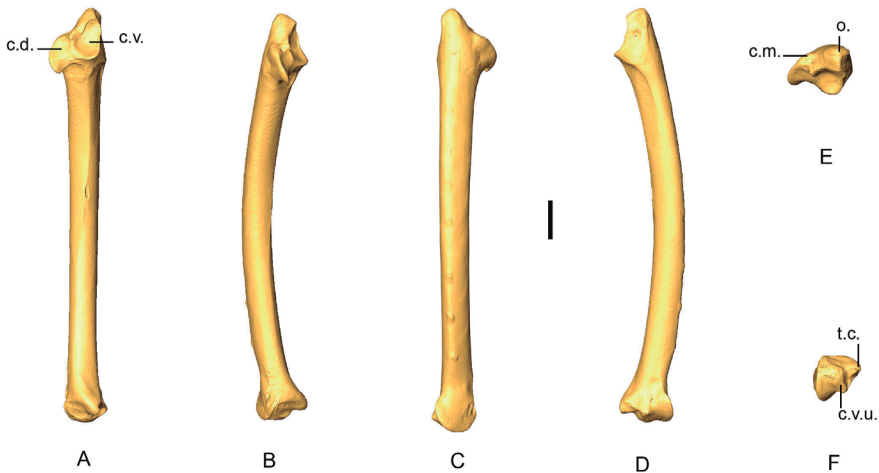


Figure 11. 3D – model of a right ulna of *Patagioenas inornata* USNM 226458 in cranial (A), dorsal (B), caudal (C), ventral (D), proximal (E), and distal (F), views. Abbreviations: c.m., caudal margin; c.d., cotyla dorsalis; c.v., cotyla ventralis; c.v.u., condylus ventralis ulnae; o., olecranon; t.c., tuberculum carpalae. Scale bar equals 5 mm.












Code	States		
	A	B	C
<b>ULN_CD1</b> Cotyla dorsalis in cranial view	Pointed  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Rounded  <i>Geotrygon chrysia</i> USNM 292518	
<b>ULN_CD2</b> Cotyla dorsalis in cranial view	Displaced distally compared to the cotyla ventralis  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Not displaced distally compared to the cotyla ventralis  <i>Geotrygon montana</i> PACEA-O-847	
<b>ULN_CV</b> Cotyla ventralis in cranial view	Straight  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Angular  <i>Geotrygon chrysia</i> USNM 292518	With depression  <i>Patagioenas squamosa</i> PACEA-O-442
<b>ULN_CM</b> Caudal margin in proximal view	Straight  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Cotyla dorsalis projected caudally  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	
<b>ULN_TC</b> Tuberculum carpale in distal view	Slightly projected cranially  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Strongly projected cranially  <i>Geotrygon chrysia</i> USNM 292518	

Figure 12. States of the osteological characters described for the ulna.

Table IV. Ulna characters. Sample size (n) and percentage of states (A-D) and intermediate states (A/B, B/C) for each taxon

		<i>P. squamosa</i>	<i>P. leucocephala</i>	<i>P. inornata</i>	<i>G. montana</i>	<i>G. chrysia</i>	<i>G. mystacea</i>	<i>L. wellsi</i>	<i>Z. asiatica</i>	<i>Z. aurita</i>	<i>Z. auriculata</i>	<i>Z. macroura</i>
ULN_CD1	n	6	8	2	4	1	5	1	7	14	5	1
	A	50	75	50			100		100	93	100	
	A/B		25									
	B	50		50	100	100		100		7		100
ULN_CD2	n	6	8	2	4	1	5	1	7	14	5	1
	A	100	100	100		100	100	100	100	86	100	100
	B				100						14	
ULN_CV	n	6	8	2	4	1	5	1	7	14	5	1
	A	17	25	50				100		7		
	A/B			50								100
	B		37		100	100	100		100	71	60	
	B/C									7		
	C	83	37								14	40
ULN_CE	n	6	8	2	4	1	5	1	7	14	5	1
	A	17	50	100	25	100		100		7	80	
	B	83	50		75		100		100	93	20	100
ULN_TC	n	6	7	2	4	1	5	1	7	14	5	1
	A	100	100	50				100	100	50	40	100
	A/B									36	20	
	B			50	100	100	100			14	40	

### Cotyla dorsalis (ULN\_CD1)

*Referred material.* *Patagioenas leucocephala* PACEA–O–493 for state A and *Geotrygon montana* PACEA–O–847 for state B (Table IV).

The distal part of the cotyla dorsalis, in cranial view, has a pointed margin on most columbid specimens in our sample (state A), (Fig. 12). Some specimens exhibit a rounded cotyla dorsalis (state B): all specimens of *G. montana*, some of the *P. squamosa* and *P. inornata* specimens, as well as *G. chrysia*, *L. wellsi* and *Z. macroura*.

### Cotyla dorsalis (ULN\_CD2)

*Referred material.* *Geotrygon mystacea* PACEA–O–494 for state A and *G. montana* PACEA–O–847 for state B (Table IV).

In cranial view, the cotyla dorsalis is displaced distally compared to the cotyla ventralis (state A) or positioned at the same level (state B); (Fig. 12). In *Geotrygon*, this character is distinctive of *G. montana*.

### **Cotyla ventralis (ULN\_CV)**

*Referred material.* *Patagioenas leucocephala* PACEA–O–821 for state A, *Zenaida aurita* PACEA–O–865 for state B, and *P. squamosa* PACEA–O–442 for state C (Table IV).

In cranial view, the ventral margin of the cotyla ventralis is relatively straight and vertical (state A) in the *L. wellsi* specimen as well as several other species (Fig. 12). This state is absent from *Geotrygon* and rare in the other genera. In *Geotrygon*, the ventral margin is angular, the distal part of the ventral margin is relatively straight, and the proximal portion near the olecranon is oblique (state B). In addition, the cotyla ventralis of *G. montana* is more curved than in *G. mystacea*.

The cotyla ventralis of most *P. squamosa* specimens projects ventrally and has a depression in the distal part (state C). Three *P. leucocephala* specimens and four *Zenaida* specimens also exhibit this character.

### **Caudal margin of proximal end (ULN\_CM)**

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA–O–442 for state A and *Zenaida aurita* PACEA–O–865 for state B (Table IV).

In the proximal view, the caudal margin of the proximal portion of the ulna is relatively straight and the cotyla dorsalis is aligned with the olecranon (state A) or projects caudally (state B), (Fig. 12). This latter state is observed in most *Geotrygon* specimens except for *G. chryisia*, in *Zenaida* apart from *Z. auriculata* and in *P. squamosa*.

*Problematic species:* no characteristic states in *P. leucocephala*.

### **Tuberculum carpale (ULN\_TC)**

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA–O–442 for state A and *Geotrygon montana* PACEA–O–492 for state B (Table IV).

In distal view, the tuberculum carpale is slightly projected cranially and the cranial margin between the condylus ventralis ulnae and the tuberculum carpale is relatively straight (state A), (Fig. 12). This state is observed in most of the *Patagioenas* and *Zenaida* specimens, and in *L. wellsi*. The tuberculum projects heavily cranially and the cranial margin is angular in *Geotrygon* (state B).

### **Ulna measurement**

Our ulna and humerus measurements differ in the same way as those reported by Goldberg (1999), namely a smaller-winged *C. passerina* specimen and a larger-winged *Z. macroura* specimen (Fig. 13).

The same five groupings of taxa for the humerus sample are equally evident amongst the ulna although slightly less clearly expressed; the largest small pigeons (*P. leucocephala*) are indistinct from the smallest individuals of the large pigeons (*P. squamosa* and *P. inornata*). Moreover, *L. wellsi* is closer to the small rather than the large doves; however, it should be noted that this is based on a single specimen of *L. wellsi* in our sample.

Like the humerus, *G. mystacea*, *G. Montana*, and *Z. aurita* cannot be distinguished based on ulna length, an observation inconsistent with the data reported by Steadman *et al.* (1984b).



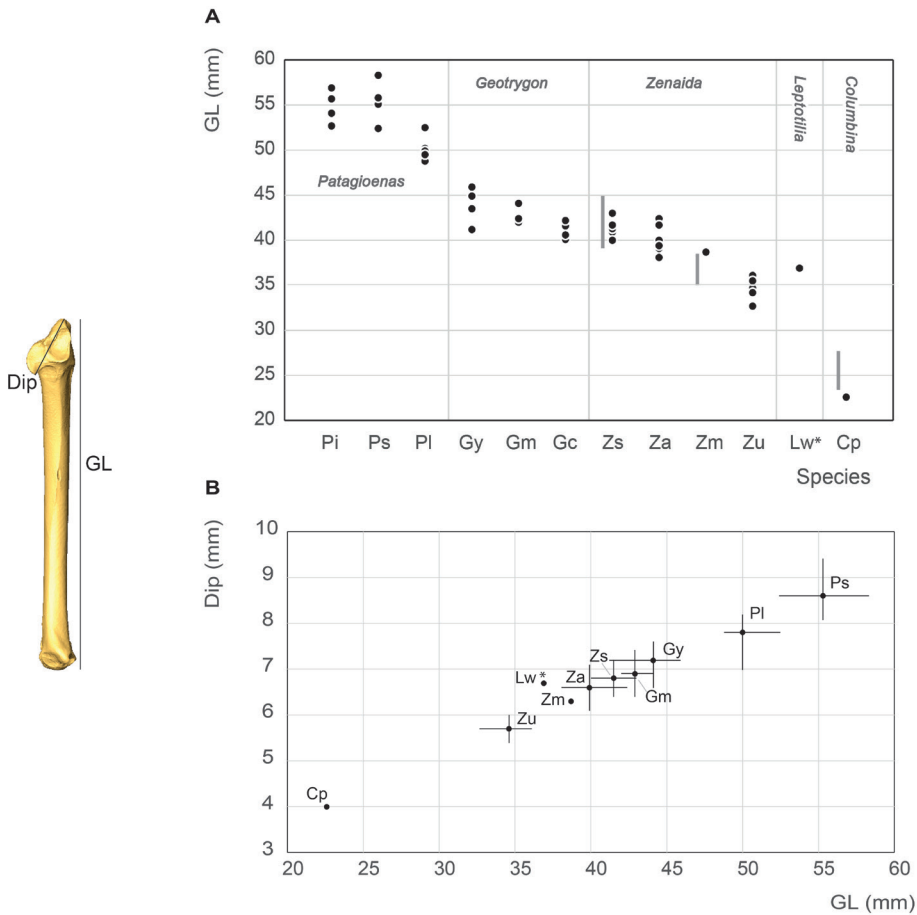


Figure 13. Ulna measurement in mm: GL, Greatest length (A), Dip, diagonal of the proximal end and GL, Greatest length (B). See Appendix C. Abbreviations: Cp, *Columbina passerina*; Gc, *Geotrygon chrysis*; Gm, *Geotrygon montana*; Gy, *Geotrygon mystacea*; Lw, *Leptotilla wellsi*; Pi, *Patagioenas inornata*; Pl, *Patagioenas leucocephala*; Ps, *Patagioenas squamosa*; Za, *Zenaida aurita*; Zm, *Zenaida macroura*; Zs, *Zenaida asiatica*; Zu, *Zenaida auriculata*. (\*) 3D measurement; the grey vertical line in panel A indicates Goldberg's measurements (1999).

## Carpometacarpus

Our sample comprises 68 specimens (Appendix N). The complete carpometacarpus of *Patagioenas* are longer and more robust than those of other genera (Fig. 14; Appendix O). Morphological differences between the 4 genera are based on 11 osteological criteria, which also are used to identify species (Fig. 15; Table V). Seven characters describe the proximal part of the bone, 1 the shaft and 3 the distal portion.

### Dorsal margin of the os metacarpale minus near trochlea carpalis (CMC\_OMM)

*Referred material.* *Geotrygon mystacea* PACEA–O–494 for state A and *Patagioenas squamosa* PACEA–O–442 for state B (Table V).

In dorsal view, the margin of the os metacarpale minus in its proximal part, near the trochlea carpalis, is wide (state A) in *L. wellsi*, *G. chrysis*, *G. mystacea* and some *G. montana* (Fig. 15, State 1). It is narrower (state B or intermediate state A/B) in the other specimens or species studied.

### Trochlea carpalis (CMC\_TC1)

*Referred material.* *Patagioenas leucocephala* PACEA–O–970 for state A, *Geotrygon mystacea* PACEA–O–494 for state B, *G. montana* PACEA–O–492 for state C, and *Zenaida auriculata* PACEA–O–498 for state D (Table V).

On the proximal portion of carpometacarpus, the trochlea carpalis in dorsal view is well-developed upwards (projecting well beyond the processus extensorius) and rounded (state A) in *P. inornata* (Fig. 15, State 1). It is developed upwards (projecting slightly from the processus extensorius) and flattened (state B) in *G. mystacea* and part of the *P. leucocephala* specimens. Some specimens of Eastern Caribbean columbids have a weakly developed trochlea (reaching approximately the same level as the processus extensorius) that is either rounded, as in some *Patagioenas*, *Geotrygon* and *Zenaida* species (state C), or flattened, as in *Leptotila wellsi* (state D).

*Problematic species:* no characteristic states in *Z. aurita*.

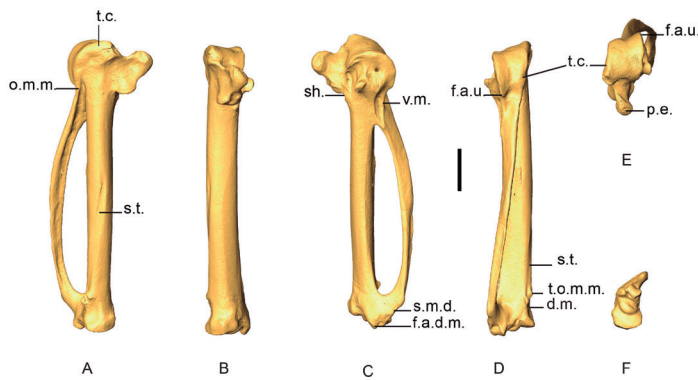


Figure 14. 3D – model of a right carpometacarpus of *Patagioenas inornata* USNM 226458 in dorsal (A), caudal (B), ventral (C), cranial (D), proximal (E), and distal (F) views. Abbreviations: d.m., dorsal margin; f.a.d.m., facies articularis digitalis major; f.a.u., facies articularis ulnocarpalis; o.m.m., os metacarpale minus; p.e., processus extensorius; sh., shaft; s.m.d., symphysis metacarpalis distalis; s.t., sulcus tendinosus; t.c., trochlea carpalis; t.o.m.m., tuberosity of os metacarpale majus; v.m., ventral margin. Scale bar equals 5 mm.

### Distal dorsal margin of trochlea carpalis (CMC\_TC2)

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA–O–442 for state A, *Zenaida a. asiatica* PACEA–O–707 for state B and *Geotrygon montana* PACEA–O–492 (Table V).

In caudal view, there is a distinct eminence on the distal dorsal margin of the trochlea carpalis (state A) in all or most of the observed specimens of *P. inornata*, *G. chrysia* and *G. mystacea* (Fig. 15, State 1). This eminence is less prominent (state B) in *Z. asiatica*, *Z. aurita* and *Z. macroura*. The dorsal margin does not present an eminence (state C) in *G. montana* and *L. wellsi*.

*Problematic species:* depending on the individual, the 3 states are observed in *P. leucocephala*, and this eminence is relatively indistinct or absent in *Z. auriculata*. *P. squamosa* presents a distinct eminence or no eminence at all.



















Code	States			
	A	B	C	D
<b>CMC_OMM</b> Dorsal margin of os metacarpale minus near trochlea carpalis in dorsal view	Wide  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	Narrow  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707		
<b>CMC_TC1</b> Trochlea carpalis in dorsal view	Well-developed upwards and rounded  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Developed upwards and flattened  <i>Geotrygon mystacea</i> PACEA-O-494	Poorly developed and rounded  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	Poorly developed and flattened  <i>Leptotila wellsi</i> NHMUK-ZOO-1898.9.20.1
<b>CMC_TC2</b> Distal dorsal margin of trochlea carpalis in caudal view	Distinct eminence  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Eminence  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	Eminence absent  <i>Leptotila wellsi</i> NHMUK-ZOO-1898.9.20.1	
<b>CMC_FAU1</b> Ventral margin of facies articularis ulnocarpalis in caudal view	Aligned with ventral margin of os metacarpale minus  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	Oblique  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116		
<b>CMC_FAU2</b> Ventral margin of facies articularis ulnocarpalis in proximal view	Curved dorsally  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Curved dorsally with depression  <i>Patagioenas squamosa</i> PACEA-O-487	Straight  <i>Geotrygon chrysis</i> USNM 292518	
<b>CMC_PE</b> Processus extensorius in proximal view	Large and projected ventrally  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	Large and projected centrally  <i>Patagioenas squamosa</i> PACEA-O-487	Small and projected ventrally  <i>Zenaida aurita</i> PACEA-O-449	Small and projected centrally  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116

Figure 15, State 1. States of the osteological characters described for the carpometacarpus.



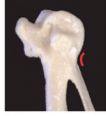












Code	States			
	A	B	C	D
<b>CMC_VM</b> Ventral margin of os metacarpale minus in ventral view	Broad and straight  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Broad and curved  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	Narrow and curved  <i>Zenaida aurita</i> PACEA-O-987	Narrow and straight  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116
<b>CMC_SH</b> Shaft of the major metacarpal towards the processus alularis in ventral view	Straighter and slopes up proximally  <i>Geotrygon chrysis</i> USNM 292518	Very slightly bowed and does not slope up as markedly  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707		
<b>CMC_SMD</b> Symphysis metacarpalis distalis in ventral view	Straight  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Straight with eminence  <i>Patagioenas squamosa</i> PACEA-O-442	Curved with eminence  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	
<b>CMC_FADM</b> Facies articularis digitalis minor in ventral view	More projected distally than the facies articularis digitalis major  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Less projected distally than the facies articularis digitalis major  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	Aligned with the facies articularis digitalis major  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	
<b>CMC_DM</b> Dorsal margin between distal part of sulcus tendineus and tuberosity of os metacarpale majus in caudal view	Large and concave  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Narrow and concave  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	Straight  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	

Figure 15, State 2. States of the osteological characters described for the carpometacarpus.

### Ventral margin of the facies articularis ulnocarpalis (CMC\_FAU1)

*Referred material.* *Zenaida aurita* PACEA-O-865 for state A and *Geotrygon montana* PACEA-O-492 for state B (Table V).

In caudal view, the ventral margin of the facies articularis ulnocarpalis and the ventral margin of the proximal part of the os metacarpale minus are aligned in *Zenaida* (state A) and *P. inornata* (Fig. 15, State 1). The ventral margin of the facies articularis ulnocarpalis is oblique compared to the ventral margin of the os metacarpale minus (state B) in *Geotrygon*, *L. wellsi* and *P. squamosa*.

**Ventral margin of the facies articularis ulnocarpalis (CMC\_FAU2)**

*Referred material.* *Patagioenas leucocephala* PACEA–O–493 for state A, *P. squamosa* PACEA–O–487 for state B, *Geotrygon montana* PACEA–O–492 for state C (Table V).

In proximal view, the ventral margin of the facies articularis ulnocarpalis curves dorsally (state A) in most *Patagioenas* specimens (Fig. 15, State 1), *L. wellsi*, *Z. auriculata* and *Z. macroura*. In rare cases, a depression is present in state B, as observed in the two *P. squamosa* specimens.

A straight ventral margin of the facies articularis ulnocarpalis (state C) is characteristic of *G. montana* and the carpometacarpi of *G. mystacea*.

*Problematic species:* no characteristic states are evident in *G. chryisia*, *Z. asiatica* and *Z. aurita*.

**Processus extensorius (CMC\_PE)**

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA–O–442 for state A, *P. leucocephala* PACEA–O–970 for state B, *Zenaida aurita* PACEA–O–449 for state C, and *Z. asiatica* PACEA–O–1013 for state D (Table V).

In proximal view, the processus extensorius is large and its caudal extremity projects ventrally (state A) in most of the *P. squamosa* specimens (Fig. 15, State 1). It is large and oriented centrally (state B) in *P. leucocephala* and *Z. macroura*.

A small processus extensorius oriented ventrally (state C) or centrally (state D) is typical of *Geotrygon*, except for one of the two *G. chryisia* individuals.

*Problematic species:* *Z. aurita* and, to a lesser extent, *Z. asiatica* and *Z. auriculata*, present intermediate states or uncharacteristic features.

**Ventral margin of the os metacarpale minus (CMC\_VM)**

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA–O–443 for state A, *Zenaida asiatica* PACEA–O–707 for state B, *Geotrygon montana* PACEA–O–492 for state C, and *Z. aurita* PACEA–O–987 for state D (Table V).

In ventral view, the proximal end of the os metacarpale minus has a shallow groove that connects it to the facies articularis ulnocarpalis; the ventral margin of this portion is broad and straight (state A) in *P. leucocephala* and *P. inornata* (Fig. 15, State 2).

The ventral margin is curved in *Zenaida*, broad (state B) in *Z. asiatica* and *Z. macroura*, and narrow (state C) in *Z. aurita*, *Z. auriculata*. *L. wellsi* also has a narrow and curve ventral margin.

The carpometacarpi of *G. montana* and *G. mystacea* have a narrow, straight ventral margin (state D).

*Problematic species:* broad ventral margin in *P. squamosa* and straight ventral margin in *G. chryisia*.

**Shaft of the major metacarpal towards the processus alularis (CMC\_SH)**

*Referred material.* *Geotrygon chryisia* USNM 292518 for state A and *Zenaida aurita* PACEA–O–865 for state B (Table V).

In ventral view, the character described by Olson and Hilgartner (1982) as distinguishing the two species *G. chrysia* and *Z. aurita* can also be used to identify other species. The shaft is straighter and slopes upward proximally in *G. chrysia* (state A, Fig. 15, State 2), *G. mystacea*, and *P. inornata*. The shaft is very slightly bowed and does not slope up as markedly in *Z. aurita* (state B) and in all other studied species, including *G. montana*.

### **Symphysis metacarpalis distalis (CMC\_SMD)**

*Referred material.* *Geotrygon montana* PACEA–O–492 for state A, *Patagioenas squamosa* PACEA–O–442 for state B and *Zenaida asiatica* PACEA–O–707 for state C (Table V).

In ventral view, the symphysis metacarpalis distalis is straight (states A-B) in almost all specimens (Fig. 15, State 2; Table V). One feature distinguishing the two states is the presence (state B) or absence of an eminence (state A) on the caudal margin of the os metacarpale minus.

Only a few specimens of *P. squamosa*, *Z. asiatica* and *Z. aurita* have a curved symphysis metacarpalis distalis with an eminence (state C).

*Problematic species:* no characteristic states in *P. leucocephala*.

### **Facies articularis digitalis minor (CMC\_FADM)**

*Referred material.* *Patagioenas inornata* USNM 226458 for state A, *P. squamosa* PACEA–O–442 for state B, and *Geotrygon mystacea* PACEA–O–858 for state C (Table V).

In ventral view, the facies articularis digiti minor is more projected distally than the facies articularis digitalis major (state A) in *P. inornata* (Fig. 15, State 2). These two surfaces are closer (state B) in *P. squamosa*, *P. leucocephala*, *L. wellsi* and almost all specimens of *Zenaida*. The two surfaces are aligned (state C) in a few *Geotrygon* and *Zenaida* specimens.

*Problematic species:* this character is present in the same proportions as the two states in *G. montana* and *G. chrysia*.

### **Dorsal margin between the distal part of the sulcus tendineus and tuberosity of the os metacarpale majus (CMC\_DM)**

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA–O–442 for state A, *Zenaida asiatica* PACEA–O–707 for state B, and *G. montana* PACEA–O–492 for state C (Table V).

In caudal view, the dorsal margin between the distal part of the sulcus tendineus and the tuberosity of the os metacarpale majus is large and concave (state A) in *Patagioenas* genus (Fig. 15, State 2) and *Z. aurita* (Table V).

It is narrow and concave (state B) in *G. chrysia*, *L. wellsi*, *Z. asiatica*, *Z. auriculata* and *Z. macroura*. It is straight (state C) in most of the *G. montana* specimens.

*Problematic species:* *G. mystacea* present two states.

### **Carpometacarpus measurement**

Carpometacarpus measurements were similar to those provided by Goldberg (1999). In our study, *G. mystacea* appears smaller rather than similar in size to *P. leucocephala*, as reported by Steadman *et al.* (1984b), (Fig. 16). The 5 size ranges of pectoral and wing bones described above are equally evident in the carpometacarpus sample. Several *P. leucocephala* individuals are similar in size to the other two large pigeons, and *Lepotilia* falls within the



range of small doves. The range of carpometacarpus measurements differs from that of the humerus but is in good agreement with those for the ulna. The length distribution of this element overlaps significantly with *G. mystacea* and *Z. asiatica*, *G. chryisia*, *G. montana* and, particularly, *Z. aurita*. However, the length of this bone compared to other elements of the wing appears more discriminating within the group of large doves, in that it distinguishes large specimens of *G. mystacea* and *Z. aurita* from *G. montana*.

Table V. Carpometacarpus characters. Sample size (n) and percentage of states (A-D) and intermediate states (A/B, A/C, B/C, C/D, B/D) for each taxon

		<i>P. squamosa</i>	<i>P. leucocephala</i>	<i>P. inornata</i>	<i>G. montana</i>	<i>G. chryisia</i>	<i>G. mystacea</i>	<i>L. wellsi</i>	<i>Z. asiatica</i>	<i>Z. aurita</i>	<i>Z. auriculata</i>	<i>Z. macroura</i>
CMC_OMM	n	6	8	2	4	2	5	1	7	14	5	1
	A				25	100	100	100	14			
	A/B			50						14		100
	B	100	100	50	75				86	86	100	
CMC_TC1	n	6	8	2	4	2	5	1	7	14	5	1
	A		12	100								
	A/B									29		
	B	33	63				100		29	29		
	B/C									29		
	C	67	25		100	100			71		80	100
CMC_TC2	n	5	8	2	4	2	5	1	7	14	5	1
	A	60	50	100		100	80		43	21		
	B		37		25				57	79	40	100
	B/C										40	
	C	40	13		75		20	100			20	
	D							100		7	20	
CMC_FAU1	n	6	8	2	4	2	5	1	7	14	5	1
	A		25	100					100	100	100	100
	A/B						20					
	B	100	75		100	100	80	100				
CMC_FAU2	n	6	8	2	4	2	5	1	7	14	5	1
	A	67	100	100		50		100	29	14	100	100
	A/B									29		
	B	33							43	29		
	C				100	50	80		29	21		
	A/C						20			7		

Table V. Continuation

		<i>P. squamosa</i>	<i>P. leucocephala</i>	<i>P. inornata</i>	<i>G. montana</i>	<i>G. chrysis</i>	<i>G. mystacea</i>	<i>L. wellsi</i>	<i>Z. asiatica</i>	<i>Z. aurita</i>	<i>Z. auriculata</i>	<i>Z. macroura</i>
CMC_PE	<b>n</b>	6	8	2	4	2	5	1	7	14	4	1
	<b>A</b>	67		50					29	21	25	
	<b>A/B</b>									21		
	<b>B</b>	33	100						29	7		100
	<b>B/C</b>									7		
	<b>C</b>						40			14		
	<b>C/D</b>				75				29	21	25	
	<b>D</b>			50	15	50	60	100	14	7	50	
	<b>B/D</b>					50						
	CMC_VM	<b>n</b>	6	8	2	4	2	5	1	7	14	5
<b>A</b>		50	75	100		50						
<b>B</b>		50	12						72		20	100
<b>C</b>							40	100	29	71	80	
<b>C/D</b>										29		
CMC_SH	<b>n</b>	6	8	2	4	2	4	1	7	13	5	1
	<b>A</b>			100		100	100			23		
	<b>B</b>	100	100		100			100	100	77	100	100
	<b>C</b>											
CMC_SMD	<b>n</b>	6	8	2	4	2	5	1	7	14	5	1
	<b>A</b>			50	100	50	60					
	<b>B</b>	83	37	50		50	40	100	86	93	100	100
	<b>B/C</b>		63									
CMC_FADM	<b>n</b>	6	8	2	4	2	5	1	7	13	5	1
	<b>A</b>			100		50						
	<b>B</b>	100	100		50		40	100	100	93	60	100
	<b>B/C</b>					50						
CMC_DM	<b>n</b>	6	8	2	4	2	5	1	7	14	5	1
	<b>A</b>	100	88	100						100	20	
	<b>B</b>		12			100	40	100	86		80	100
	<b>B/C</b>				25				14			
	<b>C</b>				75		60					

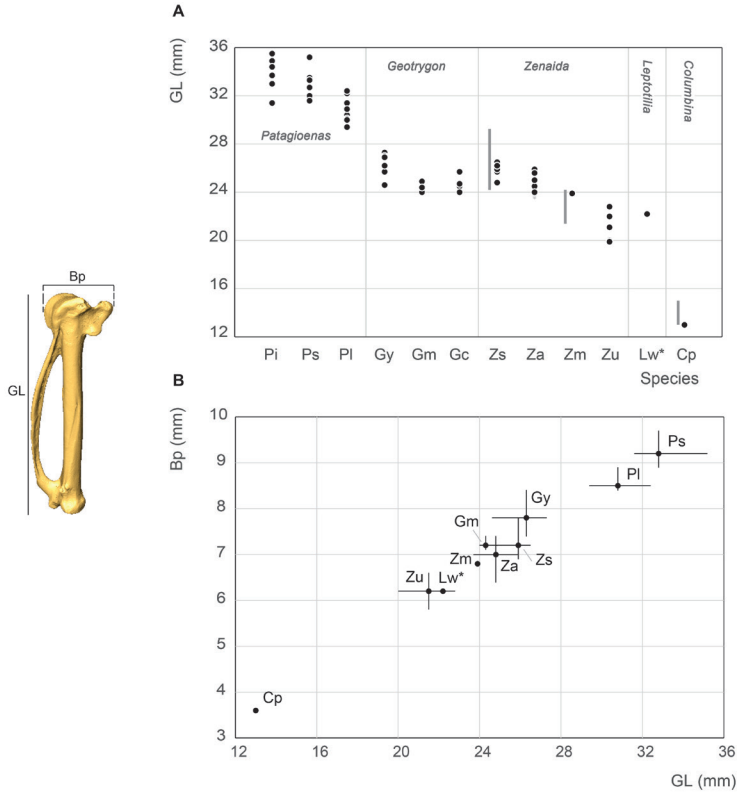


Figure 16. Carpometacarpus measurement in mm: GL, Greatest length (A), Bp, breadth of the proximal end and GL, Greatest length (B). See Appendix C. Abbreviations: Cp, *Columbina passerina*; Gc, *Geotrygon chrysis*; Gm, *Geotrygon montana*; Gy, *Geotrygon mystacea*; Lw, *Leptotila wellsii*; Pi, *Patagioenas inornata*; Pl, *Patagioenas leucocephala*; Ps, *Patagioenas squamosa*; Za, *Zenaida aurita*; Zm, *Zenaida macroura*; Zs, *Zenaida asiatica*; Zu, *Zenaida auriculata*. (\*) 3D measurement; the grey vertical line in panel A indicates Goldberg’s measurements (1999).

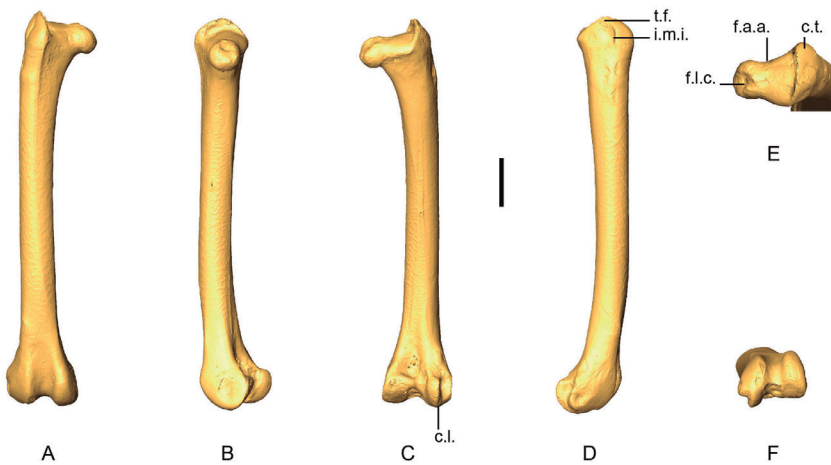


Figure 17. 3D – model of a right femur of *Patagioenas inornata* USNM 226458 in cranial (A), medial (B), caudal (C), lateral (D), proximal (E), and distal (F) views. Abbreviations: c.l., condylus lateralis; c.t., crista trochanteris; f.a.a., fascies articularis antitrochanterica; f.l.c., fovea ligamentum capitis; i.m.i., impressio musculi iliitrochantericus; t.f., trochanter femoris. Scale bar equals 5 mm.

## Femur

Femora from 73 specimens were examined (Appendix P). The overall morphology of this bone reflects the terrestrial mode of life of *Geotrygon*. *Zeinada aurita* among *Zeinada* species has a relatively longer femur. Three osteological criteria of the femur and the features involved in character descriptions are illustrated in figure 17. Two criteria describe the proximal part of the bone and one the distal part (Fig. 18; Table VI).








Code	States		
	A	B	C
<b>FEM_FAA</b> <b>Facies articularis antitrochanterica in proximal view</b>	Straight  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	Rounded near fovea ligamentum capitis  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Concave  <i>Zenaida aurita</i> PACEA-O-865
<b>FEM_IMI</b> <b>Position of impressio musculi ilirotrochantericus in lateral view</b>	In the middle of the lateral surface of trochanter femoris  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	Cranially located  <i>Zenaida aurita</i> PACEA-O-865	
<b>FEM_CL</b> <b>Condylus lateralis in caudal view</b>	Pointed  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	Rounded  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	

Figure 18. States of the osteological characters described for the femur.

Table VI. Femur characters. Sample size (n) and percentage of states (A-D) and intermediate states (A/B, B/C) for each taxon

		<i>P. squamosa</i>	<i>P. leucocephala</i>	<i>P. inornata</i>	<i>G. montana</i>	<i>G. chrysis</i>	<i>G. mystacea</i>	<i>L. wellsi</i>	<i>Z. asiatica</i>	<i>Z. aurita</i>	<i>Z. auriculata</i>	<i>Z. macroura</i>
<b>FEM_FAA</b>	<b>n</b>	6	8	2	4	2	5	–	7	13	5	1
	<b>A</b>	17	87		100		80			54	50	
	<b>A/B</b>								14			
	<b>B</b>	50	13	100		100	20		71		25	100
	<b>B/C</b>	33										
	<b>C</b>								14	38	25	
<b>FEM_IMI</b>	<b>n</b>	6	8	2	4	2	5	1	7	13	5	1
	<b>A</b>	100	100		100	100	80	100	100	8		
	<b>A/B</b>			50			20					
	<b>B</b>			50						92	100	100
<b>FEM_CL</b>	<b>n</b>	5	6	2	4	2	5	1	7	14	5	1
	<b>A</b>	60	33	50	75	100	100		14	57	60	
	<b>A/B</b>		50		25				14	29	20	
	<b>B</b>	40	17	50				100	71	7	20	100

### Facies articularis antitrochanterica (FEM\_FAA)

*Referred material.* *Patagioenas leucocephala* PACEA–O–493 for state A, *P. squamosa* PACEA–O–442 for state B, and *Zenaida aurita* PACEA–O–865 for state C (Table VI).

In proximal view, the cranial margin of the facies articularis antitrochanterica is straight (state A) or nearly straight (state B), (Fig. 18). The portion of the facies closest to the fovea ligamentum capitis distinguishes the two states: it is angular in state A as observed in *G. montana* and *G. mystacea* and more rounded in state B in *G. chrysis*. The concave facies articularis antitrochanterica between the crista trochanteris and fovea ligamentum capitis (state C) is a character found only in a very small sample of *Zenaida* femurs.

*Problematic species:* several states are observed in *P. squamosa*, *Z. aurita* and *Z. auriculata*. This character is also not observable in the pathologically–altered femur of *L. wellsi*.

### Position of the impressio musculi ilioprochantericus (FEM\_IMI)

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA–O–442 for state A and *Zenaida aurita* PACEA–O–865 for state B.

The impressio musculi ilioprochantericus is most frequently located at the middle of the lateral surface of the trochanter femoris (state A) in *Geotrygon*, *Leptotila* and *Patagioenas*, except for *P. inornata* (Fig. 18; Table VI). Apart from *Z. asiatica*, in *Zenaida* this impressio is more cranially oriented (state B) compared with state A.

**Condylus lateralis (FEM\_CL)**

*Referred material.* *Geotrygon montana* PACEA–O–847 for state A and *Zenaida asiatica* PACEA–O–707 for state B (Table VI).

In caudal view, two states are observable with the condylus lateralis (Fig. 18): pointed (state A) for *Geotrygon* or rounded (state B) for *Leptotila*.

The distribution of character states does not distinguish *Patagioenas* nor *Zenaida* species.

**Femur measurement**

Our femur measurements for *Z. asiatica* and *C. passerina* do not differ from those reported by Goldberg (1999), (Fig. 19), although the *Z. macroura* specimen in our sample is larger. The *G. montana* femur is much longer than those attributed to *Z. aurita*, a result inconsistent with Steadman *et al.* (1984b) data for the same species.

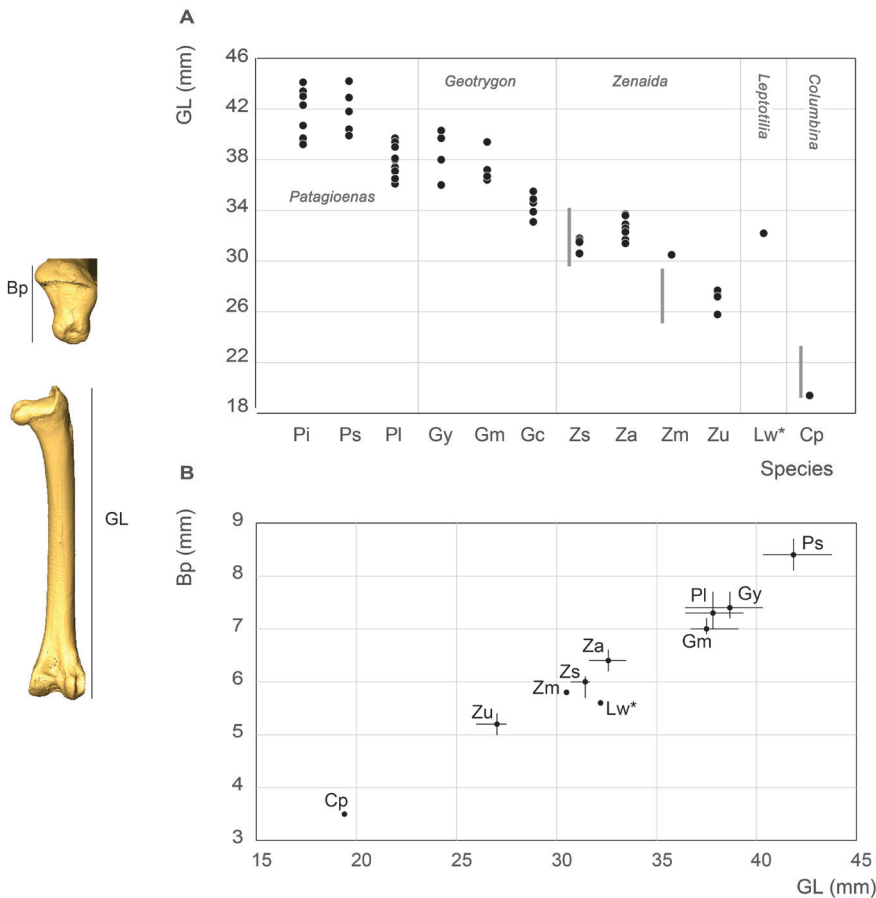


Figure 19. Femur measurement in mm: GL, Greatest length (A), Bp, breadth of the proximal end and GL, Greatest length (B). See Appendix C. Abbreviations: Cp, *Columbina passerina*; Gc, *Geotrygon chrysis*; Gm, *Geotrygon montana*; Gy, *Geotrygon mystacea*; Lw, *Leptotila wellsi*; Pi, *Patagioenas inornata*; Pl, *Patagioenas leucocephala*; Ps, *Patagioenas squamosa*; Za, *Zenaida aurita*; Zm, *Zenaida macroura*; Zs, *Zenaida asiatica*; Zu, *Zenaida auriculata*. (\*) 3D measurement; the grey vertical line in panel A indicates Goldberg’s measurements (1999).



*P. squamosa* and *P. inornata* fall within the variability of large pigeons. The substantial overlap in femur size between *P. leucocephala*, *G. mystacea*, and *G. montana* makes distinguishing these three taxa based solely on metrical data difficult, especially given their anatomical similarity. *Leptotilia* overlaps with the large *Zenaida* species (*Z. asiatica*, Appendix Q, and *Z. aurita*) and *G. chrysia* with large doves, as observed for the humerus. With that said, the proximal end of *Leptotilia* femur is slenderer than in *Zenaida*. Our femur measurements group *Z. macroura* and *Z. auriculata* in the category of small doves.

### Tibiotarsus

Sixty-four tibiotarsi were examined (Appendix R). Complete *Patagioenas* and *Geotrygon* tibiotarsi, although difficult to separate based only on maximal length, can be distinguished based on shaft robusticity (Fig. 20; Appendix S). The terrestrial behavior of *Geotrygon* is reflected in a relatively long tibiotarsus (Baptista *et al.*, 1997) that potentially overlaps with some *Patageonias* species.

Morphological differences between genera and species are explored based on four osteological criteria, one found in the proximal portion and three in the distal portion of the tibiotarsus (Fig. 21; Table VII).

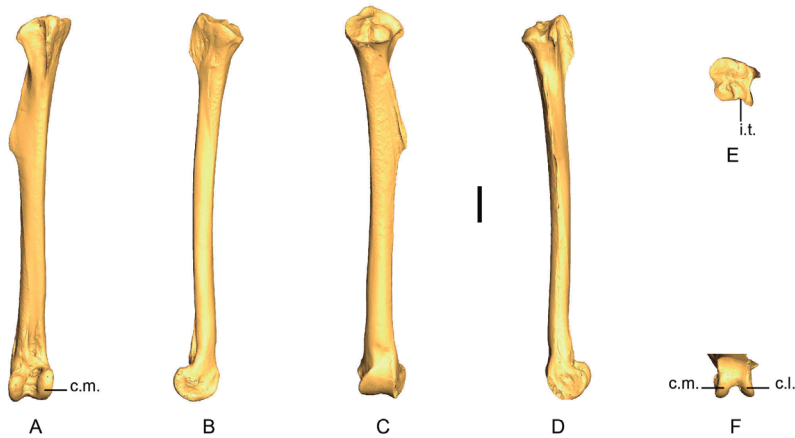


Figure 20. 3D – model of a right tibiotarsus of *Patagioenas inornata* USNM 290977 in cranial (A), medial (B), caudal (C), lateral (D), proximal (E) and distal (F) views. Abbreviations: c.l., condylus lateralis; c.m., condylus medialis; i.t., incisura tibialis. Scale bar equals 5 mm.

### Incisura tibialis (TIB\_IT)

*Referred material.* *Zenaida aurita* PACEA–O–865 for state A, *Patagioenas squamosa* PACEA–O–442 for state B (Table VII).

In proximal view, the lateral margin of the incisura tibialis is curved (state A), (Fig. 21) in all species except for *P. squamosal*, which has a straight incisura tibialis in most specimens (state B).












Code	States			
	A	B	C	D
<b>TIB_IT</b> Incisura tibialis in proximal view	Curved  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	Straight  <i>Leptotila wellsi</i> NHMUK-ZOO-1898.9.20.1		
<b>TIB_C1</b> Condyles in distal view	Nearly parallel condyles  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Condylus lateralis projected laterally  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	Condylus medialis projected medially  <i>Patagioenas squamosa</i> PACEA-O-705	Condylus lateralis projected laterally and condylus medialis projected medially  <i>Zenaida aurita</i> PACEA-O-865
<b>TIB_C2</b> Condyles in distal view	Condyles equally developed cranially  <i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	Condylus lateralis elongated cranially  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	Condylus medialis elongated cranially  <i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	Narrow with saddle
<b>TIB_CM</b> Condylus medialis in cranial view	Medial margin oriented in accordance with the bone axis  <i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	Obliquely oriented compared to the bone axis  <i>Zenaida aurita</i> PACEA-O-710		

Figure 21. States of the osteological characters described for the tibiotarsus.

### Condyles (TIB\_C1)

*Referred material.* *Patagioenas inornata* USNM 226458 for state A, *Geotrygon mystacea* PACEA-O-1085 for state B, *P. squamosa* PACEA-O-705 for state C, and *Zenaida aurita* PACEA-O-865 for state D (Table VII).

The relative orientation of the condylus lateralis and condylus medialis in distal view distinguish four states; the condyles are nearly parallel (state A), a character observed uniquely in a few *Patagioenas* specimens, or are non-parallel (states B, C, D), (Fig. 21). In these latter cases, the cranial extremity of the condylus lateralis projects laterally (state B), the cranial extremity of the condylus medialis is oriented medially (state C) or, in most cases (primarily in *Z. asiatica*), both condyles project in the opposite direction (state D).

### Condyles (TIB\_C2)

*Referred material.* *Zenaida aurita* PACEA-O-865 for state A, *Z. asiatica* PACEA-O-1004 for state B, and *Geotrygon mystacea* PACEA-O-494 for state C (Table VII).

In distal view, the cranial extremities of the condyles are equally developed cranially (state A, Fig. 21), especially in *P. leucocephala*. In specimens when the condyles are not equally developed, the condylus lateralis extends more cranially than the condylus medialis (state B), as is the case with the tibiotarsus of *Z. asiatica* and *Z. auriculata*, or conversely (state C), as frequently observed in *Geotrygon* and the single specimen of *L. wellsi*.

Table VII. Tibiotarsus characters. Sample size (n) and percentage of states (A-D) and intermediate states (A/B, B/D) for each taxon

		<i>P. squamosa</i>	<i>P. leucocephala</i>	<i>P. inornata</i>	<i>G. montana</i>	<i>G. chrysia</i>	<i>G. mystacea</i>	<i>L. wellsi</i>	<i>Z. asiatica</i>	<i>Z. aurita</i>	<i>Z. auriculata</i>	<i>Z. macroura</i>
<b>TIB_IT</b>	<b>n</b>	5	7	2	4	1	4	1	7	14	4	1
	<b>A</b>	20	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
	<b>B</b>	80										
<b>TIB_C1</b>	<b>n</b>	6	8	1	4	2	5	1	6	14	5	1
	<b>A</b>	50	12	100								
	<b>B</b>				25	100	20	100		36	80	100
	<b>C</b>	17										
	<b>D</b>	33	88		75		60		100	43	20	
	<b>B/D</b>						20			21		
<b>TIB_C2</b>	<b>n</b>	6	8	2	4	2	5	1	6	14	5	1
	<b>A</b>	50	62	50	25		20		33	50	40	100
	<b>B</b>								67		60	
	<b>C</b>	50	38	50	75	100	80	100		50		
<b>TIB_CM</b>	<b>n</b>	6	8	1	4	2	5	1	6	13	5	1
	<b>A</b>	17	13		25	100			86	23		
	<b>A/B</b>		13	100	25			100				
	<b>B</b>	83	75		50		100		14	77	100	100

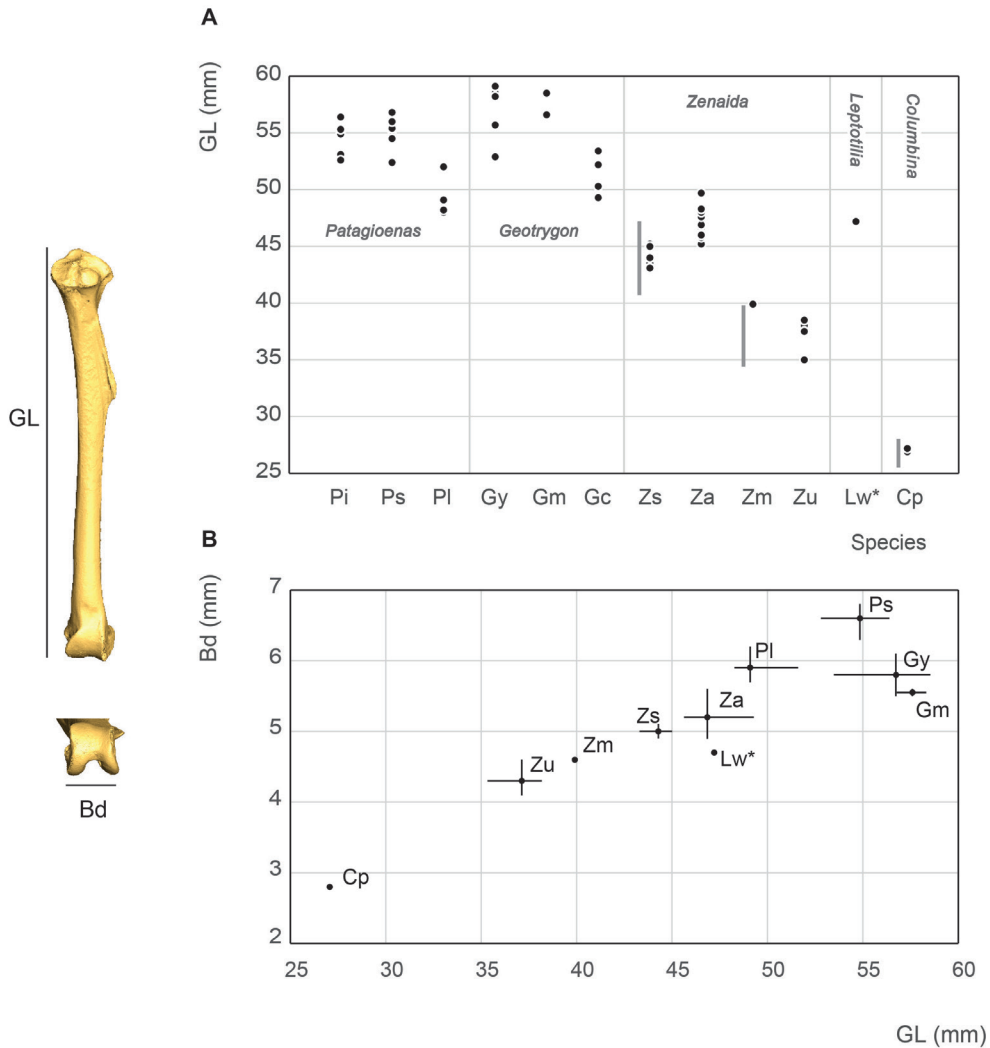


Figure 22. Tibiotarsus measurement in mm: GL, Greatest length (A), Bd, breadth of the distal end and GL, Greatest length (B). See Appendix C. Abbreviations: Cp, *Columbina passerina*; Gc, *Geotrygon chrysis*; Gm, *Geotrygon montana*; Gy, *Geotrygon mystacea*; Lw, *Leptotilla wellsii*; Pi, *Patagioenas inornata*; Pl, *Patagioenas leucocephala*; Ps, *Patagioenas squamosa*; Za, *Zenaida aurita*; Zm, *Zenaida macroura*; Zs, *Zenaida asiatica*; Zu, *Zenaida auriculata*. (\*) 3D measurement; the grey vertical line in panel A indicates Goldberg's measurements (1999).

### Condylus medialis (TIB\_CM)

*Referred material.* *Zenaida asiatica* PACEA–O–707 for state A and *Z. aurita* PACEA–O–865 for state B (Table VII).

In cranial view, the medial margin of the condylus medialis is oriented along the axis of the bone (state A) in almost all *Z. asiatica* specimens. This character distinguishes this species from the other 3 congeners, which have a tibiotarsus with an oblique condyle (state B), (Fig. 21). This character distinguishes *G. mystacea* and *G. chrysis*.

*Problematic species:* no characteristic states in *G. montana*.

### Tibiotarsus measurement

The *Zenaida macroura* tibiotarsus measurements are comparable with the largest values reported by Goldberg (1999) while *Z. asiatica* and *C. passerina* fall within the variability of North American columbid species (Fig. 22). *G. mystacea* has a longer tibiotarsus than *P. leucocephala* (Steadman *et al.*, 1984b), which in turn, is longer than *G. montana*. Our measurements depict a slightly different pattern; *G. montana* tibiotarsus length falls within the variability of *G. mystacea* and both species have a longer tibiotarsus than *P. leucocephala*. It is also worth noting that the order of the size classes of taxa based on pectoral and wing bones is not the same, primarily due to the greater relative length of *Geotrygon* tibiotarsus. This leads to the two Lesser Antilles quail-doves (*G. mystacea* and *G. montana*) appearing comparable in size to large pigeons, and *G. chrysia* being the same size as the small pigeon *P. leucocephala*. However, this pattern reflects *Geotrygon*'s distinctive slender form, with the GL/Bp ratio setting it apart from other West Indian columbids.

### Tarsometatarsus

Tarsometatarsi from 67 specimens have been considered (Appendix T). The comparably longer leg bones of *Geotrygon* linked to their more terrestrial behavior is even more pronounced with the tarsometatarsus, which had led some to consider the relative gracility of this bone (long and slender) as particular to *Geotrygon* in comparison to *Patagioenas* and *Zenaida* (Steadman *et al.*, 1984b; Olson & Hilgartner, 1982), (Appendix U). Three osteological criteria (2 proximal and 1 distal) and the anatomical features used in the description are illustrated in Figure 23. Among these, the distal character distinguishes *Zenaida* species (Fig. 24; Table VIII).

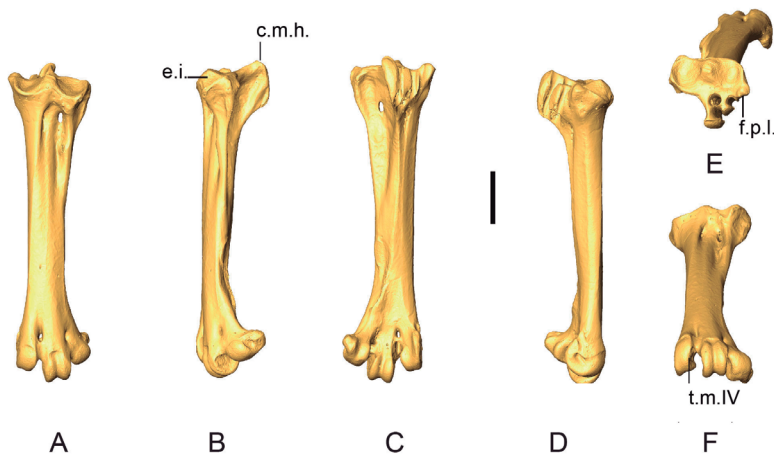


Figure 23. 3D – model of a right tarsometatarsus of *Patagioenas inornata* USNM 226458 in dorsal (A), medial (B), plantar (C), lateral (D), proximal (E) and distal (F) views. Abbreviations: c.m.h., crista medialis hypotarsi; e.i., eminentia intercotylaris. f.p.l., fossa parahypotarsalis lateralis; t.m.IV., trochlea metatarsi IV. Scale bar equals 5 mm.








Code	States		
	A	B	C
<b>TMT_CMH</b> Crista medialis hypotarsi in medial view	More projected proximally than eminentia intercotylaris 	At the same level than eminentia intercotylaris 	Less projected than eminentia intercotylaris 
	<i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	<i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	<i>Zenaida aurita</i> PACEA-O-448
<b>TMT_FPL</b> Fossa parahypotarsalis lateralis in proximal view	Present 	Absent 	
	<i>Geotrygon montana</i> MNHN-ZO-AC-1993-116	<i>Patagioenas inornata</i> USNM 226458	
<b>TMT_TMIV</b> Trochlea metatarsi IV in distal view	With notch 	Straight 	
	<i>Zenaida asiatica</i> PACEA-O-707	<i>Zenaida aurita</i> PACEA-O-865	

Figure 24. States of the osteological characters described for the tarsometatarsus.

Table VIII. Tarsometatarsus characters. Sample size (n) and percentage of states (A-D) and intermediate states (A/B, B/C) for each taxon

		<i>P. squamosa</i>	<i>P. leucocephala</i>	<i>P. inornata</i>	<i>G. montana</i>	<i>G. chrysis</i>	<i>G. mystacea</i>	<i>L. wellsii</i>	<i>Z. asiatica</i>	<i>Z. aurita</i>	<i>Z. auriculata</i>	<i>Z. macroura</i>
<b>TMT_CMH</b>	n	6	8	2	4	1	5	1	7	14	5	1
	A	83	75	100		100	20			14	40	
	A/B	20										
	B	17	25		75		40	100	72	36	60	100
	B/C	14										
	C				25		20		14	43		
<b>TMT_FPL</b>	n	7	9	1	4	1	5	1	7	14	4	1
	A	43	78		100	100	100	100	57	86	50	100
	B	57	22	100					43	14	50	
<b>TMT_TMIV</b>	n	6	8	2	4	1	5	1	7	14	5	1
	A	100										
	A/B	20										
	B	83	100	100	100	100	100	100	100	100	80	100



### **Crista medialis hypotarsi (TMT\_CMH)**

*Referred material.* *Patagioenas squamosa* PACEA–O–442 for state A, *Geotrygon montana* PACEA–O–492 for state B, and *Zenaida aurita* PACEA–O–448 for state C (Table VIII).

In medial view, the summit of the crista medialis hypotarsi projects more proximally than the eminentia intercotylaris (state A) in *Patagioenas* (Fig. 24). Among representatives of *Geotrygon*, the single *G. chrysis* specimen exhibits state A while in *G. montana* the summit of the crista medialis hypotarsi and the eminentia intercotylaris are at the same level (state B). This latter state is also observed in *L. wellsi*, *Z. asiatica* and *Z. macroura*. In some specimens, the crista medialis hypotarsi projects less proximally than the eminentia intercotylaris (state C).

All three states as well as intermediate states are found in *G. mystacea* and *Z. aurita*.

### **Fossa parahypotarsalis lateralis (TMT\_FPL)**

*Referred material.* *Geotrygon montana* PACEA–O–492 for state A and *Patagioenas squamosa* PACEA–O–443 for state B (Table VIII).

In proximal view, the depth of the fossa parahypotarsalis lateralis varies (state A) in all *Geotrygon* specimens, most *P. leucocephala* and *Z. aurita*, and the single specimens of *L. wellsi* and *Z. macroura* (Fig. 24).

The plantar margin of the cotyla lateralis is straight or oblique and the fossa parahypotarsalis lateralis is absent in *P. inornata* (state B, Fig. 24).

*Problematic species:* no characteristic states in *P. squamosa*, *Z. asiatica* and *Z. auriculata*.

### **Trochlea metatarsi IV (TMT\_TMIV)**

*Referred material.* *Zenaida asiatica* PACEA–O–707 for state A and *Zenaida aurita* PACEA–O–865 for state B (Table VIII).

In distal view, the morphology of the trochlea metatarsi of the fourth digit is characteristic of two states in *Zenaida* (Fig. 24; Table VIII). In the *Z. asiatica*, there is a clear notch on the plantar margin of trochlea (state A), while in the other species this margin is straight (state B).

### **Tarsometatarsus measurement**

In our study, length measurements for *Zenaida asiatica* are comparable with the lowest values reported by Goldberg (1999), (Fig. 25). Our *Z. macroura* specimen is substantially longer than those in Goldberg's (1999) study. *G. montana* is much longer than *G. mystacea* compared to the observations of Steadman *et al.* (1984b). The comparably longer leg bones of the tarsometatarsus in columbid genera with more terrestrial behavior is more important than seen in the other leg bones, with *Geotrygon* specimens having the longest values. Lower length values for *G. chrysis* overlap with the higher value of the large pigeons *P. inornata* and *P. squamosa*. The two large *Zenaida* and *Leptotilia* fall within the range of *Patagioenas*. Similar to the tibiotarsus, this overlap reflects the more slender form of *Geotrygon* and *Leptotilia*. Unlike the tibiotarsus, this more gracile aspect, although slight, is nevertheless more evident in *Zenaida* than *Patagioenas*.

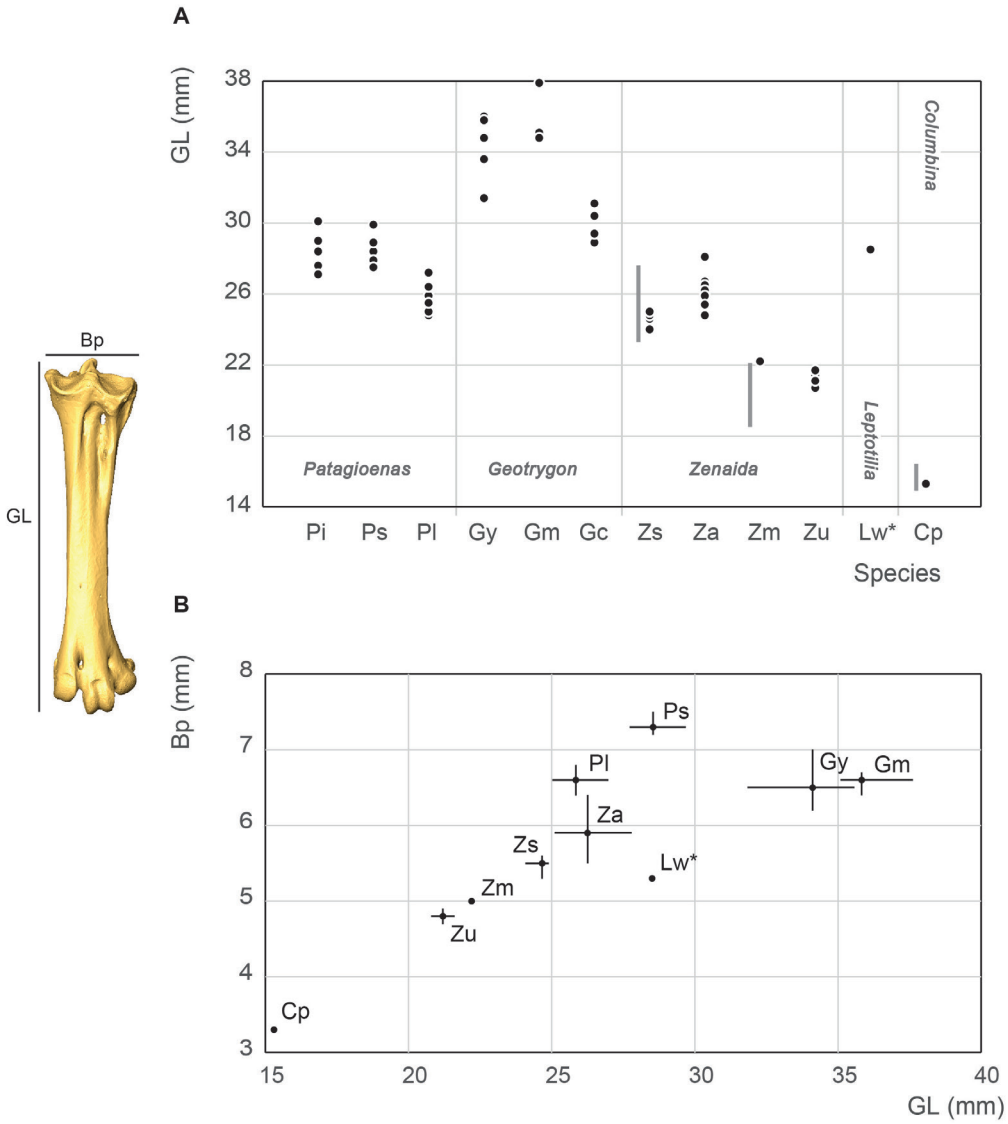


Figure 25. Tarsometatarsus measurement in mm: GL, Greatest length (A), Bp, breadth of the proximal end and GL, Greatest length (B). See Appendix C. Abbreviations: Cp, *Columbina passerina*; Gc, *Geotrygon chrysis*; Gm, *Geotrygon montana*; Gy, *Geotrygon mystacea*; Lw, *Leptotilla wellsi*; Pi, *Patagioenas inornata*; Pl, *Patagioenas leucocephala*; Ps, *Patagioenas squamosa*; Za, *Zenaida aurita*; Zm, *Zenaida macroura*; Zs, *Zenaida asiatica*; Zu, *Zenaida auriculata*. (\*) 3D measurement; the grey vertical line in panel A indicates Goldberg’s measurements (1999).

Table IX. The most discriminating character for the 8 analyzed bones: coracoideum (COR), scapula (SCA), humerus (HUM), ulna (ULN), carpometacarpus (CMC), femur (FEM), tibiotarsus (TIB) and tarsometatarsus (TMT) for each taxon: Ps, *Patagioenas squamosa*; Pl, *Patagioenas leucocephala*; Pi, *Patagioenas inornata*; Cp, *Columbina passerina nigrirostris*; Gm, *Geotrygon montana*; Gc, *Geotrygon chrysis*; Gy, *Geotrygon mystacea*; Lw, *Leptotila wellsi*; Zs, *Zenaida asiatica asiatica*; Za, *Zenaida aurita aurita*; Zu, *Zenaida auriculata stemura*; Zm, *Zenaida macroura*. Range of sample size (n). Distribution of states: bold 100%, bold-italics 80–100%, normal 75–100% and italics 60–100%. See tables I-VIII for character codes

Code	Ps	Pl	Pi	Gm	Gc	Gy	Lw	Zs	Za	Zu	Zm
n	5-8	6-9	1-5	3-5	1-3	4-5	1	6-8	13-15	4-5	1
COR_FAH							Broad			Narrow	
COR_FAC	Large and oval			Oval			Narrow and rounded			Narrow	
COR_PN	Dorsally			Dorsally-centrally	Absent					Absent	
COR_TC								Very prominent			
COR_PA				Distinctly raised							
COR_FAS										Narrow	
COR_AM	Straight										
SCA_A	Large and rounded			Flat and angular				Large			
SCA_PN	Present							Straight	Concave		
SCA_MM	V-shaped			Convex	Straight	V-shaped	V-shaped	Convex	Concave		
HUM_CH	Projected ventrally			Centrally located	Projected ventrally	Centrally located	Centrally located	Projected ventrally			Centrally located
HUM_VM	Rounded and large			Rounded and large			Rounded and tightly		Angular		
HUM_TD	Wide				Narrow with depression					Narrow	



Code	Ps	Pl	Pi	Gm	Gc	Gy	Lw	Zs	Za	Zu	Zm
n	5-8	6-9	1-5	3-5	1-3	4-5	1	6-8	13-15	4-5	1
CMC_FAU2	Curved dorsally			Straight		<i>Straight</i>	Curved dorsally				Curved dorsally
CMC_PE	Large and projected ventrally	Large and centrally located		Small							
CMC_VM	<i>Broad</i>			Narrow and straight		<i>Narrow and straight</i>	Narrow and curved			<i>Curved</i>	
CMC_SH	Very slightly bowed and does not slope up as markedly	Straighter and slopes up proximally		Very slightly bowed and does not slope up as markedly		Straighter and slopes up proximally	Very slightly bowed and does not slope up as markedly			Very slightly bowed and does not slope up as markedly	
CMC_SMD				Straight with/without eminence			Straight with eminence			<i>Straight with eminence</i>	
CMC_FADM	Less projected distally than the facies articularis digitalis major	More projected distally than the facies articularis digitalis major				<i>Aligned with the facies articularis digitalis major</i>	Close but lower than the facies articularis digitalis major			<i>Close but lower than the facies articularis digitalis major</i>	
CMC_DM	<i>Large and concave</i>			Straight	Narrow and concave	<i>Straight</i>	Narrow and concave			<i>Concave</i>	
FEM_FAA				Straight	Rounded near fovea ligamentum capitis	<i>Straight</i>					





## DISCUSSION

A comparison of osteological and biometrical data for the 8 bones of the upper and lower limbs and pectoral girdle of pigeons and doves demonstrate the 12 taxa in our analysis to differ in several morphological traits and/or in size. The most frequently recorded states of the 42 osteological characters described for the eight analyzed postcranial skeleton elements are available as Table IX.

Two characters evident on elements of the pectoral girdle (COR\_FAC and SCA\_A) distinguish specimens of the four genera in our sample (*Patagioenas*, *Geotrygon*, *Zenaida* and *Leptotila*). Several wing bone characters equally separate *Patagioenas* and *Geotrygon* (HUM\_VM) and *Geotrygon* and *Zenaida* (ULN\_CV). One character state of the coracoideum (COR\_PN), in addition to being present in *Patagioenas*, is also exhibited in one *Geotrygon* species. Six characters of the coracoideum, humerus, and carpometacarpus are distinguishing characteristics separating *Patagioenas* from *Geotrygon* (HUM\_PF), *Patagioenas* from *Zenaida* (HUM\_TD), *Geotrygon* from *Zenaida* (HUM\_VM, HUM\_PSD and CMC\_FAU1), and *Zenaida* from *Leptotila* (COR\_FAH).

Apart from the humerus, seven bones separate the different genera: *Patagioenas* (COR\_AM, SCA\_PN and TMT\_CMH), *Geotrygon* (COR\_PA, ULN\_TC, FEM\_CL, TIB\_C2 and TMT\_FPL) and *Zenaida* (CMC\_SH and CMC\_SMD). Four bones lend themselves for identification to species level: *P. squamosa* (TIB\_IT), *P. leucocephala* (CMC\_PE), *G. mystacea* (CMC\_FADM), *G. montana* (COR\_PN and ULN\_CD2) and *Z. asiatica* (COR\_TC, TIB\_C1 and TMT\_TMIV).

In addition, the absence of some character states can help in identifying columbid bones and distinguish between different genera: *Patagioenas* (SCA\_MM, HUM\_PF, CMC\_FAU2, CMC\_FADM, CMC\_DM and TMT\_CMH), *Geotrygon* (COR\_TC, HUM\_SLT, HUM\_PF, CMC\_PE, CMC\_SMD, CMC\_DM, FEM\_FAA) and *Zenaida* (SCA\_MM, CMC\_VM and CMC\_FADM). *Patagioenas* and *Geotrygon* both share two characters (CMC\_TC1 and TIB\_C2).

Interspecific differences can be observed in three genera. One character of the carpometacarpus and two of the humerus distinguish three *Patagioenas* species (HUM\_CH, HUM\_VM and CMC\_TC1). On the other hand, multiple characters reliably separate *Geotrygon* species: *G. chrysia* differs from the congeneric species in five characters (HUM\_CH, ULN\_CM, CMC\_DM, FEM\_FAA and TIB\_C1); *G. montana* differs in two characters on the carpometacarpus (CMC\_TC2 and CMC\_OMM) and *G. mystacea* in two characters (ULN\_CD1 and CMC\_TC1). One character on the humerus distinguishes *G. mystacea* from *G. montana* (HUM\_SLT). Three characters found on the coracoideum, femur and tibiotarsus distinguish *Z. asiatica* from congeneric species (COR\_FAS, FEM\_IMI and TIB\_CM) or from *Z. aurita* (COR\_AM). Two characters on the humerus (HUM\_CH) and carpometacarpus (CMC\_FAU2) distinguish *Z. asiatica* and *Z. aurita* from *Z. auriculata* and *Z. macroura*.

Overall, our measurements evince five size categories: large (*P. inornata* and *P. squamosa*) and small pigeons (*P. leucocephala*), large (*Geotrygon* spp., *Z. asiatica* and *Z. aurita*), medium (*Z. macroura* and *Z. auriculata*), and small doves (*C. passerina*). Independent of the skeletal element considered, *Columbina passerina* is always the smallest species and no overlap in size can be observed with the other Caribbean columbids. The position of the single *L. wellsii* specimen amongst medium or large doves varies between skeletal elements, indicating the need for additional data for this species. More specifically, this size ordering changes depending on body size, which varies as a function of the terrestrial habits of birds (Baptista *et al.*, 1997). Hence, the size and shape of complete pectoral (coracoideum and scapula) and wing bones (humerus, ulna and carpometacarpus) reliably separate large

and small pigeons from large and medium doves. For wing bones, *P. leucocephala* occupies an intermediate position between the large pigeons and the quail-doves, the latter being grouped with the large *Zenaida* (*Z. asiatica* and *Z. aurita*). The relative position of the *Geotrygon* changes according to the leg bones considered; the two large pigeons generally have longer femurs than *G. mystacea* and *G. montana*, with *P. leucocephala* grouped with the latter. The opposite is true for the tarsometatarsus, with the tibiotarsus occupying an intermediate position. Clear differences are also evident between these limb elements in terms of robusticity. The allometry evident between wing and leg bones of New World quail-doves (*Geotrygon*) compared to the other genera potentially reflects an adaptation to terrestrial behavior (Wetmore, 1922; Baptista *et al.*, 1997).

When compared with data provided by Goldberg (1999), several minor metrical differences emerge. The place of *Geotrygon* within Antillean columbids in our study also differs from that reported by Steadman *et al.* (1984b), except for the femur and tarsometatarsus. This discrepancy potentially reflects different populations in the two samples, as our *Geotrygon mystacea* and *G. montana* specimens come uniquely from the Guadeloupe Islands while the Smithsonian Institute *G. montana* sample used by Steadman *et al.* (op. cit.) includes numerous continental specimens. These difference could also reflect a limited sample that underestimates intra-specific variability.

The precise origin of each specimen in this study (Appendix A) and associated metric data (Appendices C, D, G, I, L, N, P, R, T) can be integrated in future studies to better identify potential regional variability in Columbidae.

## CONCLUSIONS

The morphometric analysis of the postcranial skeleton of the main Caribbean pigeons and doves demonstrates identifying avian remains to species can be difficult even with a large modern osteological sample. The five size classes identified and 42 diagnostic characters described in our study reliably distinguish skeletal elements of different columbid species. Combining several characters and measurements on complete bones will undoubtedly help in the determination of columbid remains recovered from archaeological and paleontological deposits, especially those from sites excavated in the French West Indies over the past 60 years.

## ACKNOWLEDGEMENTS

Funding to this study was provided by the ECSIT Project: “Écosystèmes insulaires tropicaux, réponse de la faune indigène terrestre de Guadeloupe à 6 000 ans d’anthropisation du milieu”, conducted by the CNRS with a financial support from the European PO-FEDER program (grant n° 2016–FED–503), the Guadeloupe Regional Council, the DAC of Guadeloupe (PCR Extinctions), and the CNRS (SEEG ECSIT). Many thanks are due to the curators and staff of the different museums: A. Kratter, J-L. Bernos, S. Guimarães, C. Lefèvre, C. Milensky, D. Steadman, J. White and T. Webber. Thanks are also due to M. Bessou, D. Cochard, C. Haget, R. Ledevin, E. Pubert and S. Renou for their technical support; V. Conche and N. Jeantet for the 3D modeling. We would also like to thank Anna Rufà Bonache for the Spanish translation of the abstract and Brad Gravina for the English editing and constructive comments. We also thank the editor and two anonymous reviewers who provided constructive feedback and comments on this paper and J. Orihuela for his bibliographical help concerning the Cuban material.

## LITERATURE CITED

- Arredondo, O. 1984. Sinopsis de las aves halladas en depósitos fasilíferos Pleisto-Holocénicos de Cuba. *Reporte de Investigación del Instituto de Zoología*, 17: 1–35.
- Baptista, L. F., P. W. Trail, & H. M. Horblit. 1997. Family Columbidae (pigeons and doves), (pp. 60–243) *In*: del Hoyo, J., A. Elliott & J. Sargatal (Eds.). *Handbook of the birds of the world. Vol. 4: Sandgrouse to cuckoos*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Baumel, J. J., & L. M. Witmer. 1993. Osteologia (pp. 45–132). *In*: Baumel, J. J., A. S. King, J. E. Breazile, H. E. Evans & J. C. Vanden Berge (Eds.). *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*, Publications of the Nuttall Ornithological Club, NO. 23, Cambridge.
- Brodkorb, P. 1959. Pleistocene birds from New Providence Island, Bahamas. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 4: 349–371.
- Driesch von den, A. 1976. *A guide to the measurements of animal bones from archaeological sites*. Peabody Museum Bulletin, Vol. 1. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University, Cambridge, 138 pp.
- Fick, O. K. W. 1974. *Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen europäischer Taubenarten*. Inaugural-Dissertation, Ludwig-Maximilians-Universität, München, 93 pp.
- Gibbs, D., E. Barnes, & J. Cox. 2001. *Pigeons and doves: a guide to the pigeons and doves of the world*, Yale University Press, New Haven, CT, 616 pp.
- Goldberg, P. M. 1999. Statistical comparisons of the osteology of Southwestern Columbidae. *Journal of archaeological science*, 26 (12): 1459–1471.
- Grouard, S. 2001. *Subsistance, systèmes techniques et gestion territoriale en milieu insulaire antillais précolombien: exploitation des vertébrés et des crustacés aux époques Saladoïdes et Troumassoïdes de Guadeloupe (400 av. JC à 1500 ap. JC)*. Dissertation presented for the Graduate School, University of Paris.
- Grouard, S. 2013. Chasses, pêches et captures de faunes vertébrées et crustacées des occupations côtières récentes du Sud de la Martinique (Saladoïde récent, Vè siècle Ap. J.-C. - Suazoïde récent, XVè s. ap. J.-C.) (pp. 115–161). *In*: Bérard B. (Ed.). *Martinique, terre amérindienne. Une approche pluridisciplinaire*. Sidestone Press, Leiden.
- Jiménez-Vázquez, O. 2001. Registros ornitológicos en residuarios de dieta de los aborígenes precerámicos cubanos. *El Pitirre*, 14: 120–126.
- Jiménez-Vázquez, O., & R. Arrazcaeta. 2008. Las aves en la arqueología histórica de La Habana Vieja. *Boletín del Gabinete de Arqueología*, 7: 17–29.
- Jiménez-Vázquez, O., & R. Arrazcaeta. 2015. Las aves y su relación con las culturas precolombinas de Cuba. *Boletín del Gabinete de Arqueología*, 11: 141–157.
- Livezey, B. C., & R. L. Zusi. 2006. Phylogeny of Neornithes. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, 37: 1–544.

- Newsom, L. A., & E. S. Wing. 2004. *On land and sea: Native American uses of biological resources in the West Indies*. University of Alabama Press, Tuscaloosa, 344 pp.
- Olson, S. L. 2011. The fossil record and history of doves on Bermuda (Aves: Columbidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 124: 1–6.
- Olson, S. L., & W. B. Hilgartner. 1982. Fossil and subfossil birds from the Bahamas. In S. L. Olson, (Ed.). *Fossil vertebrates from the Bahamas*. Smithsonian Institution Press, Washington. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 48: 25–55.
- Olson, S. L., & J. W. Wiley. 2016. The Blue-headed Quail-Dove (*Starnoenas cyanocephala*): an Australasian dove marooned in Cuba. *The Wilson Journal of Ornithology*, 128: 1–21.
- Orihuela, J., L. Pérez Orozco, J. L. Álvarez Licourt, R. A. Viera Muñoz, & C. Santana Barani, 2020. Late Holocene land vertebrate fauna from Cueva de los Nesofontes, Western Cuba: stratigraphy, last appearance dates, diversity and paleoecology. *Palaeontologia Electronica* 23 (3): a57: doi: 10.26879/995.
- Pregill, G. K., D. W. Steadman, & D. R. Watters. 1994. *Late quaternary vertebrate faunas of the Lesser Antilles: historical components of Caribbean biogeography*, 51 pp.
- Raffaele, H. A., J. Wiley, O. H. Garrido, A. Keith, & J. I. Raffaele. 2003. *Birds of the West Indies*, Princeton University Press, Princeton, NJ, 231 pp.
- Steadman, D. W., & J. Franklin. 2020. Bird populations and species lost to Late Quaternary environmental change and human impact in the Bahamas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117: 26833–26841.
- Steadman, D. W., G. K. Pregill, & S. L. Olson. 1984a. Fossil vertebrates from Antigua, Lesser Antilles: Evidence for late Holocene human-caused extinctions in the West Indies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 81: 4448–4451.
- Steadman, D. W., D. R. Watters, E. J. Reitz, & G. K. Pregill. 1984b. Vertebrates from archaeological sites on Montserrat, West Indies. *Annals of the Carnegie Museum of Natural History*, 53: 1–29.
- Tellkamp, M. P. 2005. *Prehistoric exploitation and biogeography of birds in coastal and Andean Ecuador*. Dissertation presented for the Graduate School, University of Florida.
- Tomek, T., & Z. M. Bochenski. 2009. *A key for the identification of domestic bird bones in Europe: Galliformes and Columbiformes*, Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Krakow, 111 pp.
- Van der Klift, H. M. 1992. Faunal remains of the Golden Rock site (pp. 74–84). In: Versteeg A. H., & K. Schinkel (Eds.). *The archaeology of ST. Eustatius, the Golden Rock site*. Publication of the Foundation for Scientific Research in the Caribbean Region, Amsterdam, The Netherlands.
- Wells, J., & A. Wells. 2001. Pigeons and Doves (pp. 319–325). In: Elphick, C., J. Dunning, & D. Sibley (Eds.). *The Sibley Guide to Bird Life and Behavior*. New York: Alfred A. Knopf.

- Wetmore, A. 1920. Five new species of birds from cave deposits in Porto Rico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 33: 77–82.
- Wetmore, A. 1922a. Bird remains from the caves of Porto Rico. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 46: 297–333.
- Wetmore, A. 1922b. Remains of birds from caves in the republic of Haiti. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 74: 1–4.
- Wetmore, A. 1925. Another record of birds from the Island of St. Croix. *The Auk*, 42 (3): 446.
- Wetmore, A. 1937. Bird remains from cave deposits on Great Exuma Island in the Bahamas. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 80: 427–441.
- Wiley, J. W. 1991. Ecology and behavior of the Zenaida Dove. *Ornitologia Neotropical*, 2 (2): 49–75.
- Worthy, T. H. 2001. A giant flightless pigeon gen. et sp. nov. and a new species of *Ducula* (Aves: Columbidae), from Quaternary deposits in Fiji. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 31 (4): 763–794.

[Recibido: 6 de enero, 2021. Aceptado para publicación: 22 de mayo, 2021]

## APPENDIX A

Modern comparative specimens. (F) female and (M) male. Unavailable data is indicated by a dash, 3D-models with an asterisk

Taxon	Catalog Number	Sex	Age	Locality
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA-O-442	F	Adult	Saint Martin
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA-O-443	-	Adult	Saint Martin
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA-O-486	M	Adult	Basse-Terre
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA-O-487	F	Adult	Basse-Terre
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA-O-704	M	Subadult	Basse-Terre
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA-O-705	-	Adult	Basse-Terre
<i>Patagioenas squamosa</i>	MEC 041112-E	-	-	Guadeloupe
<i>Patagioenas squamosa</i>	MEC 100513-A	-	-	Marie-Galante
<i>Patagioenas squamosa</i>	USNM 225865	F	-	Haiti
<i>Patagioenas squamosa</i>	USNM 501768	M	-	Puerto Rico
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA-O-493	M	Adult	Grande-Terre
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA-O-706	-	Adult	Marie-Galante
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA-O-821	M	Adult	Basse-Terre
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA-O-822	M	Adult	Basse-Terre
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA-O-970	M	Adult	Grande-Terre
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA-O-1065	F	Adult	Grande-Terre
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA-O-1066	F	Adult	Grande-Terre
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA-O-1117	-	Adult	Saint Barthélemy
<i>Patagioenas leucocephala</i>	MEC 171112-C	-	-	Marie-Galante
<i>Patagioenas leucocephala</i>	USNM 554982	M	-	Antigua
<i>Patagioenas leucocephala</i>	USNM 556833	M	-	Bahamas
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 7021	-	-	Jamaica
<i>Patagioenas inornata</i> *	USNM 226458	M	-	Dominican Republic
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 289629	M	-	Haiti
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 289630	M	-	Haiti
<i>Patagioenas inornata</i> *	USNM 290977	F	-	Haiti
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 292505	F	-	Haiti
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 292506	F	-	Haiti
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 582879	F	-	Puerto Rico
<i>Columbina passerina nigrirostris</i>	MEC 041112-A	-	Adult	Guadeloupe
<i>Columbina passerina nigrirostris</i>	PACEA-O-904	-	Adult	Guadeloupe
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA-O-492	M	Adult	Basse-Terre
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA-O-847	F	Adult	Basse-Terre
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA-O-1055	M	Adult	Grande-Terre
<i>Geotrygon montana</i> *	MNHN-ZO-AC-1993-116	F	Adult	Locality Unknown
<i>Geotrygon montana</i>	MEC 150414-A	-	-	Guadeloupe
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 290993	F	-	Haiti

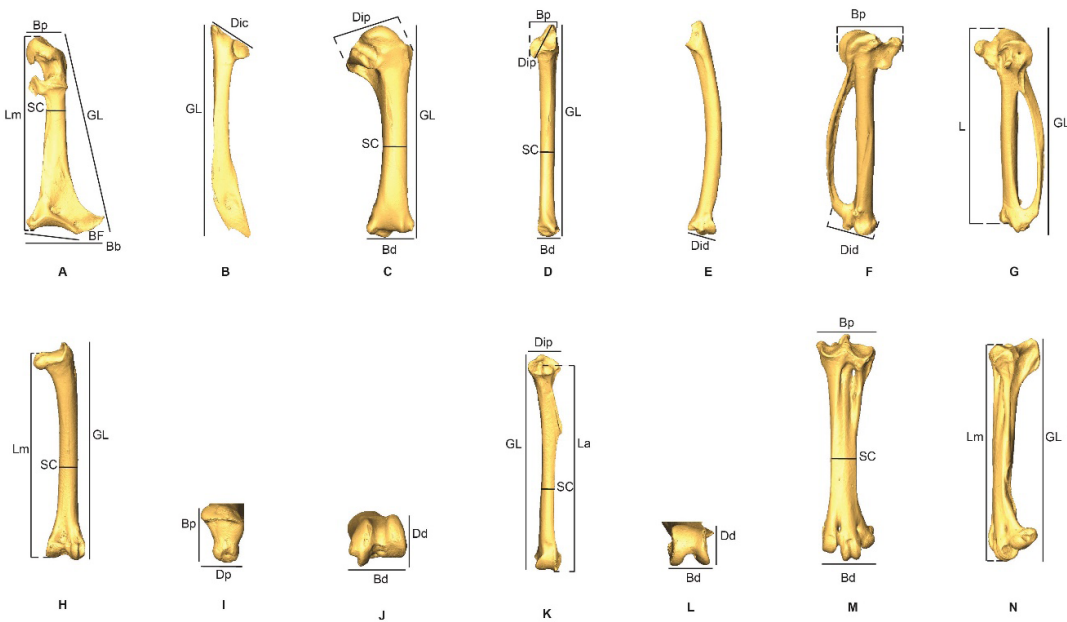


<b>Taxon</b>	<b>Catalog Number</b>	<b>Sex</b>	<b>Age</b>	<b>Locality</b>
<i>Geotrygon chrysia</i> *	USNM 292518	F	-	Haiti
<i>Geotrygon chrysia</i>	USNM 292519	F	-	Haiti
<i>Geotrygon chrysia</i>	USNM 318870	M	-	Haiti
<i>Geotrygon chrysia</i>	USNM 554602	F	-	Dominican Republic
<i>Geotrygon chrysia</i> *	MNHN-ZO-AC-1931-525	M	Adult	Locality Unknown
<i>Geotrygon chrysia</i>	UF 49970	F	Adult	Bahamas
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA-O-494	-	Adult	Basse-Terre
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA-O-713	-	Adult	Marie-Galante
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA-O-766	-	Adult	Marie-Galante
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA-O-858	M	Adult	Guadeloupe
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA-O-1085	M	Adult	Guadeloupe
<i>Geotrygon mystacea</i>	MEC 041112-I	-	-	Guadeloupe
<i>Leptotila wellsi</i> *	NHMUK-ZOO-1898.9.20.1	M	Adult	Tobago
<i>Zenaida asiatica asiatica</i> *	PACEA-O-707	F	Adult	Guadeloupe
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA-O-1004	F	Adult	Grande-Terre
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA-O-1013	-	Adult	Grande-Terre
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA-O-1061	M	Adult	Grande-Terre
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA-O-1062	F	Adult	Grande-Terre
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA-O-1063	F	Adult	Grande-Terre
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA-O-1064	F	Adult	Grande-Terre
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	USNM 553875	-	Adult	Florida
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA-O-430	-	Adult	Basse-Terre
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA-O-440	F	Adult	Saint Martin
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA-O-441	M	Subadult	Saint Martin
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA-O-448	M	Adult	Martinique
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA-O-449	M	Adult	Martinique
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA-O-708	-	Adult	Basse-Terre
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA-O-709	M	Adult	Basse-Terre
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA-O-710	-	Subadult	Guadeloupe
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA-O-795	M	Adult	Grande-Terre
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA-O-865	-	Adult	Guadeloupe
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA-O-987	-	Adult	Guadeloupe
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA-O-995	-	Adult	Guadeloupe
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA-O-996	-	Adult	Guadeloupe
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA-O-1001	-	Adult	Guadeloupe
<i>Zenaida aurita aurita</i>	MEC 130513-G	-	-	Guadeloupe

## Appendix A. Continuation

Taxon	Catalog Number	Sex	Age	Locality
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA-O-495	-	Adult	Martinique
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA-O-496	-	Adult	Martinique
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA-O-497	-	Subadult	Martinique
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA-O-498	M	Adult	Martinique
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA-O-499	-	Adult	Martinique
<i>Zenaida macroura</i>	PACEA-O-963	M	-	United States
<i>Zenaida macroura</i>	USNM 622529	F	-	Florida

## APPENDIX B



Measurements of the Columbigae modified from von den Driesch (1976). A, coracoideum in dorsal view; B, scapula in lateral view; C, humerus in caudal view; D–E, ulna in cranial and ventral views; F–G, carpometacarpus in dorsal and ventral views; H–J, femur in caudal, proximal and distal views; K–L, tibiotarsus in caudal and distal views; M–N, tarsometatarsus in dorsal and medial views. Abbreviations: Bb, (greatest) basal breadth; Bd, breadth of the distal end; BF, breadth of facies articularis basalis; Bp, breadth of the proximal end; Dd, depth of the distal end; Dic, (greatest) cranial diagonal; Did, diagonal of the distal end; Dp, (greatest) depth of the proximal end; Dip, (greatest) diagonal of the proximal end; GL, greatest length; L, length of the metacarpus II; La, axial length; Lm, medial length; Sc, smallest breadth of the corpus.

APPENDIX C

Measurements (in mm) for Columbidae. Unavailable data is indicated by a dash, 3D-models with an asterisk. See Appendix B for significance of the measurements

	<i>Patagioenas squamosa</i>				<i>P. leucocephala</i>				<i>P. inornata</i>				<i>Columbina passerina</i>				<i>Georgon montana</i>				<i>G. chysia</i>				<i>G. mystacea</i>						
	n	min	max	mean	n	min	max	mean	n	min	max	mean	n	min	max	mean	n	min	max	mean	n	min	max	mean	n	min	max	mean	n	min	max
COR GL	5	35.5	38.5	37.1	8	32.5	35.1	33.3	8	35.6	40.0	37.5	1	-	-	15.7	3	29.9	31.2	30.4	3	28.9	29.7	29.3	4	29.8	33.2	31.7			
Lm	4	34.9	37.0	36.0	8	31.4	33.7	32.0	-	-	-	-	1	-	-	15.4	3	29.0	30.2	29.6	-	-	-	-	4	29.1	32.8	31.1			
Bp	6	7.2	7.7	7.5	8	6.1	6.9	6.5	3	7.9	8.5	8.1	1	-	-	3.3	3	5.4	5.8	5.6	-	-	-	-	5	5.5	5.9	5.7			
SC	4	3.5	3.9	3.7	8	3.0	3.6	3.3	-	-	-	-	1	-	-	1.7	2	2.5	3.0	2.7	-	-	-	-	5	2.7	3.1	2.9			
Bb	5	13.5	14.7	13.9	8	11.9	13.8	12.9	-	-	-	-	1	-	-	6.4	4	10.3	11.9	11.0	-	-	-	-	6	11.6	13.0	12.3			
BF	5	7.9	10.7	9.3	8	8.3	9.5	8.9	-	-	-	-	1	-	-	4.5	4	6.5	7.8	7.3	-	-	-	-	6	7.6	9.2	8.5			
SCA GL	2	43.4	46.0	44.7	2	41.3	41.9	41.6	1	-	-	46.2	1	-	-	20.4	2	36.9	37.2	37.1	-	-	-	-	2	39.9	41.5	40.7			
Dic	6	8.7	9.8	9.2	10	7.5	9.0	8.2	6	8.9	10.2	9.5	1	-	-	4.2	4	7.1	7.8	7.5	4	7.0	7.6	7.4	5	7.2	7.9	7.5			
HUM GL	7	44.8	49.4	47.1	10	41.3	44.6	42.3	6	44.9	49.1	47.3	1	-	-	19.0	3	35.3	37.1	36.1	4	34.9	36.6	35.6	5	35.5	39.1	38.0			
Dip	6	15.3	17.1	16.1	8	13.3	14.7	14.0	-	-	-	-	1	-	-	3.8	3	11.8	12.4	12.1	-	-	-	-	5	11.9	13.8	12.8			
SC	6	4.6	5.3	5.1	8	4.3	4.9	4.6	-	-	-	-	1	-	-	2.3	3	3.9	4.4	4.1	-	-	-	-	5	4.0	4.2	4.1			
Bd	6	11.2	11.8	11.4	8	9.8	10.4	10.0	-	-	-	-	1	-	-	4.8	3	8.9	9.3	9.1	-	-	-	-	5	8.6	10.2	9.4			
ULN GL	5	52.4	58.3	55.3	6	48.8	52.5	50.0	5	52.7	56.9	54.7	1	-	-	22.6	3	42.0	44.1	42.9	4	40.1	42.2	41.1	5	41.2	45.9	44.1			
Dip	5	8.1	9.4	8.6	6	7.0	8.2	7.8	-	-	-	-	1	-	-	4.0	4	6.4	7.4	6.9	-	-	-	-	5	6.6	7.6	7.2			
Bp	5	7.0	7.9	7.4	6	6.4	6.8	6.6	-	-	-	-	1	-	-	3.2	4	5.6	6.1	5.8	-	-	-	-	5	5.6	6.7	6.1			
SC	5	3.3	3.5	3.5	6	3.1	3.3	3.1	-	-	-	-	1	-	-	1.5	4	2.6	2.8	2.7	-	-	-	-	5	2.8	2.9	2.8			
Bd	4	5.7	6.4	6.1	6	5.3	6.0	5.6	-	-	-	-	1	-	-	2.8	3	4.9	5.1	5.0	-	-	-	-	5	4.9	5.5	5.1			
Did	4	6.6	7.1	6.9	6	5.8	6.4	6.0	-	-	-	-	1	-	-	3.0	3	5.1	5.3	5.2	-	-	-	-	5	5.0	6.0	5.5			
CMC GL	7	31.6	35.2	32.8	9	29.4	32.4	30.8	6	31.4	35.5	33.8	1	-	-	13.0	4	24.0	24.9	24.3	4	24.0	25.7	24.7	6	24.6	27.3	26.3			
L	6	30.8	34.3	32.3	8	28.4	31.5	29.7	-	-	-	-	1	-	-	12.3	3	23.3	24.6	23.8	-	-	-	-	5	23.8	26.0	25.4			
Bp	6	8.9	9.7	9.2	8	8.4	8.9	8.5	-	-	-	-	1	-	-	3.6	4	7.1	7.4	7.2	-	-	-	-	6	7.4	8.4	7.8			
Did	6	5.6	5.9	5.7	8	5.1	5.8	5.4	-	-	-	-	1	-	-	2.6	4	4.1	5.0	4.6	-	-	-	-	5	4.1	5.0	4.6			
FEM GL	5	39.9	44.2	41.8	10	36.1	39.7	37.8	8	39.2	44.1	41.5	1	-	-	19.4	4	36.4	39.4	37.4	5	33.1	35.5	34.4	5	36.0	40.3	38.8			
Lm	6	37.9	42.6	40.3	9	34.4	38.2	36.2	-	-	-	-	1	-	-	18.5	4	34.6	37.6	35.5	-	-	-	-	5	33.9	38.2	36.6			
Bp	6	8.1	8.7	8.4	9	7.0	7.7	7.3	-	-	-	-	1	-	-	3.5	4	6.9	7.2	7.0	-	-	-	-	5	7.2	7.7	7.4			
Dp	6	5.2	5.5	5.3	9	4.5	5.1	4.8	-	-	-	-	1	-	-	2.3	4	4.1	4.5	4.2	-	-	-	-	5	4.3	4.7	4.5			
SC	6	3.4	3.7	3.5	8	2.9	3.4	3.1	-	-	-	-	1	-	-	1.7	4	2.8	3.0	2.9	-	-	-	-	5	2.9	3.3	3.1			
Bd	7	7.1	7.9	7.4	8	6.2	7.1	6.6	-	-	-	-	1	-	-	3.3	4	6.4	6.8	6.6	-	-	-	-	6	6.6	7.3	7.1			
Did	6	6.0	6.4	6.2	7	5.4	5.9	5.5	-	-	-	-	1	-	-	2.7	3	5.2	5.8	5.4	-	-	-	-	5	5.6	6.0	5.7			
TIB GL	6	52.4	56.8	54.9	8	47.9	52.0	48.9	6	52.6	56.4	54.8	2	26.9	27.2	27.1	2	56.6	58.5	57.6	4	49.3	53.4	51.3	5	52.9	59.1	56.9			
La	6	51.5	55.9	54.3	8	47.4	51.2	48.3	-	-	-	-	2	26.7	26.8	26.7	2	56.0	57.8	56.9	-	-	-	-	5	52.2	58.5	56.2			
Dip	6	7.6	8.0	7.8	8	6.7	7.5	6.9	-	-	-	-	2	3.6	3.9	3.8	2	7.3	7.4	7.3	-	-	-	-	4	7.5	8.8	8.1			
SC	6	3.1	3.5	3.2	8	2.7	3.0	2.9	-	-	-	-	2	1.3	1.4	1.3	2	2.5	2.5	2.5	-	-	-	-	5	2.4	3.0	2.7			
Bd	6	6.3	6.8	6.6	8	5.7	6.2	5.9	-	-	-	-	2	2.8	2.8	2.8	2	5.5	5.6	5.6	-	-	-	-	5	5.5	6.1	5.8			
Did	6	6.3	6.7	6.5	8	5.7	6.0	5.8	-	-	-	-	2	2.8	3.0	2.9	2	5.9	6.5	6.2	-	-	-	-	5	5.6	6.3	6.0			
TMT GL	7	27.5	29.9	28.5	9	24.8	27.2	25.8	6	27.1	30.2	28.7	1	-	-	15.3	4	34.8	37.9	35.7	4	28.9	31.1	30.0	6	31.4	36.0	34.2			
Bp	7	7.2	7.5	7.3	9	6.4	6.8	6.6	-	-	-	-	1	-	-	3.3	4	6.4	6.7	6.6	-	-	-	-	6	6.2	7.0	6.5			
SC	6	3.5	3.7	3.6	9	3.0	3.2	3.1	-	-	-	-	1	-	-	1.7	4	2.2	2.5	2.4	-	-	-	-	6	2.5	2.7	2.6			
Bd	7	7.0	8.0	7.3	9	6.0	6.7	6.4	-	-	-	-	1	-	-	3.8	4	6.7	7.0	6.8	-	-	-	-	6	6.7	7.7	7.0			



		<i>Leptotilia wellsi</i> * <i>Zenaidia asiatica</i>					<i>Z. aurita</i>					<i>Z. auriculata</i>					<i>Z. macroura</i>					
		n	min	max	mean	n	min	max	mean	n	min	max	mean	n	min	max	mean	n	min	max	mean	
COR	GL	1	25.7																			
	Lm	1	24.4																			
	Bp	1	4.7																			
	SC	1	2.5																			
	Bd	1	10.0																			
SCA	GL	1	6.6																			
	Dic	1	33.5																			
	GL	1	6.3																			
	Dhp	1	37.5																			
	SC	1	9.5																			
HUM	GL	1	3.4																			
	Dhp	1	7.6																			
	GL	1	36.9																			
	Dhp	1	6.7																			
	Bp	1	4.6																			
UIN	GL	1	2.2																			
	Dhp	1	4.8																			
	Bd	1	5.0																			
	Dhd	1	5.0																			
	GL	1	22.2																			
CMC	L	1	21.7																			
	Bp	1	6.2																			
	Dhd	1	4.1																			
	GL	1	32.2																			
	Lm	1	29.8																			
FEM	Bp	1	5.6																			
	Dp	1	4.1																			
	SC	1	2.4																			
	Bd	1	5.2																			
	Dd	1	4.3																			
TIB	GL	1	47.2																			
	La	1	46.7																			
	Dhp	1	6.5																			
	SC	1	2.4																			
	Bd	1	4.7																			
TMT	Dd	1	4.2																			
	GL	1	28.5																			
	Bp	1	5.3																			
	SC	1	2.1																			
	Bd	1	5.1																			

## APPENDIX D

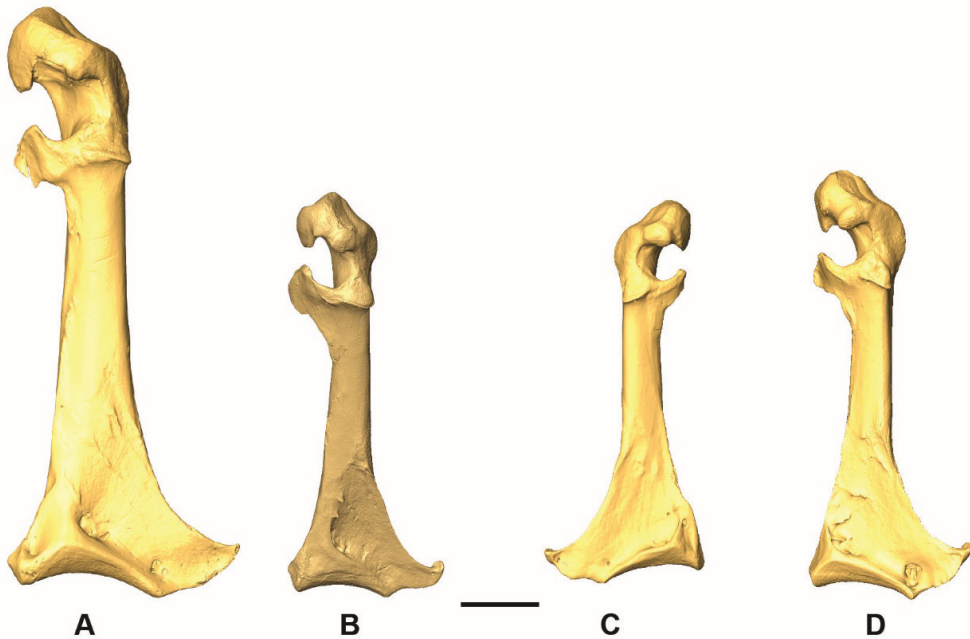
Measurements (in mm) and characters of coracoid from modern specimens (character states see Fig. 2). Unavailable data is indicated by a dash, 3D-models with an asterisk

Taxon	Catalog_Number	GL	Lm	Bp	Sc	Bb	BF	COR_FAH	COR_FAC	COR_PN	COR_TC	COR_PA	COR_FAS	COR_AM
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 442	36.1	349	7.2	3.9	-	8.3	A	A	A	A/B	A/B	B	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 443	35.5	-	7.5	3.8	-	-	A	A	A	A/B	A	-	-
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 486	38.3	370	7.5	3.6	13.8	9.5	A	A	A	C	A	B	A/B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 487	-	-	7.6	-	13.8	10.7	B	A	A	C	A	A	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 704	-	-	7.3	-	13.5	10.3	A	A	A	A/B	A	A	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 705	37.2	354	7.7	3.5	13.6	7.9	A	A	A	B	A/B	A	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	MEC 041112 E	-	-	-	-	-	-	A	A	A	B	A	B	-
<i>Patagioenas squamosa</i>	MEC 100513 A	38.5	367	-	-	14.7	10.8	A	A	A	B	A	B	-
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 493	32.8	31.4	6.1	3.2	12.5	9.1	A	C	A	B	B	B	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 706	32.7	31.6	6.6	3.3	11.9	8.6	A	A	A	C	A/B	B	A/B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 821	32.7	31.4	6.6	3.0	12.3	8.3	A	A	C	A/B	A/B	B	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 822	-	-	6.3	3.4	13.0	8.6	A	A	A	B	-	B	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 970	33.2	32.0	6.9	3.6	13.1	8.7	A	A	A	B	A/B	B	A/B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1065	32.5	31.4	6.6	3.2	12.5	9.1	A	A	A	B	A/B	A	A/B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1066	33.4	31.7	6.8	3.2	-	-	A	A	A	C	B	B	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1117	35.1	33.7	6.6	3.6	13.7	9.5	A	A	A	A	A	A	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	MEC 171112 C	34.3	33.0	-	-	13.8	10.2	A	A	A	B	B	B	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 7021	40.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 226458	38.0	-	-	-	-	-	B	A	A	C	B	A/B	A
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 289629	37.9	-	8.0	-	-	-	D	D	B/C	B	B	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 289630	38.0	-	8.5	-	-	-	-	D	D	B	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 290977	36.6	-	-	-	-	-	B	A	A	C	B	A/B	A
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 292505	36.9	-	-	-	-	-	A	A	A	C	B	A	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 292506	35.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 582879	36.9	-	7.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Columbina passerina nigrirostris</i>	MEC 041112 A	15.7	15.4	3.3	1.7	6.4	4.5	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 492	-	-	5.4	-	7.7	A	A	A	B	B/C	A	A	A/B
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 847	30.0	29.0	5.5	2.5	10.3	6.5	A	A	A/B	C	A	B	A/B
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 1055	31.2	30.2	5.8	3.0	11.9	7.8	A	A	A/B	B/C	A	A	A/B
<i>Geotrygon montana</i>	MNHN ZO AC 1993_116	-	-	-	-	-	-	A	A	A/B	C	A	A	A
<i>Geotrygon montana</i>	MEC 150414 A	30.3	29.6	-	-	11.1	6.6	A	D	B	C	B	A	A
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 290993	29.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 292518	29.2	-	-	-	-	-	B	D	D	B	A	B	B
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 292519	28.9	-	-	-	-	-	-	D	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysis</i>	MNHN ZO AC 1931_525	-	-	-	-	-	-	B	D	D	B	A/B	A	A
<i>Geotrygon chrysis</i>	UF 49970	-	-	-	-	-	-	A	D	D	C	A/B	A	A
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 494	29.7	29.1	5.5	2.8	11.6	7.6	B	A	D	C	A	B	A
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 713	31.7	31.0	5.5	2.8	11.8	8.5	A	A	D	C	A	A	A/B
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 766	32.0	31.4	5.9	2.8	12.4	9.2	B	A	D	C	A	B	A
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 858	-	-	5.7	2.7	11.9	8.5	A	A	D	C	A	B	A
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 1085	33.2	32.8	5.9	3.1	12.9	9.0	A	A	D	B	A	B	B
<i>Geotrygon mystacea</i>	MEC 041112 I	-	-	-	-	13.0	8.5	-	A	-	-	A	-	-

Taxon	Catalog Number	GL	Lm	Bp	Sc	Bb	Bf	COR_FAH	COR_FAC	COR_PN	COR_TC	COR_PA	COR_FAS	COR_AM
<i>Leptotilla wellsi</i> *	NHMUK_ZOO_1898_9_20_1	25.7	24.4	4.7	2.5	10.0	6.6	A	B	D	B	B	B	A/B
<i>Zenaidia asiatica asiatica</i>	PACEA O 707	283	27.4	6.0	2.9	11.4	7.9	B	B	D	A	B	A	A
<i>Zenaidia asiatica asiatica</i>	PACEA O 1004	29.0	28.2	5.6	3.1	11.8	8.3	B	D	D	A	B	A	A
<i>Zenaidia asiatica asiatica</i>	PACEA O 1013	27.9	26.8	6.2	2.8	10.8	7.3	B	D	D	A	B	A	A
<i>Zenaidia asiatica asiatica</i>	PACEA O 1061	29.2	28.4	7.0	3.3	11.9	8.2	B	D	D	A	B	A	A
<i>Zenaidia asiatica asiatica</i>	PACEA O 1062	28.0	27.6	5.4	2.8	11.2	7.6	B	D	D	B	B	A	A
<i>Zenaidia asiatica asiatica</i>	PACEA O 1063	28.8	27.6	5.9	3.1	11.2	7.6	B	B	D	B	B	A	A
<i>Zenaidia asiatica asiatica</i>	PACEA O 1064	29.2	28.4	5.6	3.0	11.2	7.7	B	D	D	A	B	A	A
<i>Zenaidia asiatica</i>	USNM 553875	27.5	-	-	-	-	-	-	-	-	B	-	-	-
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	PACEA O 430	29.1	28.0	5.7	2.7	11.5	7.9	B	D	D	C	A	B	B
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	PACEA O 440	27.2	25.9	5.6	2.8	11.0	7.8	B	B	D	B	B	B	B
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	PACEA O 441	-	25.2	5.0	2.4	-	6.6	B	B	D	C	A	B	B
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	PACEA O 448	27.0	25.2	5.5	2.7	11.1	8.9	B	B/D	D	B	A	B	B
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	PACEA O 449	28.0	27.2	5.5	2.8	11.2	8.9	B	B	D	B	A/B	B	A/B
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	PACEA O 708	26.6	25.1	5.5	3.0	11.1	7.3	B	D	D	C	A	B	B
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	PACEA O 709	27.7	26.8	5.6	2.7	11.1	7.5	B	D	D	B	A/B	B	A/B
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	PACEA O 710	28.2	26.9	5.6	2.8	11.2	7.9	B	D	D	B	B	B	B
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	PACEA O 795	27.4	26.3	5.9	3.0	11.1	7.2	B	B	D	B	B	B	B
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	PACEA O 865	27.0	25.9	5.3	2.7	10.8	6.5	B	B/D	D	B	A/B	B	B
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	PACEA O 987	-	25.0	4.9	2.6	-	7.1	B	B	D	C	A	B	B
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	PACEA O 995	26.9	25.6	5.6	2.8	11.4	-	B	B	C	C	B	B	A/B
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	PACEA O 996	-	25.8	5.5	3.0	-	-	B	B	D	C	B	B	B
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	PACEA O 1001	27.0	25.9	5.7	3.0	10.8	8.2	B	B	D	B	A	B	B
<i>Zenaidia aurita aurita</i>	MFC 130513 G	26.7	24.7	-	-	11.1	8.3	B	D	D	B/C	B	B	-
<i>Zenaidia auriculata stenura</i>	PACEA O 495	-	-	5.4	-	6.9	-	B	B	D	B	A	B	A/B
<i>Zenaidia auriculata stenura</i>	PACEA O 496	21.7	21.0	4.6	2.8	9.6	6.7	-	-	D	-	-	-	-
<i>Zenaidia auriculata stenura</i>	PACEA O 497	23.4	22.5	4.7	2.7	10.1	6.4	B	B	D	B	B	B	A/B
<i>Zenaidia auriculata stenura</i>	PACEA O 498	25.0	24.2	5.4	2.7	10.4	6.1	B	C	C	A	B	B	A/B
<i>Zenaidia auriculata stenura</i>	PACEA O 499	24.9	24.1	5.2	2.4	10.0	6.3	B	B	D	A	B	B	A/B
<i>Zenaidia macroura</i>	PACEA-O-963	25.7	24.6	5.7	3.1	11.0	9.0	B	B	D	B	B	B	A/B
<i>Zenaidia macroura</i>	USNM 622529	24.1	-	-	-	-	-	-	-	D	-	-	-	-



## APPENDIX E



3D – models of coracoidea in dorsal view. A, *Patagioenas inornata* USNM 226458; B, *Geotrygon montana* MNHN-ZO-AC-1993-116; C, *Leptotila wellsi* NHMUK-ZOO-1898.9.20.1; D, *Zenaida asiatica* PACEA-O-707. A-B, D, right side; C, left side. Scale bar equals 5 mm.

## APPENDIX F

Additional characters of the coracoideum.

The following omal characters allow distinguish *Geotrygon* from *Zenaida*.

In agreement with Olson and Hilgartner, in *G. chrysia*, the glenoid facet (facies articularis humeralis) in lateral view is smaller than in *Z. aurita* and the “scapular facet is not situated as far sternally on the shaft as *Z. aurita*” (Olson & Hilgartner, 1982 p. 35).

Two characters (shape of cotyla scapularis) are unreliable for identifying specimens to species due to the substantial variability of *Geotrygon* and *Zenaida*.

In dorsal view, the shape of cotyla scapularis is triangular in *Geotrygon* and uncharacteristic in *Zenaida* (irregular form, rounded or triangular).

In medial view, the cotyla scapularis is most often rounded in *G. montana* and straight in *Z. asiatica* and some individuals of *Z. aurita*.

In addition, the 2 distal characters are situated in the area of the facies articularis sternalis and the angulus medialis. The facies articularis sternalis of *G. montana* in sternal view is triangular in 60 % of specimens.

In medial view, the angulus medialis of *Z. asiatica* is often large with a symmetric rhomboid shape.

## LITERATURE CITED

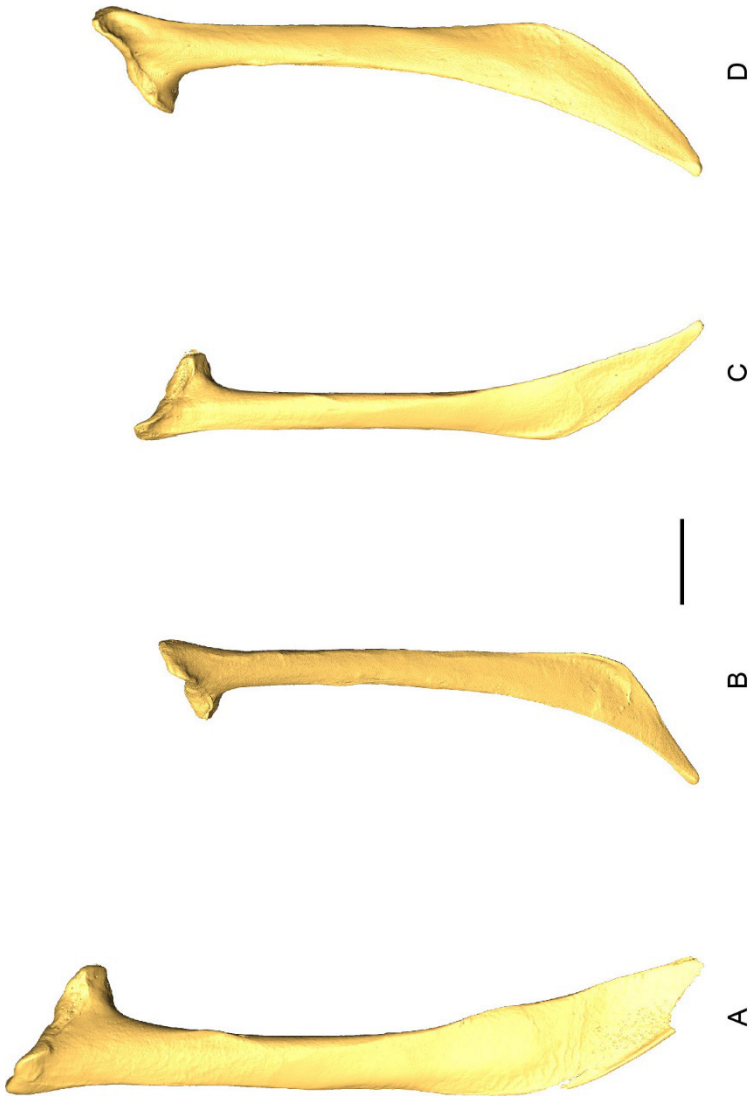
- Olson, S. L., & W. B. Hilgartner. 1982. Fossil and subfossil birds from the Bahamas (25–55). In: Olson, S. L. (Ed.). *Fossil vertebrates from the Bahamas*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 48.

## APPENDIX G

Measurements (in mm) and characters of scapula from modern specimens (character states see Fig. 6). Unavailable data is indicated by a dash, 3D-models with an asterisk

Taxon	Catalog Number	GL	Dic	SCA A	SCA PN	SCA MM
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 442	-	9.0	C	A	C
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 443	-	9.8	C	A	C
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 486	-	9.1	C	A	C
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 487	43.4	8.7	C	A	C
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 704	-	9.0	C	A	C
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 705	46.0	9.8	C	A	C
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 493	41.9	8.2	C	A	C
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 706	-	7.5	C	A	C
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 821	41.3	8.2	C	A	C
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 822	-	7.6	C	A	C
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 970	-	8.0	C	A	C
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1065	-	7.9	C	A	C
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1066	-	8.3	C	A	D
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1117	-	8.6	C	A	C
<i>Patagioenas leucocephala</i>	USNM 554982	-	9.0	-	-	-
<i>Patagioenas leucocephala</i>	USNM 556833	-	8.4	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 7021	-	10.2	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 290977	46.2	8.9	C	A	B/C
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 292505	-	9.5	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 292506	-	9.0	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 582879	-	9.7	-	-	-
<i>Columbina passerina nigrirrostris</i>	MEC 041112 A	20.4	4.2	-	-	-
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 492	-	7.6	B	B	A?
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 847	36.9	7.1	B	B	A
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 1055	-	7.8	B	B	A
<i>Geotrygon montana</i>	MNHN ZO AC 1993 116	-	-	B	B	B
<i>Geotrygon montana</i>	MEC 150414 A	37.2	7.6	-	-	-
<i>Geotrygon chrysia</i>	USNM 290993	-	7.5	-	-	-
<i>Geotrygon chrysia</i>	USNM 292518	-	-	B	B	D
<i>Geotrygon chrysia</i>	USNM 292519	-	7.6	-	-	-
<i>Geotrygon chrysia</i>	USNM 318870	-	7.4	-	-	-
<i>Geotrygon chrysia</i>	USNM 554602	-	7.0	-	-	-
<i>Geotrygon chrysia</i>	MNHN ZO AC 1931 525	-	-	-	B	D
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 494	-	7.2	B	B	C
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 713	-	7.6	B	B	C
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 766	-	7.4	B	B	D
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 858	39.9	7.7	B	B	C
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 1085	41.5	7.9	B	B	C
<i>Leptotila wellsi*</i>	NHMUK ZOO 1898 9 20 1	33.5	6.3	B	B	C
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 707	36.7	7.8	A	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1004	36.4	7.7	A	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1013	35.2	7.2	A	B	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1061	-	8.0	A	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1062	35.9	7.2	A	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1063	36.8	7.5	A	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1064	37.4	7.2	A	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 430	-	7.3	A	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 440	-	7.2	A	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 441	-	6.6	A	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 448	33.8	6.9	A	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 449	-	-	A	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 708	-	-	A	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 709	34.6	7.4	A	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 710	35.2	6.7	A	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 795	34.4	7.2	A	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 865	34.1	7.1	A	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 987	-	-	A	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 995	-	-	A	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 996	-	-	A	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 1001	-	7.4	A	B	B
<i>Zenaida auriculata</i>	PACEA O 495	32.0	6.7	A	B	B
<i>Zenaida auriculata</i>	PACEA O 496	-	6.2	A	B	A
<i>Zenaida auriculata</i>	PACEA O 497	32.5	6.5	A	B	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA O 498	32.4	6.9	A	B	B
<i>Zenaida auriculata</i>	PACEA O 499	32.3	6.8	A	B	B
<i>Zenaida macroura</i>	PACEA O 963	35.2	7.2	A	B	B

## APPENDIX H



3D-models of scapulae in medial view. A, *Patagioenas inornata* USNM 290977; B, *Geotrygon montana* MNHN-ZO-AC-1993-116; C, *Leptotila wellsi* NHMUK-ZOO-1898.9.20.1; D, *Zenaida asiatica* PACEA-O-707. B, D, right side; A, C, left side. Scale bar equals 5 mm.

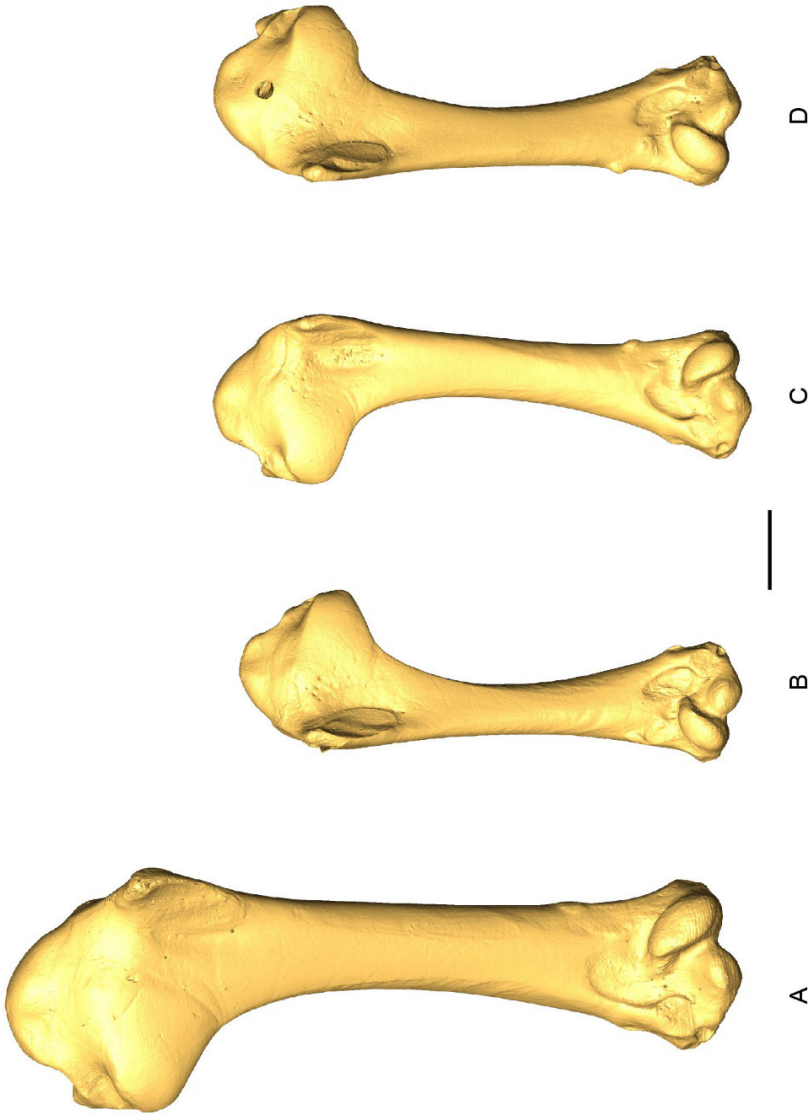
## APPENDIX I

Measurements (in mm) and characters of humerus from modern specimens (character states see Fig. 9). Unavailable data is indicated by a dash, 3D-models with an asterisk

Taxon	Catalog_Number	GL	Dip	Sc	Bd	HUM_CH	HUM_VN	HUM_ID	HUM_SLT	HUM_PSD	HUM_PF
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 442	47.4	15.8	5.1	11.2	A	A	C	B	A	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 443	47.2	16.3	5.2	11.2	A	A	-	B	B	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 486	49.4	17.1	5.3	11.8	A	A	A	B	A	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 487	44.9	15.3	5.2	11.7	A	A	A	B	A/B	B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 704	47.8	15.9	4.6	11.3	A	A	A	B	A/B	B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 705	48.1	16.1	5.2	11.3	A	A	A	B	B	A/B
<i>Patagioenas squamosa</i>	USNM 225865	44.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 493	42.8	14.2	4.7	9.9	A	A	A	A/B	A	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 706	41.9	13.3	4.3	10.0	A	A	A	B/C	A/B	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 821	41.7	13.9	4.7	10.2	A	A	A	A/B	A	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 822	42.3	13.7	4.6	10.2	A	A	C	B	A	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 970	42.8	13.7	4.7	9.8	A	A	A	A	A/B	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1065	42.0	14.7	4.9	9.8	A	A	A	A/B	A/B	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1066	41.8	14.1	4.6	10.4	A	A	A	B	A/B	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1117	42.0	14.4	4.6	9.9	A	A	A	B	A/B	A/B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	USNM 554982	44.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas leucocephala</i>	USNM 556833	41.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 226458	48.7	-	-	-	A	A	A	B/C	A/B	A
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 289629	47.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 289630	49.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 290977	46.3	-	-	-	B?	B	A	B	B	A
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 292505	46.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 292506	44.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Columbina passerina nigritrostris</i>	MEC 041112_A	19.0	6.8	2.3	4.8	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 492	35.3	11.8	4.0	9.1	B	A	-	B	A	-
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 847	35.8	12.4	3.9	8.9	B	A	B/D	B	A/B	D
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 1055	37.1	12.2	4.4	9.3	B	A	B	B	A	C
<i>Geotrygon montana</i>	MNHN ZO AC 1993 116	-	-	-	-	B	A	C/D	B	A	C
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 292518	34.9	-	-	-	A	A	A	A	A	D
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 292519	35.8	-	-	-	-	B	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 318870	36.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 554602	35.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysis</i>	MNHN ZO AC 1931 525	-	-	-	-	A	A	C/D	B	A	C
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 494	35.5	11.9	4.2	8.6	B	A	D	A	A	C
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 713	38.7	12.8	4.2	9.4	B	A	D	A	A	C/D
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 766	38.9	12.9	4.0	9.3	B	A	D	A	A	C
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 838	39.1	12.9	4.2	9.5	B	A	D	A	A	D
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 1085	-	13.8	-	10.2	-	A	D	A	A	C

Taxon	Catalog_Number	GL	Dip	Sc	Bd	HUM_CH	HUM_VM	HUM_TD	HUM_SLT	HUM_PSD	HUM_PF
<i>Leptotila wellsi*</i>	NHMUK_ZOO_1898_9_20_1	37.5	9.5	3.4	7.6	B	D	B	B	C	
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_707	35.3	13.0	4.0	8.6	A	C	B/D	A	B	C
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1004	35.4	12.2	3.8	8.2	A	C	B/D	A	B	C
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1013	34.1	12.7	3.9	8.4	A	C	B/D	A/B	B	C
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1061	35.9	13.2	4.2	8.8	A	C	B/D	B/C	A/B	C
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1062	35.4	12.8	3.9	8.6	A	C	B/D	A	A/B	C
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1063	35.4	12.7	3.9	8.8	A	C	B/D	A	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1064	35.4	12.8	3.9	8.6	A	C	B/D	A	B	-
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_430	37.0	12.6	4.1	8.7	A	C	D	B	B	C
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_440	34.8	12.0	4.0	8.6	A	C	B/D	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_441	34.2	11.4	3.4	8.2	A	C	B/D	B/C	B	D
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_448	34.8	12.4	3.9	8.1	A	C?	B/D	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_449	-	12.0	4.1	8.5	A	C	D	A	B	C
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_708	34.0	11.9	3.8	8.3	A	C?	D	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_709	36.1	12.0	3.8	8.6	A	C	D	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_710	34.9	11.3	4.0	8.0	A	C	B	C	B	C
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_795	35.6	12.1	4.1	8.4	A	C?	D	A	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_865	34.1	11.8	3.9	8.2	A	C	B/D	B	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_987	34.4	11.1	3.5	7.9	A	C	B/D	B	B	C
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_995	34.3	11.6	4.0	8.5	A	C?	B	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_996	34.7	11.9	4.0	8.2	A	C	D	A	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_1001	34.8	12.2	4.0	8.2	A	C	B/D	B	B	A
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_495	30.3	11.2	3.5	7.4	B	C	B	B/C	B	D
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_496	28.5	10.3	3.5	7.3	B	C	B	B/C	B	D
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_497	29.7	10.7	3.3	7.0	B	C	B	A	B	D
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_498	31.0	10.7	3.6	7.3	B	C	B	B/C	B	D
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_499	30.2	10.5	3.4	7.1	B	-	B	C	B	D
<i>Zenaida macroura</i>	PACEA_O_963	33.8	12.2	4.3	8.4	B	B/C	D	A	A/B	C

## APPENDIX J



3D-models of humeri in cranial view. A, *Patagioenas inornata* USNM 290977; B, *Geotrygon montana* MNHN-ZO-AC-1993-116; C, *Leptotila wellsi* NHMUK-ZOO-1898.9.20.1; D, *Zenaidura asiatica* PACEA-O-707. B, D, right side; A, C, left side. Scale bar equals 5 mm.



## APPENDIX K

Additional characters of humerus. The presence of an eminence on the ventral margin of crista bicipitalis is an additional proximal character of the humerus linked to HUM\_VM observed in *Zenaida asiatica* that distinguishes it from *Zenaida aurita* and other 2 congeneric.



Right humeri in cranial view. A, *Zenaida aurita* PACEA-O-865; B, *Zenaida asiatica* PACEA-O-707. Scale bar equals 5 mm.

An additional distal character was recognized by Wetmore (1922). Based on the form of the fossa olecrani, this author suggested a shared behavior (flight) linking the three species of *Patagioenas*. The fossa olecrani in *P. inornata* bears an “inner wall merging with adjacent entepicondylar process in a gentle slope (forming a basin-like depression)” while in *P. leucocephala* and *P. squamosa* it has a “deeper, inner wall abrupt, forming a distinct pit at base of entepicondylar process” (Wetmore *op. cit.*: 318). These latter species are migratory unlike the *P. inornata*, which is more sedentary.

## LITERATURE CITED

Wetmore, A. 1922. Bird remains from the caves of Porto Rico. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 46: 297–333.

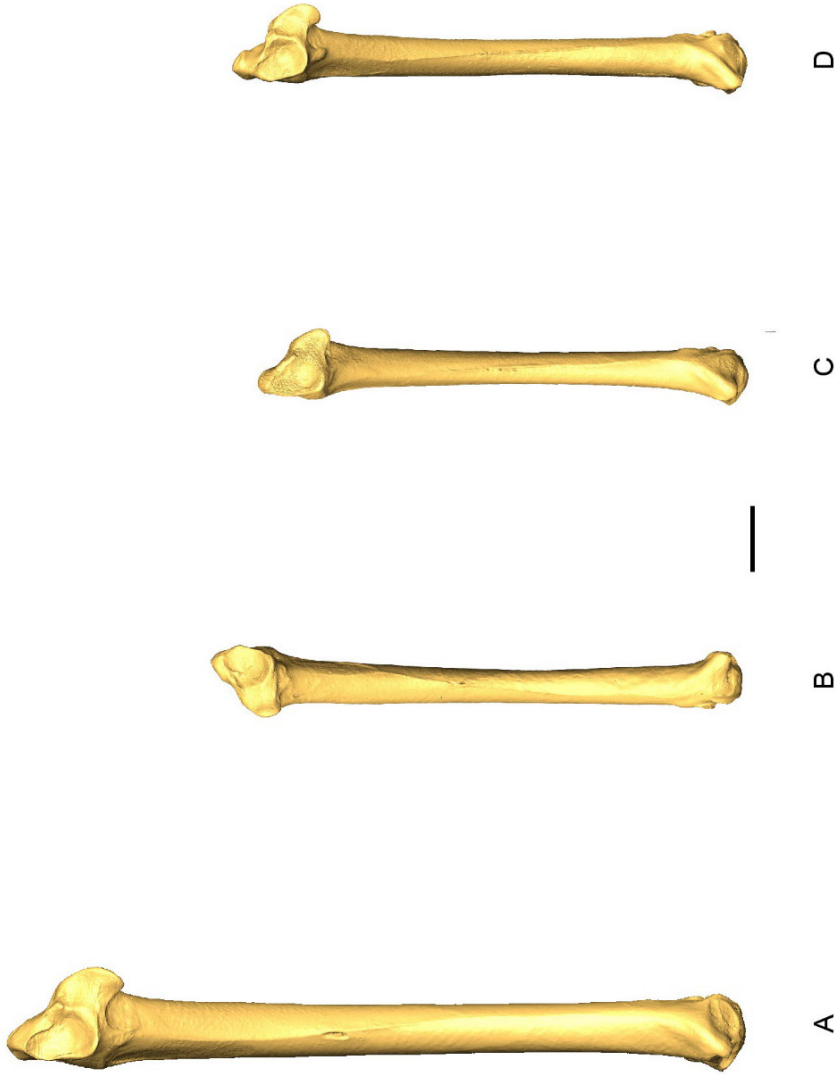
## APPENDIX L

Measurements (in mm) and characters of ulina from modern specimens (character states see Fig. 12). Unavailable data is indicated by a dash, 3D-models with an asterisk

Taxon	Catalog_Number	GL	Dip	Bp	Sc	Did	Bd	ULN_CDI	ULN_CD2	ULN_CV	ULN_CM	ULN_TC
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA_O_442	55.1	9.4	7.3	3.5	6.6	6.1	A	A	C	A	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA_O_443	55.1	8.1	7.0	3.3	7.1	6.2	A	A	A	B	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA_O_446	58.3	8.5	7.2	3.5	7.0	6.4	B	A	C	B	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA_O_487	52.4	8.4	7.5	3.5	6.8	5.7	B	A	C	B	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA_O_704	-	-	-	-	-	-	A	A	C	B	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA_O_705	55.8	8.6	7.9	3.5	-	-	B	A	C	B	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA_O_493	50.2	8.2	6.6	3.2	6.0	5.7	A	A	C	A	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA_O_706	49.2	7.0	6.4	3.1	5.9	5.4	A/B	A	B	A	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA_O_821	-	-	-	-	-	-	A/B	A	A	A	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA_O_822	49.9	7.8	6.7	3.1	6.0	5.7	A	A	B	B	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA_O_970	-	-	-	-	-	-	A	A	B	B	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA_O_1065	48.8	7.7	6.5	3.1	5.8	5.3	A	A	A	A	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA_O_1066	49.5	7.9	6.7	3.2	5.9	5.6	A	A	C	B	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA_O_1117	52.5	8.2	6.8	3.3	6.4	6.0	A	A	C	B	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM_226458	-	-	-	-	-	-	A	A	A	A	A
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM_289629	55.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM_289630	56.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM_290977	54.0	-	-	-	-	-	B	A	A/B	A	B
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM_292505	54.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM_292506	52.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Columbina passerina nigrirostris</i>	MEC_041112_A	22.6	4.0	3.2	1.5	3.0	2.8	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA_O_492	42.0	6.4	5.6	2.8	5.1	5.0	B	B	B	A	B
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA_O_847	42.4	6.8	5.6	2.6	5.2	4.9	B	B	B	B	B
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA_O_1055	44.1	7.0	5.9	2.7	5.3	5.1	B	B	B	B	B
<i>Geotrygon montana</i>	MNHN_ZO_AC_1993_116	-	-	-	-	-	-	B?	-	B	B	B
<i>Geotrygon montana</i>	MEC_150414_A	-	7.4	6.1	2.6	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM_292518	40.1	-	-	-	-	-	B	A?	B	A	B
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM_292519	41.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM_318870	42.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM_554602	40.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA_O_494	41.2	7.6	5.6	2.8	5.0	4.9	A	A	B	B	B
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA_O_713	43.5	6.6	6.1	2.8	5.6	4.9	A	A	B	B	B
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA_O_766	45.0	6.8	5.9	2.9	5.4	5.1	A	A	B	B	B
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA_O_858	44.9	7.2	6.7	2.8	5.5	5.2	A	A	B	B	B
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA_O_1085	45.9	7.6	6.2	2.9	6.0	5.5	A	A	B	B	B

<i>Leptotila welshi</i>	NHMUK_ZOO_1898_9_20_1	36.9	6.7	4.6	2.2	4.8	5.0	B	A	A	A	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_707	40.9	6.5	6.0	2.6	5.1	4.8	A	A	B	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1004	41.4	7.0	5.7	2.5	5.4	4.7	A	A	B	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1013	40.0	6.8	5.4	2.6	5.2	4.7	A	A	B	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1061	43.0	7.2	5.9	3.1	5.7	4.9	A	A	B	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1062	41.8	6.9	5.8	2.7	5.5	4.9	A	A	B	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1063	41.3	6.4	6.0	2.7	5.3	5.0	A	A	B	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1064	41.7	6.9	6.0	2.8	5.3	4.8	A	A	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_430	42.4	6.8	6.0	2.8	5.3	4.9	A	A	C	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_440	39.1	6.7	5.4	2.7	4.9	4.7	A	A	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_441	39.1	6.1	5.3	2.3	4.7	4.3	B	B	A	A	A/B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_448	40.0	6.8	5.3	2.5	4.9	4.7	A	B?	B	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_449	-	-	-	-	-	-	A	A	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_708	38.1	6.2	5.4	2.5	4.9	4.8	A	A	B	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_709	-	-	-	-	-	-	A	A	B	B	A/B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_710	39.1	6.2	5.6	2.6	4.7	4.7	A	A	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_795	41.7	7.1	5.7	2.7	5.0	5.0	A	A	B	B	A/B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_865	-	-	-	-	-	-	A	A	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_987	-	-	-	-	-	-	A	A	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_995	-	-	-	-	-	-	A	A	C	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_996	-	-	-	-	-	-	A	A	B	B	A/B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_1001	39.4	6.8	5.1	2.7	4.9	4.7	A	A	B/C	B	A/B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_495	34.7	6.0	5.2	2.4	4.4	4.2	A	A	C	A	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_496	32.7	5.4	5.1	2.3	4.2	4.1	A	A	B	A	A
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_497	34.2	5.7	4.8	2.2	4.2	4.0	A	A	C	B	A
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_498	36.1	5.5	5.2	2.4	4.5	4.2	A	A	B	A	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_499	35.5	5.8	5.0	2.3	4.4	4.2	A	A	B	A	A/B
<i>Zenaida macroura</i>	PACEA_O_963	38.7	6.3	5.4	2.7	5.0	5.0	B	A	A/B	B	A

## APPENDIX M



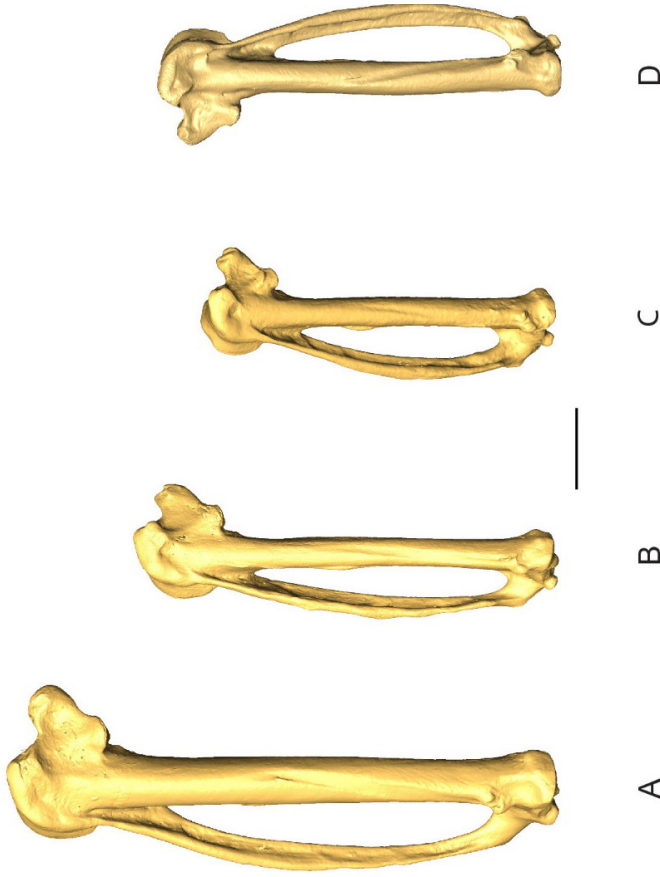
3D-models of ulnae in cranial view. A, *Patagioenas inornata* USNM 290977; B, *Geotrygon chrysis* USNM 292518; C, *Leptotila wellsi* NHMUK-ZOO-1898.9.20.1; D, *Zenaidura asiatica* PACEA-O-707. B, right side; A, C-D, left side. Scale bar equals 5 mm.



Taxon	Catalog_Number	GL	L	Bp	Did	CMC_ TC1	CMC_ TC2	CMC_ OMM	CMC_ PE	CMC_ FAUI	CMC_ FAU2	CMC_ A	CMC_ VM	CMC_ SH	CMC_ SMD	CMC_ FADM	CMC_ DM
<i>Leptotila wellsi</i> *	NHMUK_ZOO_1898_9_20_1	222	21.7	6.2	4.1	D	C	A	D	B	A	A/B	C	B	B	B	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_707	260	25.3	7.2	4.3	C	B	B	A	A	A	A/B	B	B	C	B	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1004	257	25.1	6.9	4.9	C	A	B	C/D	A	C	A/B	C	B	B	B	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1013	248	24.3	7.0	4.6	B	B	B	D	A	C	A/B	B	B	B	B	B/C
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1061	265	26.2	7.8	4.7	C	B	B	B	A	B	A/B	B	B	B	B	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1062	262	25.8	7.2	4.2	C	A	B	A	A	B	A/B	B	B	B	B	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1063	259	25.2	7.3	4.0	B	B	A	C/D	A	A	A/B	B	B	B	B	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1064	262	25.5	7.4	4.8	C	A	B	B	A	B	A/B	C	B	B	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_430	259	25.4	7.3	4.7	B	A	B	A	A	A/B	B/C	C/D	B	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_440	249	24.3	7.1	4.0	B/C	A	B	B/C	A	B	B	C	A	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_441	23.7	23.4	6.7	3.9	D	B	B	A	A	B	B	C	B	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_448	25.0	24.6	7.1	4.1	B/C	B	B	C	A	C	B/C	C	A	C	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_449	25.5	25.2	6.9	4.7	A/B	B	B	C	A	C	A/B	C	A	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_708	23.8	23.3	7.1	4.2	A/B	B	B	C/D	A	B	A	C/D	B	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_709	259	25.2	7.2	4.5	B	B	A/B	C/D	A	B	B	C	B	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_710	24.8	24.3	6.9	4.0	C/D	B	B	C/D	A	A	A	C/D	B	B	C	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_795	256	25.1	7.4	4.4	A/B	B	A/B	A	A	A/C	B	C	B	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_865	24.6	23.8	7.3	4.7	B/C	B	B	D	A	A/B	B	C/D	B	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_987	23.9	23.3	6.4	4.7	B/C	B	B	B	A	A	B	C	B	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_995	24.5	24.0	6.7	4.2	B	A	B	A/B	A	C	B/C	C	B	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_996	24.5	23.7	6.8	4.2	B	B	B	A/B	A	A/B	A/B	C	A	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_1001	25.0	24.0	7.0	4.4	A/B	B	B	A/B	A	A/B	B	C	B	B	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	MEC_130513_G	24.0		6.6	5.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_495	200	19.6	5.8	3.5	C	B/C	B	A	A	A	B	C	B	B	B	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_496	19.9	19.3	5.9	3.5	C	B/C	B	A	A	A	B	C	B	B	C	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_497	21.1	20.7	6.0	3.7	C	C	B	D	A	A	C	C	B	B	B	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_498	22.8	22.4	6.4	4.1	D	B	B	D	A	A	A	C	B	B	B	A
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_499	22.0	21.5	6.6	4.0	C	B	B	C/D	A	A	B	B	B	B	C	B
<i>Zenaida macroura</i>	PACEA_O_963	23.9	23.3	6.8	4.0	C	B	A/B	B	A	A	B	B	B	B	B	B



## APPENDIX O



3D-models of carpometacarpi in dorsal view. A, *Patagioenas inornata* USNM 226458; B, *Geotrygon montana* MNHN-ZO-AC-1993-116; C, *Leptotila wellsi* NHMUK-ZOO-1898.9.20.1; D, *Zenaida asiatica* PACEA-O-707. A-C, right side; D, left side. Scale bar equals 5 mm.

## APPENDIX P

Measurements (in mm) and characters of femur from modern specimens (character states see Fig. 18). Unavailable data is indicated by a dash, 3D-models with an asterisk

Taxon	Catalog Number	GL	Lm	Bp	Dp	Sc	Bd	Dd	FEM FAA	FEM IMI	FEM CL
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 442	40.4	39.3	8.1	5.2	3.4	7.1	6.2	B	A	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 443	41.8	40.1	8.4	5.2	3.6	7.2	6.4	B	A	B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 486	44.2	42.6	8.7	5.4	3.7	7.9	6.3	B	A	B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 487	39.9	37.9	8.6	5.4	3.4	7.6	6.0	A	A	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 704	-	40.9	8.2	5.5	3.5	7.4	6.2	B/C	A	-
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 705	42.9	41.2	8.3	5.2	3.7	7.6	6.3	B/C	A	A
<i>Patagioenas squamosa</i>	MEC 100513 A	-	-	-	-	-	7.3	-	-	-	-
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 493	37.1	36.2	7.6	5.1	3.2	6.5	5.4	A	A	A/B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 706	-	-	7.3	4.9	-	-	-	A	A	-
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 821	37.4	35.9	7.1	4.5	3.0	6.6	5.4	A	A	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 822	37.1	35.6	7.2	4.6	3.1	6.5	5.4	A	A	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 970	38.0	36.5	7.4	4.7	3.3	6.4	5.6	A	A	A/B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1065	36.1	34.4	7.0	4.8	3.0	6.6	5.4	A	A	A/B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1066	36.5	35.0	7.2	4.7	2.9	6.2	5.4	A	A	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1117	39.7	38.2	7.7	5.1	3.2	-	5.9	B	A	-
<i>Patagioenas leucocephala</i>	MEC 171112 C	39.4	37.6	7.4	5.1	3.4	7.1	-	-	-	-
<i>Patagioenas leucocephala</i>	USNM 554982	39.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas leucocephala</i>	USNM 556833	38.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 7021	44.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 226458	43.4	-	-	-	-	-	-	B	A/B	A
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 289629	42.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 289630	43.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 290977	39.5	-	-	-	-	-	-	B	B	B
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 292505	39.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 292506	39.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 582879	40.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Columbina passerina nigrirostris</i>	MEC 041112 A	19.4	18.5	3.5	2.3	1.7	3.3	2.7	-	-	-
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 492	37.2	34.9	7.2	4.2	2.8	6.4	5.2	A	A	A
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 847	36.4	34.7	6.9	4.1	2.9	6.7	5.4	A	A	A
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 1055	39.4	37.6	7.1	4.5	3.0	6.8	5.8	A	A	A/B
<i>Geotrygon montana</i>	MNHN ZO AC 1993 116	-	-	-	-	-	-	-	A	A	A
<i>Geotrygon montana</i>	MEC 150414 A	36.7	34.6	7.0	4.2	2.9	6.6	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysia</i>	USNM 290993	34.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysia</i>	USNM 292518	33.1	-	-	-	-	-	-	B	A	A
<i>Geotrygon chrysia</i>	USNM 292519	34.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysia</i>	USNM 318870	35.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysia</i>	USNM 554602	33.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysia</i>	MNHN ZO AC 1931 525	-	-	-	-	-	-	-	B?	A	A
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 494	36.0	33.9	7.2	4.3	2.9	6.6	5.6	B	A/B	A
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 713	38.0	35.8	7.3	4.3	3.1	7.1	5.7	A	A	A
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 766	39.7	37.4	7.2	4.6	2.9	7.3	5.7	A	A	A
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 858	39.7	37.6	7.5	4.6	3.0	7.3	5.7	A	A	A
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 1085	40.3	38.2	7.7	4.7	3.3	7.3	6.0	A	A	A
<i>Geotrygon mystacea</i>	MEC 041112 I	-	-	-	-	-	7.1	-	-	-	-

Taxon	Catalog_Number	GL	Lm	Bp	Dp	Sc	Bd	Dd	FEM_FAA	FEM_IMI	FEM_CL
<i>Leptotila wellsi</i> *	NHMUK_ZOO_1898_9_20_1	32.2	29.8	5.6	4.1	2.4	5.2	4.3	-	A	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_707	31.8	30.4	6.0	4.0	2.5	5.7	4.6	A/B	A	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1004	31.7	30.4	6.1	3.8	2.6	5.8	4.6	B	A	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1013	30.6	28.9	5.7	3.7	2.5	5.5	4.5	B	A	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1061	31.5	30.0	6.0	3.9	2.7	5.5	4.7	B	A	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1062	31.5	30.0	6.1	3.7	2.6	5.4	4.4	B	A	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1063	31.6	30.2	6.0	4.0	2.5	5.6	4.5	B	A	A/B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA_O_1064	31.5	29.9	5.9	3.7	2.4	-	-	C	A	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_430	-	33.0	6.6	4.5	2.9	6.3	4.8	A	-	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_440	32.9	30.8	6.3	4.1	2.8	6.0	5.1	C	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_441	32.3	30.7	6.2	3.7	2.5	5.7	4.3	A	-	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_448	33.7	32.2	6.4	4.8	3.1	5.9	4.9	C	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_449	-	-	-	-	-	-	-	C	A	A/B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_708	31.7	30.0	6.3	3.8	2.6	5.9	4.7	A	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_709	32.6	-	-	-	-	-	-	A	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_710	32.3	31.0	6.6	4.0	2.9	6.2	4.8	C	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_795	33.6	31.8	6.5	4.1	2.8	6.4	4.9	A	B	A/B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_865	31.4	29.9	6.5	3.9	2.9	6.1	4.6	C	B	A/B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_987	-	-	-	-	-	-	-	A	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_995	-	-	-	-	-	-	-	-	B	A/B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_996	-	-	-	-	-	-	-	A	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA_O_1001	32.5	31.1	6.5	4.0	3.0	5.9	4.7	A	B	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	MEC_130513_G	32.6	31.0	6.4	3.9	2.5	5.8	-	-	A	-
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_495	27.5	25.9	5.3	3.5	2.3	5.1	4.0	A	B	A
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_496	25.8	24.5	5.0	3.4	2.3	4.9	4.2	-	B	A/B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_497	27.4	26.1	5.0	3.3	2.2	4.7	3.8	A	B	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_498	27.7	26.1	5.4	3.4	2.4	4.9	4.0	C	B	A
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA_O_499	27.2	25.9	5.4	3.5	2.1	4.9	4.0	B	B	A
<i>Zenaida macroura</i>	PACEA_O_963	30.5	28.9	5.8	4.0	2.7	5.4	4.2	B	B	B

## APPENDIX Q



3D-models of femora in caudal view. A, *Patagioenas inornata* USNM 226458; B, *Geotrygon montana* MNHN-ZO-AC-1993-116; C, *Leptotila wellsi* NHMUK-ZOO-1898.9.20.1; D, *Zenaidura asiatica* PACEA-O-707. A–B, D, right side; C, left side. Scale bar equals 5 mm.

## APPENDIX R

Measurements (in mm) and characters of tibiotarsus from modern specimens (character states see Fig. 21). Unavailable data is indicated by a dash, 3D-models with an asterisk

Taxon	Catalog_Number	GL	La	Dip	Sc	Bd	Dd	TIB_IT	TIB_C1	TIB_C2	TIB_CM
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 442	55.4	54.8	7.7	3.5	6.5	6.7	B	A	C	B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 443	55.3	54.3	7.7	3.1	6.3	6.4	B	A	A	B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 486	56.8	55.9	7.6	3.1	6.8	6.3	A	D	C	B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 487	52.4	51.5	7.9	3.4	6.7	6.6	B	D	A	B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 704	56.0	55.4	7.8	3.1	6.7	6.4	-	A	A	B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 705	54.5	53.7	8.0	3.3	6.7	6.4	B	C	C	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 493	48.7	47.9	7.0	2.8	5.8	5.9	A	D	C	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 706	48.5	48.1	6.8	2.9	5.7	5.9	A	A	C	A/B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 821	47.9	47.4	6.8	2.9	5.7	5.7	A	D	A	A
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 822	48.9	48.5	6.7	3.0	6.0	6.0	-	D	A	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 970	49.1	48.4	6.8	2.9	6.1	5.9	A	D	C	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1065	48.0	47.4	7.0	2.7	5.8	5.7	A	D	A	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1066	48.2	47.4	6.8	2.8	6.0	5.8	A	D	A	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1117	52.0	51.2	7.5	2.9	6.2	6.0	A	D	A	B
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 226458	56.3	-	-	-	-	-	A	A	A	A/B
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 289629	54.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 289630	56.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 290977	55.3	-	-	-	-	-	A	-	C	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 292505	53.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 292506	52.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Columbina passerina nigritrostris</i>	MEC 041112 A	26.9	26.7	3.9	1.4	2.8	3.0	-	-	-	-
<i>Columbina passerina nigritrostris</i>	PACEA O 904	27.2	26.8	3.6	1.3	2.8	2.8	-	-	-	-
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 492	-	-	5.5	-	5.6	5.8	A	D	A	B
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 847	56.6	56.0	7.3	2.5	5.5	5.9	A	D	C	A/B
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 1055	58.5	57.8	7.4	2.5	5.6	6.5	A	D	C	B
<i>Geotrygon montana</i>	MNHN ZO AC 1993_116	-	-	-	-	-	-	A	B	C	A
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 292518	49.3	-	-	-	-	-	A	B	C	A
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 292519	52.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 318870	53.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 554602	50.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysis</i>	MNHN ZO AC 1931_525	-	-	-	-	-	-	A	B	C	A
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 494	52.9	52.2	7.5	2.4	5.5	5.6	A	B/D	C	B
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 713	55.7	55.0	-	2.7	5.6	6.0	-	D	C	B
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 766	58.5	57.7	8.2	2.7	5.9	6.0	A	D	C	B
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 858	58.2	57.5	8.1	2.7	5.7	6.0	A	D	A	B
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 1085	59.1	58.5	8.8	3.0	6.1	6.3	A	B	C	B

Taxon	Catalog_Number	GL	La	Dip	Sc	Bd	Dd	TIB_IT	TIB_C1	TIB_C2	TIB_CM
<i>Leptotila wellsi</i> *	NHMUK_ZOO_1898_9_20_1	47.2	46.7	6.5	2.4	4.7	4.2	A	B	C	A/B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 707	43.5	42.8	6.8	2.5	5.1	4.9	A	D	A	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1004	44.0	43.7	6.2	2.5	4.9	4.8	A	D	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1013	43.1	42.8	6.4	2.5	4.9	4.8	A	D	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1061	45.2	44.2	6.4	2.5	4.9	5.1	A	D	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1062	45.0	44.6	6.4	2.4	5.1	5.0	A	D	A	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1063	45.0	44.5	6.7	2.5	5.0	5.0	A	D	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1064	-	-	6.3	-	-	-	A	D	-	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 430	49.7	48.3	7.2	2.6	5.4	5.3	A	B	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 440	46.6	45.8	7.0	2.6	5.2	5.4	A	B	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 441	46.1	45.1	6.2	2.1	4.9	4.9	A	D	A	-
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 448	46.9	46.3	6.9	2.4	5.1	4.8	A	D	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 449	47.6	47.1	6.7	2.5	5.0	5.2	A	D	C	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 708	45.2	44.5	6.7	2.5	5.3	5.4	A	D	C	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 709	48.0	47.3	7.0	2.5	5.2	5.4	A	D	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 710	46.1	45.2	6.7	2.5	4.9	5.0	A	B	C	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 795	48.3	47.7	7.0	2.2	5.1	5.4	A	B	C	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 865	46.1	45.3	6.9	2.6	5.6	5.0	A	D	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 987	45.8	45.0	-	2.3	5.1	5.1	A	B/D	A	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 995	46.0	45.2	6.9	2.6	5.2	5.3	A	B	C	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 996	46.1	45.2	7.0	2.8	5.1	5.3	A	B/D	C	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 1001	46.0	45.2	6.8	2.5	5.0	5.2	A	B/D	C	A
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA O 495	38.0	37.8	4.3	2.1	4.3	4.5	A	D	B	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA O 496	35.0	34.6	5.6	2.0	4.1	4.0	A	B	B	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA O 497	-	-	5.5	2.2	4.1	4.2	A	B	B	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA O 498	38.5	38.2	5.7	2.2	4.6	4.6	A	B	A	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA O 499	37.5	37.0	5.8	2.3	4.3	4.7	A	B	A	B
<i>Zenaida macroura</i>	PACEA O 963	39.9	39.4	6.2	2.3	4.6	4.9	A	B	A	B



## APPENDIX S



3D-models of tibiotarsi in cranial view. A, *Patagioenas inornata* USNM 226458; B, *Geotrygon montana* MNHN-ZO-AC-1993-116; C, *Leptotila wellsi* NHMUK-ZOO-1898.9.20.1; D, *Zenaidura asiatica* PACEA-O-707. A-B, D, right side; C, left side. Scale bar equals 5 mm.

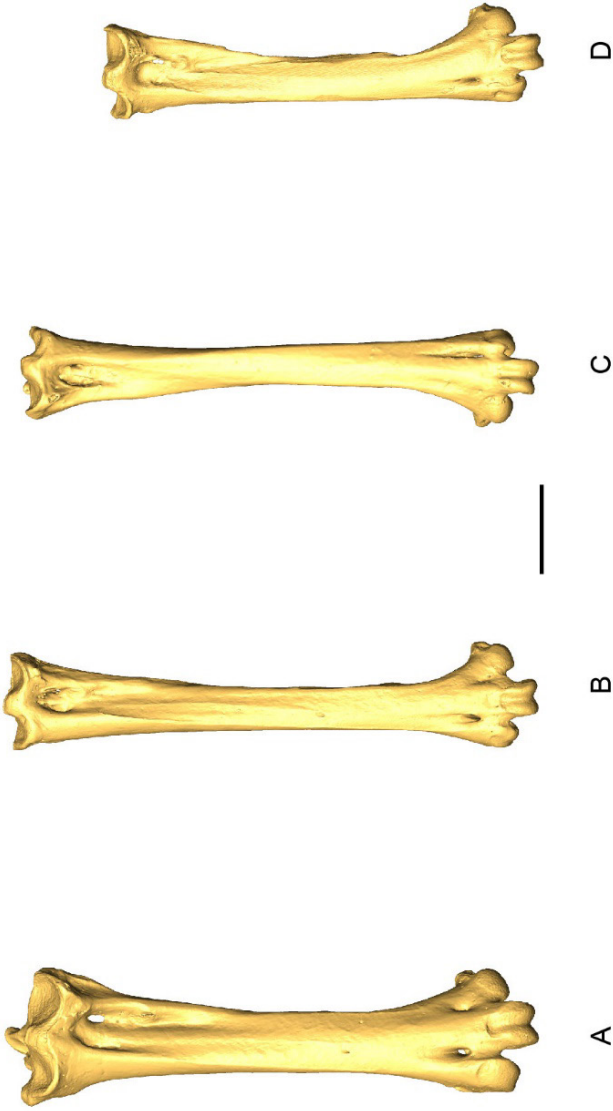
## APPENDIX T

Measurements (in mm) and characters of tarsometatarsus from modern specimens (character states see Fig. 24). Unavailable data is indicated by a dash, 3D-models with an asterisk

Taxon	Catalog_Number	GL	Bp	Sc	Bd	TMT_CMH	TMT_FPL	TMT_TMIV
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 442	28.9	7.4	3.7	7.3	A	A	B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 443	28.4	7.3	3.5	7.2	A	B	B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 486	29.9	7.5	3.5	8.0	A	B	B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 487	27.6	7.3	3.6	7.2	A	B	B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 704	27.9	7.2	3.5	7.0	B	B	B
<i>Patagioenas squamosa</i>	PACEA O 705	28.9	7.3	3.7	7.0	A	A	A/B
<i>Patagioenas squamosa</i>	MEC 100513 A	27.5	7.2	-	7.4	-	-	-
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 493	24.8	6.4	3.0	6.1	B	A	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 706	25.8	6.7	3.2	6.2	A	A	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 821	25.5	6.5	3.2	6.5	B	B	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 822	25.9	6.7	3.1	6.0	A	A	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 970	26.4	6.8	3.1	6.5	A	B	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1065	25.0	6.6	3.0	6.3	A	A	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1066	25.5	6.6	3.1	6.5	A	A	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	PACEA O 1117	27.2	6.6	3.2	6.6	A	A	B
<i>Patagioenas leucocephala</i>	MEC 171112 C	26.4	6.4	3.2	6.7	-	A	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 226458	30.2	-	-	-	A	B	B
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 289629	28.4	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 289630	30.1	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 290977	29.0	-	-	-	A	-	B
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 292505	27.6	-	-	-	-	-	-
<i>Patagioenas inornata</i>	USNM 292506	27.1	-	-	-	-	-	-
<i>Columbina passerina nigritrostris</i>	MEC 041112 A	15.3	3.3	1.7	3.8	-	-	-
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 492	35.1	6.5	2.2	6.8	B	A	B
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 847	35.1	6.4	2.5	6.7	C	A	B
<i>Geotrygon montana</i>	PACEA O 1055	37.9	6.7	2.5	7.0	B	A	B
<i>Geotrygon montana</i>	MNHN ZO AC 1993 116	-	-	-	-	B	-	B
<i>Geotrygon montana</i>	MEC 150414 A	34.8	6.7	2.4	6.8	-	-	-
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 292518	28.9	-	-	-	A	A	B
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 292519	30.4	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 318870	31.1	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon chrysis</i>	USNM 554602	29.4	-	-	-	-	-	-
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 494	31.4	6.2	2.5	6.8	B	A	B
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 713	33.6	6.3	2.6	6.7	B	A	B
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 766	34.8	6.6	2.6	6.7	A/B	A	B
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 858	33.6	6.4	2.5	7.2	A	A	B
<i>Geotrygon mystacea</i>	PACEA O 1085	36.0	7.0	2.7	7.7	C	A	B
<i>Geotrygon mystacea</i>	MEC 041112 I	35.8	6.7	2.5	6.7	-	-	-

Taxon	Catalog_Number	GL	Bp	Sc	Bd	TMT_CMHI	TMT_FPL	TMT_TMIV
<i>Leptotila wellsi</i> *	NHMUK_ZOO_1898_9_20_1	28.5	5.3	2.1	5.1	B	A	B
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 707	24.6	5.5	2.5	5.4	B/C	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1004	24.8	5.4	2.6	5.9	B	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1013	24.0	5.3	2.7	5.3	B	B	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1061	25.0	5.5	2.9	5.4	B	A	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1062	25.0	5.6	2.7	5.5	C	A	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1063	25.0	5.5	2.8	5.8	B	A	A
<i>Zenaida asiatica asiatica</i>	PACEA O 1064	-	5.6	-	5.4	B	A	A
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 430	28.1	6.4	2.8	6.0	B	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 440	26.7	6.0	2.8	5.9	C	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 441	25.6	5.6	2.4	5.4	B	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 448	26.7	5.8	2.6	6.4	C	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 449	26.1	5.7	2.4	5.9	C	B	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 708	25.6	5.8	2.7	5.8	B	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 709	26.5	6.0	2.7	6.0	C	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 710	26.1	5.7	2.7	5.8	C	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 795	26.5	5.8	2.5	5.8	B	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 865	26.2	6.2	2.7	6.2	A	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 987	24.9	5.3	2.3	5.5	B	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 995	25.5	5.5	2.5	5.8	B/C	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 996	25.9	5.9	2.7	6.3	A	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	PACEA O 1001	25.4	5.5	2.7	6.0	C	A	B
<i>Zenaida aurita aurita</i>	MEC 130513 G	24.8	6.0	2.7	5.7	-	-	-
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA O 495	21.4	4.8	2.2	5.4	B	B	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA O 496	-	4.9	2.5	5.5	A	A	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA O 497	20.7	4.8	2.4	5.0	A	B	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA O 498	21.7	4.9	2.4	5.5	B	A	B
<i>Zenaida auriculata stenura</i>	PACEA O 499	21.1	4.7	2.3	5.3	B	-	A?
<i>Zenaida macroura</i>	PACEA O 963	22.2	5.0	2.5	5.1	B	A	B

## APPENDIX U



3D-models of tarsometatarsi in dorsal view. A, *Patagioenas inornata* USNM 226458; B, *Geotrygon montana* MNHN-ZO-AC-1993-116; C, *Leptotila wellsi* NHMUK-ZOO-1898.9.20.1; D, *Zenaida asiatica* PACEA-O-707. A-B, D, right side; C, left side. Scale bar equals 5 mm.

## DRYMAEUS VIRGULATUS, AN EXTIRPATED LAND SNAIL SPECIES ON SAINT KITTS AND TINTAMARRE ISLANDS

### *Drymaeus virgulatus*, una especie de caracol terrestre extirpada en las islas de San Cristóbal y Tintamarre

Arnaud Lenoble

PACEA-UMR CNRS 5199 – Université de Bordeaux – Ministère de la Culture et de la Communication, Avenue Geoffroy St. Hilaire, CS 50 023, 33615 Pessac cedex, France; [orcid.org/0000-0001-9023-9741](https://orcid.org/0000-0001-9023-9741), [arnaud.lenoble@u-bordeaux.fr](mailto:arnaud.lenoble@u-bordeaux.fr).

#### ABSTRACT

The land snail species *Drymaeus virgulatus* (Férussac, 1821) is recorded in St. Kitts in the form of 21 complete or fragmented shells collected on the island in November 2019. The complete shells were collected on the backshores of South Frigate Bay and Majors Bay, while shell fragments come from naturally exposed sections of the North Frigate Bay sand ridge, where they date to the pre-Columbian period. This evidence therefore attests to the past presence of this species on the island. The absence of this taxon from recent malacological surveys points to it having been extirpated from St. Kitts. Apertural fragments of a large bulimulididae collected in the caves of Tintamarre Island, near St. Martin, are also related to this taxon, adding a second West Indian island from which this species apparently disappeared in recent centuries.

*Keywords:* Terrestrial molluscs, new record, local extinction, St. Kitts & Nevis, Saint Martin.

#### RESUMEN

La especie de caracol *Drymaeus virgulatus* (Férussac, 1821) se registra en San Cristóbal con 21 conchas enteras o fragmentadas recogidas en la isla en noviembre de 2019. Las conchas completas fueron recogidas en las costas de South Frigate Bay y Majors Bay, mientras que también se han recuperado fragmentos en secciones naturales de la duna costera de North Frigate Bay. Estos últimos materiales están asociados a la época precolombina. Por lo tanto, estos hallazgos atestiguan la presencia pasada de esta especie en la isla. La ausencia de este taxón en los estudios malacológicos recientes lleva a considerar que ha sido extirpado de San Cristóbal. Los fragmentos aperturales de un gran bulimúlido, recogidos en las cuevas de la isla de Tintamarre, cerca de San Martín, también están relacionados con este taxón, lo que añade un segundo ejemplo de isla antillana de la que esta especie pudo haber desaparecido en los últimos siglos.

*Palabras clave:* moluscos terrestres, nuevo registro, extinción local, San Cristóbal y Nieves, San Martín.

#### INTRODUCTION

The Lesser Antilles experienced a large number of faunal extinctions since the late Pleistocene, including terrestrial mammals (Cooke *et al.*, 2017), birds (e.g. Pregill *et al.*, 1994; Gala & Lenoble, 2015), chiropterans (e.g. Pregill *et al.*, 1994; Stoetzel *et al.*, 2016), and squamates (e.g. Bailon *et al.*, 2015; Kemp & Hadly, 2016; Bochaton *et al.*, 2019, 2021). It is still unclear, however, whether these disappearances concern uniquely vertebrates or all terrestrial animal species. In fact, little data concerning terrestrial invertebrate fauna is currently available in the Caribbean due to the unlikelihood of this material being preserved in the fossil record. Snails, however, are an exception, as their shells are susceptible to being preserved in fossil deposits.

Notwithstanding this potential, very limited data is currently available for the evolution of terrestrial gastropod communities in the Lesser Antilles. The fossil record, in particular, has been paid little attention by researchers working in this region of the Caribbean despite archaeological sites in the Lesser Antilles yielding significant quantities of terrestrial gastropod shells (Jones, 1985; Serrand, 2005; Stouvenot *et al.*, 2014). Moreover, recovered taxa are very rarely determined to species.

Natural deposits are also likely to produce fossil malacological assemblages. For instance, fossil terrestrial gastropod assemblages from the island of St Eustatius were described based on shells preserved in Holocene paleosols (Van der Valk, 1987). However, this case is quite unique, with the only other example being a recent study of terrestrial gastropod shells collected from caves on Tintamarre Island, near St. Martin (Bochaton *et al.*, 2020). Of interest here, this latter work demonstrated that up to 5 land snail taxa likely disappeared from the island, suggesting that the terrestrial mollusc community is no less sensitive than vertebrate fauna to human-induced environmental changes that shaped the island's terrestrial fauna community over the last several centuries.

This study reports on the past presence of *Drymaeus virgulatus* (Férussac, 1821) on St. Kitts in the form of old shells collected from backshore positions and subfossil specimens from a sand ridge. The absence of these species in recent malacological surveys leads us to consider it as extirpated from the island. While several specimens are represented uniquely by fragmented shells, their size can nevertheless be estimated by comparison with current specimens from the islands of the Anguilla Bank and fossil specimens from a pre-Columbian coastal sand ridge on St. Martin. The past shell size variability of this taxon's therefore appears more important than observed in present-day populations of the northern Lesser Antilles. Comparison of specimens from St. Kitts with fragments of large bulimulidae collected in caves on Tintamarre equally supports the past presence of *Drymaeus virgulatus* on this island.

## OBJECTIVES

- Demonstrate the existence of *Drymaeus virgulatus* in the recent and fossil record from the islands of St. Kitts and Tintamarre and the current absence of living populations on these same islands.

## MATERIAL AND METHODS

St. Kitts is one of the Leeward Islands in the western chain of the Lesser Antilles (latitude 17.30 N, longitude 62.80 W) which, with the neighbouring island of Nevis, forms the Federation of St. Kitts and Nevis. This elongated island is 176 kilometres long and dominated by a central mountain range, culminating with Mount Liamuiga (1156 m) towards the north. This mountainous area is covered by upland forest surrounded by cane-covered slopes, incised by ghauts that drain into the sea. These slopes are characterised by a vegetation gradient typical of the Lesser Antilles; dry vegetation occupies low rocky hills, and is replaced by mesophytic flora at mid-elevations and rainforest on the highest parts of the mountains (Lindsay & Horwith, 1999). The mountain range extends southward into the southeast peninsula, which is composed of rocky hills below 300 metres and flat sedimentary plains covered with dry scrub woodlands punctuated by ponds. The island of St. Kitts is composed almost entirely of volcanic rocks, with the only calcareous areas being the golden beach and coastal limestone sand ridges that line the bays of the southeast peninsula.



Our current understanding of the terrestrial mollusc fauna of St. Kitts and Nevis is based on two surveys carried out over the last twenty years (Breure *et al.*, 2016); with 26 taxa listed for the terrestrial mollusc community of St. Kitts, this work makes land molluscs from these two islands amongst the best documented in the Lesser Antilles.

Shells were collected from ten stations during a short stay on the island in November 2019. Each collection station was labelled by associating the island code (SKB) with locality number according to the order of collection. The material considered in the current study concerns both whole or fragmented shells of *Drymaeus virgulatus* found during this survey. It comes uniquely from 5 stations on the south-eastern peninsula (Fig. 1). Shell fragments were collected from the first two survey sites; natural sections exposed by the sea in the North Frigate Bay sand ridge (SKB\_001: WGS84; 62.672397°W; 17.276348°N) and from sections of a sand extraction trench in the same ridge (SKB\_002: 62.673089°W; 17.27621°N). Whole shells were also collected in the coastal forest to the east of South Frigate Bay (SKB\_008: 62.672996°W; 17.273266°N) and on the backshore a few hundred metres further west (SKB\_010: 62.672397°W; 17.276348°N). Finally, fragments were collected along the edge of the salt pond in the backshore of Major Bay (SKB\_009: 62.673967°W; 17.273502°N).

A comparative sample was also assembled comprising some 30 specimens collected in May 2019 as fresh or live specimens on the three main islands of the Anguilla Bank, namely St. Martin (n = 18), St. Barth (n = 5), and Anguilla (n = 7). A series of nine fossil specimens from Saint Martin, collected in the natural sections of the sand ridge of *Etang Rouge* beach, were also included. These sections were exposed during cyclone Inés in 2017. The shells were found in association with *Arca zebra* shells, a little less than one metre above ground level, preserved in a carbonate accumulation horizon of a buried paleosol. *Arca zebra* accumulations preserved in this sand ridge have been reported for the pre-ceramic Amerindian period and date to between 1000 and 3300 BCE, i.e. during the very first millennia of the island's pre-Columbian occupation (Bonnissent *et al.*, 2016).

Three subfossil shell fragments of a large Bulimulidae, collected in May 2019 in the of *Trou de Souris 4* on the island of Tintamarre near Saint Martin and referred to as Bulimulidae *gen et sp indet.* (Bochaton *et al.*, 2020), were also included in the study.

The shells were observed with a Leica binocular magnifier up to 60x magnification, and photographs were taken using a camera equipped with a macro lens mounted on a micrometric slide to permit focus stacking and image reconstruction with the Helicon Focus software. Measurements of shell height (H), shell width (W), aperture height (HA), and aperture width (WA) follow definitions provided by Breure (1974). Measurements were acquired using a digital calliper and recorded to one tenth of a millimetre. The EXCEL software was used to process measurements, establish the linear regression curve, and generate the Pearson coefficient of determination ( $r^2$ ).

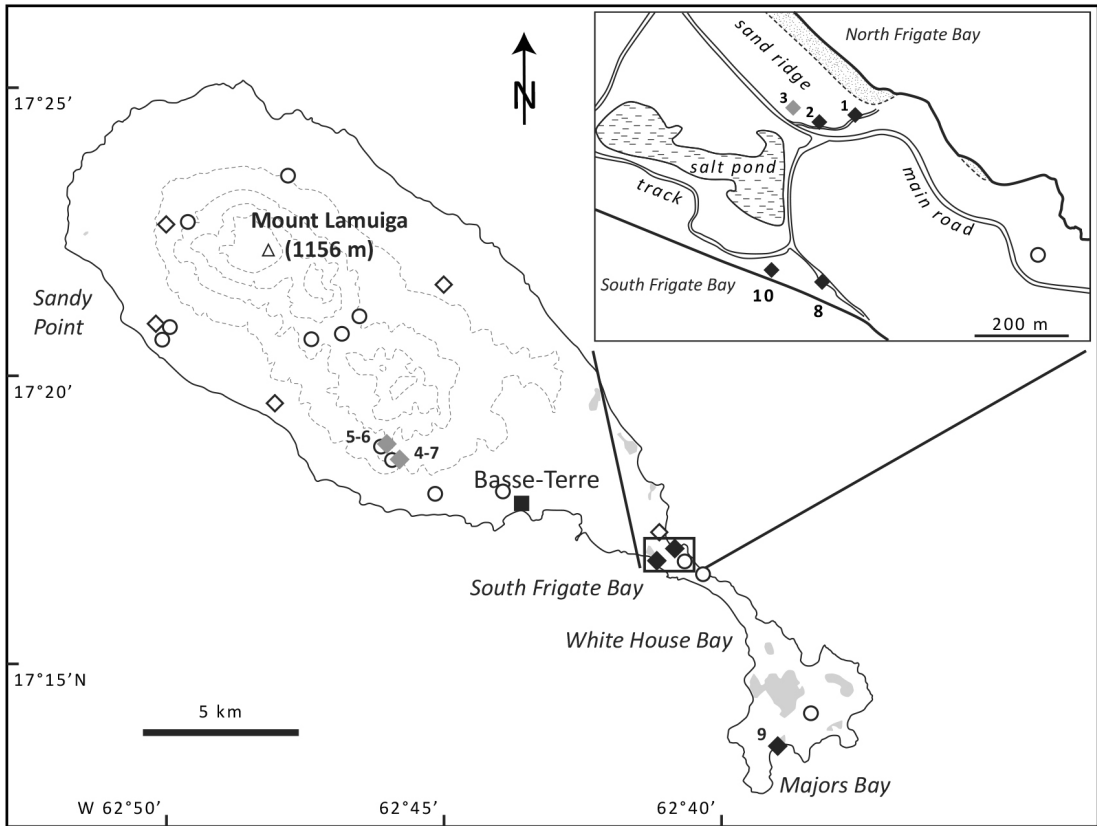


Figure 1. Map of St. Kitts with localities sampled in 2019 (black diamond: locality yielding specimens of *D. virgulatus*; grey diamond: locality devoid of this species) and localities reported by Breure *et al.* (2016) from sampling carried out in 2014 (white diamonds) or in 2004 (white circle). Inset shows the area around Frigate Bay and the locality numbers. Contour lines represent 200 m intervals.

## RESULTS

Twenty-one specimens, either whole shells or shell fragments, collected at the 5 sampling localities, are attributed to *Drymaeus virgulatus* (Férussac, 1821), also frequently referred to as *Drymaeus elongatus* (Röding, 1798) in the literature. Whole shells are shown in Fig. 2 and the most complete fragments in Fig. 3.

The three complete shells correspond to juvenile individuals. These specimens were collected from the two localities of Frigate Bay South (SKB\_008,  $n = 2$ ; SKB\_010,  $n = 1$ ). All shells display a fine, regularly reticulated apex of riblets and spiral striae characteristic of the *Drymaeus* genus (Fig. 2B; Pilsbry, 1897–1898). The shells are conical and robust with straight sides and a fairly obtuse apex. The whorls are slightly convex. The ovate aperture is positioned quite obliquely to the shell axis, representing half of the shell's overall height, and displays a reflexed columellar margin extending on to the parietal side. All of these characters are consistent with *Drymaeus virgulatus* following Pilsbry (1899). The palatine side of the aperture is thin and non-reflected, while the last whorl has a pronounced keel. Both characters reflect the juvenile status of these specimens, as also indicated by their moderate size (shell heights of between 14 and 17 mm).

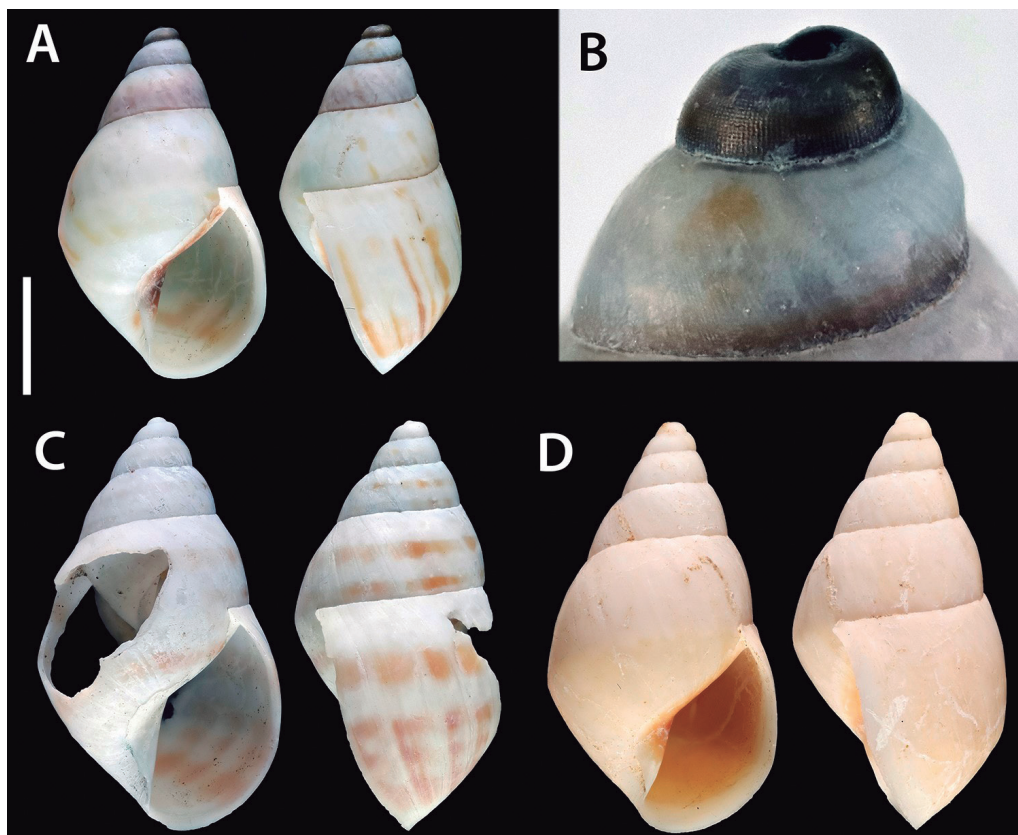


Figure 2. Whole shells of *Drymaeus virgulatus* collected from localities SKB\_008 (A, C) and SKB\_010 (D), and view of the protoconque of one specimen collected from locality SKB\_008 (B). The scale bar represents 5 mm.

The species *Drymaeus virgulatus* is known for being a variable species of this genus, with several varieties distinguished according to their colour pattern (Pilsbry, 1899; Baker, 1924), as illustrated by several modern specimens from the Anguilla Bank (Fig. 4). The specimens from St. Kitts include several varieties. The apical whorls of the first specimen are dark bluish, similar to the blue tipped-form reported by Pilsbry (1899), with the last whorls decorated with brown axial bands (Fig. 2A). The second specimen displays discontinuous axial bands formed of lines of light brownish red dots sometimes flammulated by spirally arranged blotches of colour (Fig. 2C), similar to the spirally-banded type of Baker (1924). The last specimen is uniformly beige, with an internally coloured brown columella (Fig. 2D), rendering it similar in these characteristics to the “typical” variety identified by Pilsbry (1899).

The shell fragments are most often represented by the last whorl, as fractures followed the suture between the last and penultimate whorls. This last whorl may be complete or partial. In all cases, these fragments are attributed to *D. virgulatus* based on the morphology of the opening, which is elliptical and high with vertical or subvertical columella, a slightly convex parietal edge of the aperture, an expanded basal side and, in most cases, a slightly (Fig. 3A, B, E) or heavily faded (Fig. 3C, F) colouration of the spiral band pattern.

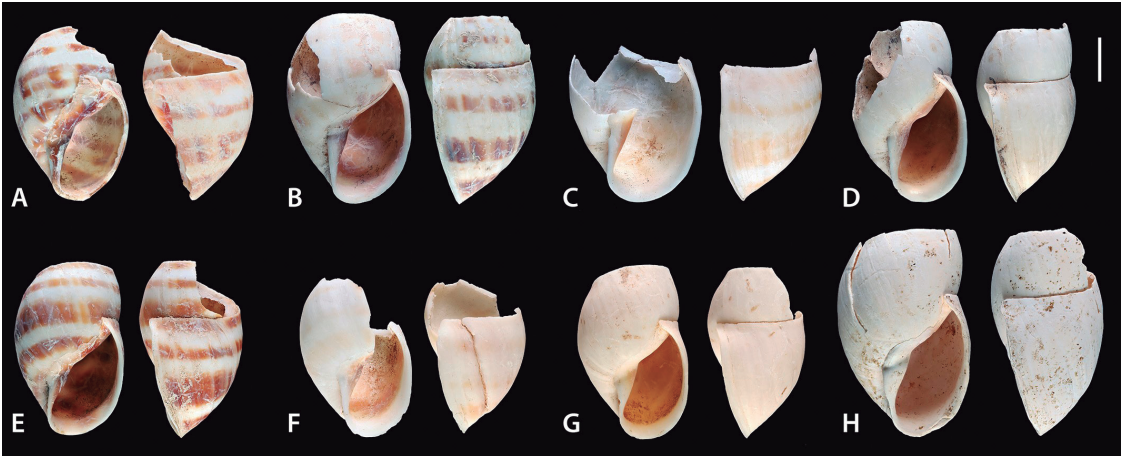


Figure 3. Fragments of *Drymaeus virgulatus* shell collected from localities SKB\_001 (A), SKB\_002 (B-D), and SKB\_009 (E-H). The scale bar represents 5 mm.

While certain specimens are coloured, none as brightly as the fresh specimens collected from the different islands of the Anguilla Bank. The blurred character of the colouring combined with the presence of concretions or signs of dissolution supports the shells being old.

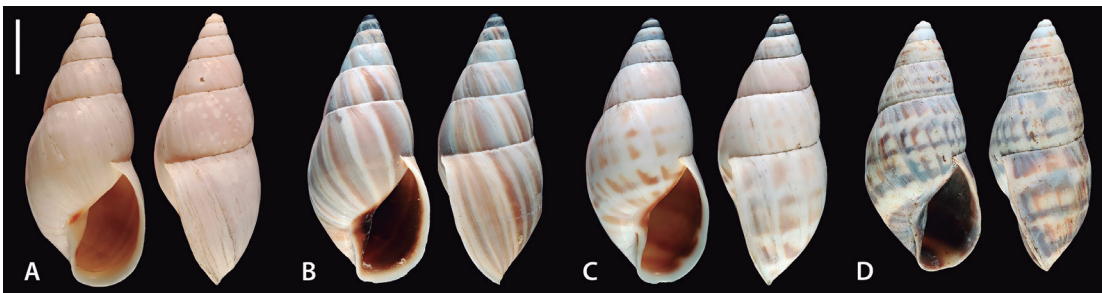


Figure 4. Modern *Drymaeus virgulatus* shells collected on St. Barth (A, C) and St. Martin (B, D) illustrating the variable colouring pattern of the species. The scale bar represents 5 mm.

Compared to specimens from the Anguilla Bank, shells from St. Kitts display a relatively larger aperture width, which results in a larger shell width for the same opening height. However, when specimens complete enough to allow these two measurements are plotted alongside current specimens from the Anguilla Bank, this difference falls within the overall variability of the species (Fig. 5A), especially given that specimens from the Anguilla Bank have long been known to have a narrow aperture (Pilsbry, 1899).

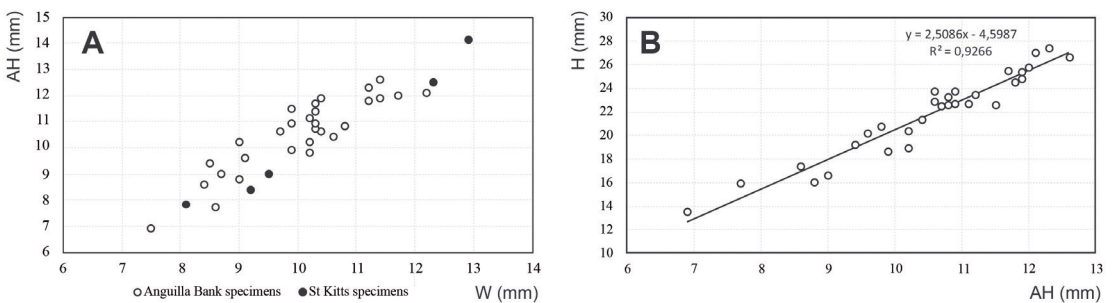


Figure 5. Metric of *Drymaeus virgulatus* shells. A, bivariate plot showing the aperture height (AH) and shell width (W) of current *Drymaeus virgulatus* from the Anguilla bank islands relative to St. Kitts specimens. B, linear regression curve between shell height (H) and aperture height (AH) in modern specimens of *D. virgulatus* from the Anguilla Bank.



In order to have a more substantial sample to appreciate the height of the shells of the St Kitts specimens, the shell height of fragmented specimens was estimated based on aperture height. For this purpose, the correlation between these two measurements was established using fresh specimens from the different islands of the Anguilla Bank (Fig. 5B). The correlation curve was then used to estimate the height of eleven fragments complete enough to allow aperture height to be measured. Estimated heights and measurements taken on complete shells demonstrate specimens to range in size from 14.4 mm for the smallest (Fig. 2A) to 32.8 mm for the largest (Fig. 3H). These measurements are in good agreement with the reported dimensions for this species; 33 mm shell height for the largest specimens of Saint Croix (Pilsbry, 1899) and 32.2 mm for those from the ABC Islands (Baker, 1924).

Interestingly, several of the St. Kitts specimens are larger than those in the comparison sample (Fig. 6). The current specimens from the islands of the Anguilla Bank we collected do not exceed 27.4 mm, and the fossil specimens from St. Martin have an estimated maximum height of 27.8 mm, while 3 of the 11 fragments collected from St. Kitts have an estimated height approaching or exceeding 30 mm.

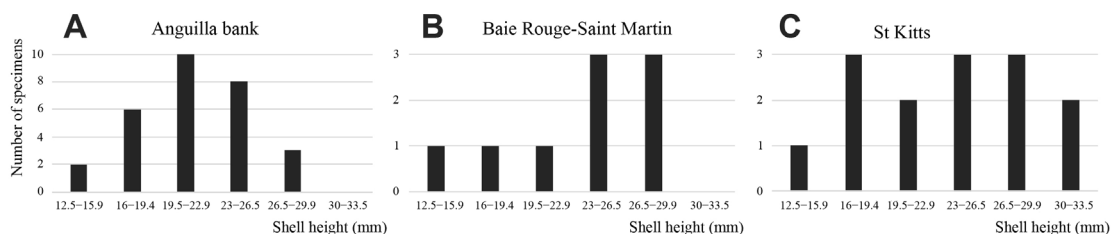


Figure 6. Histograms of shell height. A, current specimens from the islands of the Anguilla Bank. B, fossil specimens from St. Martin. C, old and subfossil specimens from St. Kitts.

Finally, 3 shell fragments of large bulimulidae collected in the cave of the *Trou de Souris 4* on Tintamarre Island were re-examined. These specimens correspond to apertural fragments of the last whorl, as illustrated by the largest fragment (Fig. 7), and are all of comparable size. The slightly convex palatal edge of the opening, the recurving of this edge at the junction with the last whorl, and a reflexed and flattened basal edge makes these specimens similar to our *D. virgulatus* specimens. The height of the opening can be estimated at 13.8 mm for the largest fragment, which correlates with a shell height estimate for the specimen of a little over 29 mm. In addition, this specimen preserves a coloration of brown axial bands becoming more pronounced downward (Fig. 7), a pattern comparable to one of our shells from St. Kitts (Fig. 2A) or modern specimen from the Anguilla bank (Fig. 4B). Despite the fragmented nature of the shells, they are referred to *Drymaeus virgulatus* based on the morphological characteristics of the three fragments and the colour pattern preserved by one of the specimens.

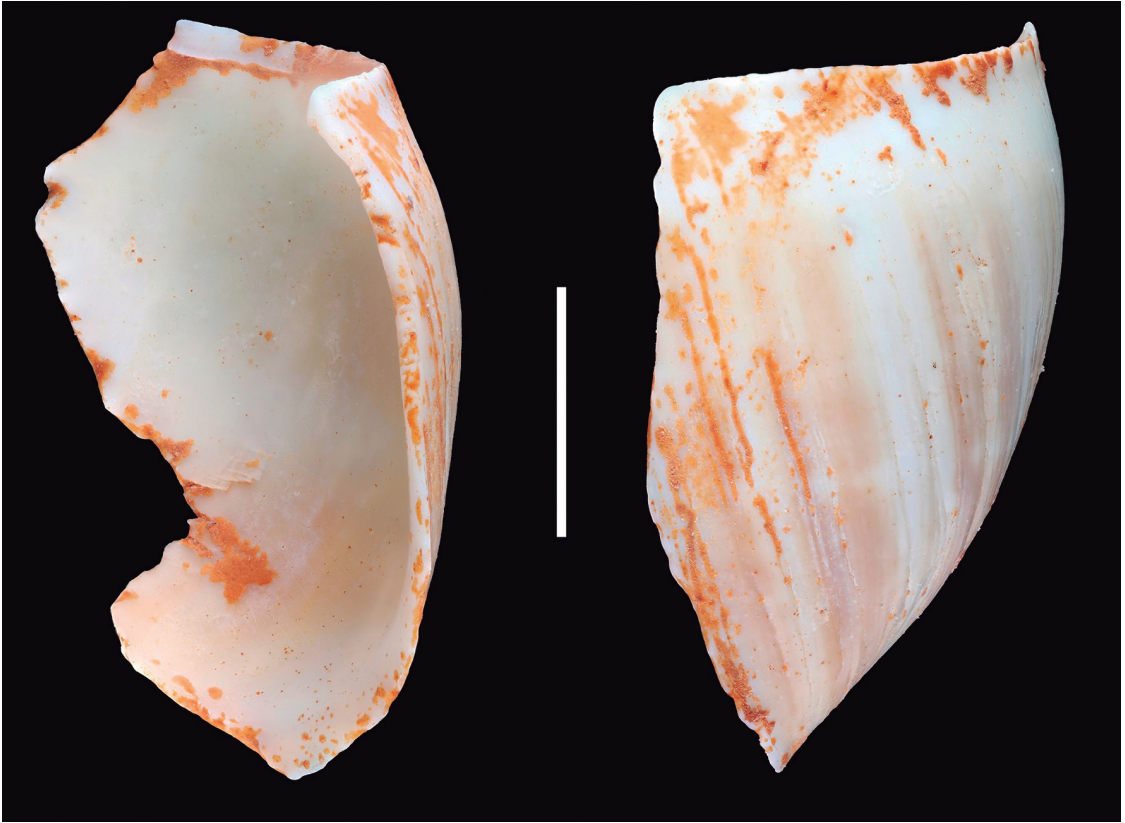


Figure 7. Apertural fragment of the bulimulidae specimen from Trou de Souris 4, on Tintamarre in apertural (left) and lateral (right view), referred here to *Drymaeus virgulatus*. The scale bare represents 5 mm.

## DISCUSSION

The specimens collected on St. Kitts can be reliably referred to *Drymaeus* based on a combination of the sculpture of the apical whorls for whole shells, the morphology of the shell and aperture, shell size, and the colouring patterns for whole and fragmented shells. These specimens thus attest to the presence of old shells of this taxon in several localities on the southeast peninsula, adding a twenty-seventh taxon to the list of the island's terrestrial molluscs.

In addition, the comparative material used, particularly specimens from paleosols preserved in the Baie-Rouge sand ridge, attest to the presence of this taxon from the earliest moments of the pre-Columbian occupation of Saint Martin, while our re-examination of bulimulidae *gen. et sp. indet* fragments from the caves of Tintamarre provides evidence for the presence of *D. virgulatus* on this island from which it is now absent.

To date, *Drymaeus virgulatus* was considered a dubious taxon or erroneously reported from St. Kitts, and consequently removed from the island's faunal list (Breure *et al.*, 2016). The assumption of its previous presence on St. Kitts was based on Pilsbry's 1899 report of *Drymaeus liliaceus*, accepted as being synonymous with *D. virgulatus* by Breure *et al.* (2016). Neither of these two surveys of the island's mollusc fauna carried out over the last twenty years produced evidence for the presence of this taxon despite sampling being carried out at 25 localities, 4 of which were located on the southeast peninsula (Breure *et al.*, 2016).



The recovery of *D. virgulatus* specimens at 5 of our sampling localities can be explained by the fact we looked for material buried in sand ridges and collected immature specimens and fragments, which are usually overlooked in malacological surveys. Our recovery these specimens is equally due to the fact that we surveyed backshores, which are favourable places for the collection of old material exposed by erosion or accumulated by storms (Fitzpatrick, 2010), but which are otherwise of very little malacological interest. No live specimens or fresh shells were recovered during our surveys. Moreover, the absence of *D. virgulatus* specimens in recent surveys supports this species having been extirpated from the island.

Unburied shells are difficult to date; their colouration, however, can be preserved over long periods in favourable conditions as its carried by the mineral component of the shell and not only the periostracum. For example, Pfeiffer (1856) described *Bulimus extinctus*, the Pleistocene form of *Drymaeus virgulatus* from St. Croix, based on a shell with a preserved colour pattern (“brown spots on the shell”). On the other hand, a broad age estimate is possible for the specimens recovered from the exposed sections of the North Frigate Bay sand ridge. The formation of these sand ridges implies that the sea level was close to its current position, suggesting an age no older than the mid-Holocene, when global sea levels stabilised, approaching their present-day position (Khan *et al.*, 2017). Moreover, archaeological excavations in the Caribbean have shown that shell remains buried in such ridges are generally between half a millennium to a few thousand years old (Bertran, 2012; Guibert *et al.*, 2017; Lopez, 2019), and thus related to the Amerindian occupation of the islands. In the Lesser Antilles, this period spans from 6000 to 500 years before present (Napolitano *et al.*, 2019). It can therefore be assumed that the fragments collected in North Frigate Bay attest to the past presence of *D. virgulatus* on the island during the pre-Columbian period. This assumption can be confirmed by additional research including the implementation of a precise dating program, which is however beyond the scope of this work.

The distribution of *Drymaeus virgulatus* is Caribbean, including the islands of Hispaniola (Espinosa & Robinson, 2021), Puerto Rico (Van der Schalie, 1948), the British and American Virgin Islands (Pilsbry, 1899), the islands of Anguilla Bank (Hovestadt & Neckheim, 2020), St. Eustatius (Van Leeuwen & Hewitt, 2016), Antigua (Pilsbry & Brown, 1914), and the ABC Islands (Hovestadt & van Leeuwen, 2017). The identification of the taxon on St. Kitts indicates that the distribution of this taxon was more widespread than it is today, extending southward in the Lesser Antilles as far as St. Kitts, if not further. For example, the species was mentioned as occurring on Guadeloupe by Mazé (1883) in the second half of the 19th century and has not been reported during recent surveys (Bouchet & Pointier, 1998; Bertrand, 2001; Charles, 2015), leading to questions being posed as to the reliability of the mention (Charles, 2015) or even a possible error in the reported locality (Bertrand, 2001). However, it is also possible that this species was present in the past and has now been extirpated from Guadeloupe, similar to the case of St. Kitts. The latter hypothesis is supported by the observation that the site from which the specimen was collected in the 19th century (i.e. the beach of the slave cemetery at Le Moule, now known as *Plage de l'Autre Bord*) was intensively developed in the second half of the 20th century. Finally, similarly to St. Kitts, Pilsbry (1899) reported *D. liliaceus* on Dominica, where it is absent today (Robinson *et al.*, 2009). The finding of shells of *D. virgulatus* on St. Kitts thus raises questions concerning the potential past presence of this taxon in both Guadeloupe and Dominica and, more broadly, the entire central part of the Lesser Antilles. Additional data is, however, still needed to explore this possibility, for example, by determining the species represented by snail shells collected during archaeological excavations.

The land snail *Drymaeus virgulatus* is an arboreal species typically found in dry coastal environments (Mazé, 1890; Van Buurt, 2016). These already particularly fragile environments were also the first to be settled and exploited during the colonial period (Watts, 1987). The combination of these factors ultimately led to the destruction of most of the dry forests in the West Indies (Lugo *et al.*, 1981). In St. Kitts, the extent of historical exploitation of the low-lying parts of the island, which could potentially host dry forests, precluded the preservation of any patch of the original forest (Beard, 1949). This interpretation is further supported by Van Buurt's (2016) report of a close relationship between *D. virgulatus* and a limited number of plant species, especially *Guaiacum officinale*, a tree of the Caribbean dry forest that was once well represented on the island (Lindsay & Horwith, 1999) and is now absent from St. Kitts (Barstow, 2019). The disappearance of this tree species on which *D. virgulatus* depended from the island's dry forests is thus sufficient to explain the extirpation of the snail. It therefore appears highly likely that the historical transformation of this environment to be the root cause of the extirpation of *D. virgulatus*. The chronological resolution for this species' past presence on St. Kitts is still too imprecise to reliably test this hypothesis. Future work that incorporates material from archaeological excavations should allow the impact of environmental changes on this species to be better evaluated. In addition, the timing of these historic period human-induced environmental changes equally fit with their being responsible for the extirpation of *D. virgulatus* from Guadeloupe. It is also consistent with the possible past presence of the snail on Tintamarre Island, where the disappearance of multiple invertebrate and vertebrate species has been interpreted as resulting from the historical exploitation of the island (Bochaton *et al.*, 2020).

Finally, our results provide only limited insights concerning large specimens (shell heights greater than 29–30 mm), represented by subfossil fragments from St. Kitts. These large specimens are, however, absent from the sample of fresh specimens from the islands of the Anguilla Bank. One potential explanation is that this difference in size reflects population-level variation between the different islands. For instance, Baker (1924: 82) reported differences in size between collections from the different islands of the Netherlands Antilles. According to this hypothesis, *D. virgulatus* would be smaller on the islands of the Anguilla Bank compared to those from St. Kitts. However, the large size of the specimens collected from Tintamarre is inconsistent with this hypothesis. This would support differences in size reflecting another phenomenon, for example, diachronic variation in snail size. Such variations are well known (Goodfriend, 1986). Moreover, the form *Drymaeus extinctus* from the Pleistocene deposits of St. Croix, first named by Pfeiffer (1856) and later synonymized with *D. virgulatus* by Pilsbry (1899), is characterized by their large size. The presence of large specimens in St. Kitts and their current absence from the islands of the Anguilla Bank would argue in favour of the reduction in the shell size of *D. virgulatus* populations over time. This phenomenon of size reduction has previously been reported for *Pleurodonte lucerna* populations in Jamaica, which Goodfriend (1987) described for the last two millennia as being related to climate change. However, multiple factors can induce population-level variations in shell size (Goodfriend, 1986). As the morphological response of terrestrial gastropods to environmental variations is species specific (Goodfriend, 1992), an expanded database of *D. virgulatus* specimens is necessary to test this. In this respect, the integration of fossil and archaeological material is of primary interest for further exploring this question.

## ACKNOWLEDGMENTS

This study was conducted as a part of the ECSIT Project of the CNRS with a financial support from the European PO-FEDER program (grant no. 2016-FED-503), the Guadeloupe Regional Council, the DAC of Guadeloupe (PCR Extinctions), and the CNRS (SEEG ECSIT). The author thanks Thomas Cojon, who cleaned the field samples, Anna Ruffa, who kindly edited the Spanish summary, Brad Gravina for English language editing, and Laurent Charles and Bram Breure for their constructive comments and suggestions.

## LITERATURE CITED

- Baker, H. B. 1924. Land and freshwater molluscs of the Dutch Leewards islands. *Occasional Papers of the Museum of Zoology-University of Michigan*, 152: 1–160.
- Bailon, S., C. Bochaton, & A. Lenoble. 2015. New data on Pleistocene and Holocene herpetofauna of Marie Galante (Blanchard Cave, Guadeloupe Islands, French West Indies): Insular Faunal Turnover and Human Impact. *Quaternary Science Reviews*, 128: 125–137.
- Barstow, M. 2019. *Guaiacum officinale*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019:e.T33701A68085935. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20191.RLTS.T33701A68085935.en> (downloaded: 03 February 2021).
- Beard, J. S. 1949. *The natural vegetation of the Windward and Leeward Island*. Oxford Forestry Memoirs 21. Oxford, England: Clarendon Press, 192 pp.
- Bertrand, A. 2001. Notes préliminaires sur les mollusques terrestres de Guadeloupe. *Diren Guadeloupe, Basse-Terre*, 35 pp.
- Bertran, P. 2012. Dynamique côtière dans les Petites Antilles françaises et archéologie amérindienne. *Géologues*, 173: 91–94.
- Bochaton, C., R. Boistel, S. Grouard, I. Ineich, A. Tresset, & S. Bailon. 2019. Fossil Dipsadid Snakes from the Guadeloupe Islands (French West-Indies) and Their Interactions with Past Human Populations. *Geodiversitas*, 41(12): 501–522.
- Bochaton, C., D. Cochard, M. Gala, J. Chalifour, & A. Lenoble. 2020. Initial observations of the subfossil fauna from Tintamarre island (Anguilla Bank, Lesser Antilles). *Quaternaire*, 31 (4): 327–340.
- Bochaton C., L. Charles, & A. Lenoble. 2021. Historical and fossil evidence of an extinct endemic species of *Leiocephalus* (Squamata: Leiocephalidae) from the Guadeloupe Islands. *Zootaxa*, 4297 (3): 383–409.
- Bonnissent, D., N. Serrand, L. Bruxelles, P. Fouéré, S. Grouard, N. Sellier-Ségard, & C. Stouvenot. 2016. Archéoécologie des sociétés insulaires des Petites Antilles au Mésoindien, (213–260). In: Dupont, C., & G. Marchand (Eds.), *Archéologie des chasseurs-cueilleurs maritimes. De la fonction des habitats à l'organisation de l'espace littoral*. Société Préhistorique française, Paris.
- Bouchet, P., & J.-P. Pointier. 1998. Les mollusques terrestres et dulçaquicoles de la Guadeloupe. Rapport d'étude. *National Museum of Natural History, Paris*, 25 pp.

- Breure, A. S. H. 1974. Caribbean land molluscs: Bulimulidae, I. *Bulimulus*. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands*, 45: 1–80.
- Breure, A. S. H., A. Hovestadt, A. Fields, & D. G. Robinson. 2016. The land Mollusca (Gastropoda) of Saint Kitts and Nevis (Lesser Antilles), with description of a new species. *Nautilus*, 130 (2): 27–52.
- Charles, L. 2015. Mollusques terrestres de l'archipel de la Guadeloupe, Petites Antilles. *DEAL Guadeloupe, Basse-Terre*, 100 pp.
- Cooke, S. B., L. M. Davalos, A. M. Mychajliw, S. T. Turvey, & N. S. Upham. 2017. Anthropogenic extinction dominates Holocene declines of West Indian mammals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48: 301–327.
- Espinosa, A., & D. G. Robinson, 2021. Annotated checklist of the terrestrial mollusks (Mollusca: Gastropoda) from Hispaniola island. *Novitates Caribaea*, 17: 71–146.
- Fitzpatrick, S. M. 2010. On the shoals of giants: natural catastrophes and the overall destruction of the Caribbean's archaeological record. *Journal of coastal conservation*, 16 (2): 173–186.
- Gala, M., & A. Lenoble. 2015. Evidence of the former existence of an endemic Macaw in Guadeloupe, Lesser Antilles. *Journal of Ornithology*, 156 (4): 1061–1066.
- Goodfriend, G. A. 1986. Variation in land-snail shell form and size and its causes: A Review. *Systematic Zoology*, 35 (2): 204–223.
- Goodfriend, G. A. 1987. Late Holocene morphological changes in a Jamaican land snail: evidence for changes in rainfall (123–126). In: Berger, W. H. & L. D. Labeyrie (Eds.), *Abrupt Climatic Change: Evidence and Implications*. D. Reidel Publishing Co., Dordrecht.
- Goodfriend, G. A. 1992. The use of land snail shells in paleoenvironmental reconstruction. *Quaternary Science Reviews*, 11 (6): 665–685.
- Guibert J.-S., C. Stouvenot, & F. Leroy. 2017. Formation processes of maritime archaeological sites in Guadeloupe (French West Indies): A first approach. In: A. Capraso (Ed.), *Formation Processes of Maritime Archaeological Landscapes*. Springer Nature, Cham: 189–209.
- Hovestadt, A., & C. M. Neckheim. 2020. A critical checklist of the non-marine molluscs of St. Martin, with notes on the terrestrial malacofauna of Anguilla and Saint-Barthélemy, and the description of a new subspecies. *Folia Conchyliologica*, 57: 1–38.
- Hovestadt, A., & S. Van Leeuwen. 2017. Terrestrial molluscs of Aruba, Bonaire and Curaçao in the Dutch Caribbean: An Updated Checklist and Guide to Identification. *Vita Malacologia*, 16: 1–39.
- Jones, A. R. 1985. Dietary change and human population at Indian Creek, Antigua. *American Antiquity*, 50 (3): 518–536.
- Kemp, M. E., & E. A. Hadly. 2016. Early Holocene turnover, followed by stability, in a Caribbean lizard assemblage. *Quaternary Research*, 85 (2): 255–261.

- Khan, N. S., E. Ashe, B. P. Horton, A. Dutton, R. E. Kopp, G. Brocard, S. E. Engelhart, D. F. Hill, W. R. Peltier, C. H. Vane, & F. N. Scatena. 2017. Drivers of Holocene sea-level change in the Caribbean. *Quaternary Science Reviews*, 155: 13–36.
- Lindsay, K., & B. Horwith. 1999. *A vegetation classification of St. Kitts and Nevis: Implications for conservation*. Island Resources Foundation, St. John's (Antigua), 68 pp.
- Lopez Belando, A. J. 2019. *El poblado taíno de Playa Grande*. Publicaciones de la Academia de Ciencias de la República Dominicana. Santo Domingo, Dominican Republic, 299 pp.
- Lugo, A. E., R. Schmidt, & S. Brown. 1981. Tropical Forests in the Caribbean. *Ambio*, 10 (6): 318–324.
- Mazé, H. 1883. Catalogue révisé des mollusques terrestres et fluviatiles de la Guadeloupe et de ses dépendances. *Journal de Conchyliologie*, 31: 5–54.
- Mazé, H. 1890. Complément au catalogue révisé des mollusques terrestres et fluviatiles de la Guadeloupe et ses dépendances. *Journal de conchyliologie*, 38: 19–34.
- Napolitano, M. F., R. J. Di Napoli, J. H. Stone, M. J. Levin, N. P. Jew, B. G. Lane, J. T. O'Connor, & S. M. Fitzpatrick. 2019. Reevaluating human colonization of the Caribbean using chronometric hygiene and Bayesian modeling. *Science Advances* 5, no eaar 7806 (2019): 11 pp.
- Pfeiffer, L. 1856. Beiträge zur Molluskenfauna Westindiens. *Malakozoologische Blätter*, 2: 98–106.
- Pilsbry, H. A. 1897–1898. *Manual of conchology, structural and systematic. Second series: Pulmonata, Vol. 11 - American Bulimulidae: Bulimulus, Neopetraeus, Oxychona, and South American Drymaeus*. Philadelphia: Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 446 pp.
- Pilsbry, H. A. 1899. *Manual of conchology, structural and systematic. Second series: Pulmonata, Vol. 12 - American Bulimulidae: North American and Antillean Drymaeus, Meiostracus, Orthalicinae and Amphibuliminae*. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, 258 pp.
- Pilsbry, H. A., & A. P. Brown. 1914. List of land and fresh-water mollusks of Antigua. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 66 (2): 429–431.
- Pregill, G. K., D. W. Steadman, & D. R. Watters. 1994. Late quaternary vertebrate faunas of the Lesser Antilles: Historical components of Caribbean biogeography. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 30: 1–51.
- Robinson, D. G., A. Hovestadt, A. Fields, & A. S. H. Breure. 2009. The land mollusca of Dominica (Lesser Antilles), with notes on some enigmatic or rare species. *Zoologische Mededelingen*, 83: 615–650.



- Serrand, N. 2005. Les restes de mollusques du site saladoïde moyen-tardif du Diamant à Dizac, Martinique (450–700 apr. J.-C.) : une exploitation entre mer et mangrove. Résultats préliminaires (159–168). In: Tavaréz Maria, C. & M. A. García Arevalo, *Proceedings of the 20th international Congress of the Association for Caribbean archaeology*. Santo Domingo, República Dominicana: Museo del Hombre Dominicano y Fundación García Arévalo.
- Stoetzel, E., A. Royer, D. Cochard, & A. Lenoble. 2016. Late Quaternary changes in Bat palaeobiodiversity and palaeobiogeography under climatic and anthropogenic pressure: new insights from Marie-Galante, Lesser Antilles. *Quaternary Sciences Reviews*, 143: 150–174.
- Stouvenot, C., S. Grouard, S. Bailon, D. Bonnissent, A. Lenoble, N. Serrand, & V. Sierpe. 2014. L'abri sous roche Cadet 3 (Marie-Galante): un gisement à accumulations de faune et à vestiges archéologiques (126–140). In: Bérard, B. (Ed.), *Proceedings of the 24th international Congress of the Association for Caribbean archaeology*. Fort-de-France, Martinique, IACA.
- Van Buurt, G. 2016. Field observations on some Curaçao landsnails, and new records for its fauna. *Folia Conchylologica*, 34: 1–16.
- Van der Schalie, H. 1948. *The land and fresh-water mollusks of Puerto Rico*. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan 70. University of Michigan Press, Ann Arbor, 134 pp.
- Van der Valk, L. 1987. De fossiele en recente malacofauna van Sint Eustatius en het verband met de jongste geologische geschiedenis van het eiland. *Spirula*, 236: 280–283.
- Van Leeuwen, S., & S. J. Hewitt. 2016. Molluscs of St. Eustatius. In B.W. Hoeksema (Ed.), *Marine Biodiversity Survey of St. Eustatius, Dutch Caribbean, 2015*. Naturalis Biodiversity Center & ANEMOON Foundation, Leiden: 83–112.
- Watts, D. 1987. *The West Indies. Patterns of development, culture and environmental change since 1492*. Cambridge Studies in Historical Geography. Cambridge University Press, Cambridge, 609 pp.

[Recibido: 24 de febrero, 2021. Aceptado para publicación: 29 de mayo, 2021]



*Notas*








FIRST RECORD OF *PHYLLOCOPTRUTA MUSAE*  
(ACARI: PROSTIGMATA: ERIOPHYIDAE)  
IN THE NEOTROPICS, IN HISPANIOLA

**Primer registro de *Phyllocoptruta musae*  
(Acari: Prostigmata: Eriophyidae) en el Neotrópico, en la Hispaniola**

Cristina A. Gómez-Moya<sup>1\*</sup>, James W. Amrine Jr.<sup>2</sup>, Carlos H.W. Flechtmann<sup>3</sup>,  
Dionicio Campos<sup>4</sup>, Denise Navia<sup>5</sup>, Pablo Suárez<sup>6</sup>

<sup>1</sup>Universidad Tecnológica del Cibao Oriental, UTECO, Cotui, República Dominicana;  [orcid.org/0000-0002-6456-6500](https://orcid.org/0000-0002-6456-6500).

<sup>2</sup>Universidad Virginia Occidental, Morgantown, WV, Estados Unidos;  [orcid.org/0000-0001-5434-8828](https://orcid.org/0000-0001-5434-8828), [james.amrine@mail.wvu.edu](mailto:james.amrine@mail.wvu.edu). <sup>3</sup>Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, ESALQ/Universidad de São Paulo, USP-Campus Piracicaba, SP, Brasil;  [orcid.org/0000-0001-7745-8544](https://orcid.org/0000-0001-7745-8544), [chwflech@usp.br](mailto:chwflech@usp.br). <sup>4</sup>Fertilizantes Químicos Dominicanos, FERQUIDO;  [orcid.org/0000-0003-4091-1872](https://orcid.org/0000-0003-4091-1872), [dioniciocampos08@gmail.com](mailto:dioniciocampos08@gmail.com). <sup>5</sup>Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement (INRAE), UMR CBGP, 34988 Montferrier sur Lez, France;  [orcid.org/0000-0003-3716-4984](https://orcid.org/0000-0003-3716-4984), [denise.navia@inrae.fr](mailto:denise.navia@inrae.fr). <sup>6</sup>Instituto Dominicano de Investigaciones Agropecuarias y Forestales- IDIAF;  [orcid.org/0000-0002-2129-9991](https://orcid.org/0000-0002-2129-9991), [psuarez2010@hotmail.com](mailto:psuarez2010@hotmail.com). \*Corresponding author: [crigomezmoia@gmail.com](mailto:crigomezmoia@gmail.com).

#### ABSTRACT

The banana rust mite, *Phyllocoptruta musae* Keifer, is reported for the first time from the Neotropics, in the Dominican Republic. The current known distribution of this pest is provided. Comparisons are made to other Neotropical species of *Phyllocoptruta* genus, and descriptions with photos are provided of the injury to plants.

*Keywords:* Mite, eriophyid, Musaceae, Caribbean, Dominican Republic.

#### RESUMEN

El ácaro que provoca el bronceado del plátano, *Phyllocoptruta musae* Keifer, es reportado por primera vez en el Neotrópico, en República Dominicana. La actual distribución de esta plaga es aportada. Se realizan comparaciones con otras especies del género *Phyllocoptruta* presentes en el Neotrópico y descripciones con fotos de los daños provocados en las plantas.

*Palabras clave:* Ácaro, eriófito, Musaceae, Caribe, República Dominicana.

The species *Phyllocoptruta musae* Keifer, 1955 (Acari: Prostigmata: Eriophyidae) was described from Queensland, Australia and it has as hosts species of the Musaceae family, with the host type *Musa x paradisiaca* L. (Keifer, 1955). These plants are cultivated in the Western Hemisphere from the Canary Islands in Spain to South America, (except Chile and Uruguay) including the Caribbean region, California, Louisiana, Florida, the Bahamas, half of Algeria, most of West Africa and south to Ghana (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la agricultura [FAO], 2019). In the Eastern Hemisphere distributions of *P. musae* have been only reported from three countries: Australia, specifically in the state of Queensland (Keifer, 1955), China, in the autonomous region of Guangxi Zhuang (Li *et al.*, 2007) and on Hainan Island (Tan *et al.*, 2014), and in Thailand (Chandrapatya *et al.*, 2016). In the Dominican Republic, country located on the Caribbean Island Hispaniola, it was found in the Línea Noroeste region, in banana plantations (Gran Enano and Williams hybrids) located in the Valverde and Monte Cristi provinces. The alert about this species of eriophyid in the Dominican banana plantations was given through a video that circulated on social networks since October 08, 2020, made by Eng. Dionicio Campos at the Mr. Antonio Bonilla's farm, located in El Charco, Guayacanes, Laguna Salada, Valverde province (19°36'45.6"N 71°05'02.2"W).

For the identification of the eriophyid that was affecting the banana plantations in the Línea Noroeste region, two samplings were carried out (Table I). The first sampling was conducted on October 15, 2020 in the localities from Valverde province: El Charco, Guayacanes, Laguna Salada (farmer Antonio Bonilla, 19°36'45.6"N 71°05'02.2"W); Jaibón, Laguna Salada (farmers Julio Cabrera and Ramón Perdomo). And from Monte Cristi province in Cerro Gordo, La Caída, Piloto Abajo (farmer Ramón Tejada, 19°36'02.9"N 71°13'41.2"W). This first sampling was carried out in collaboration with Eng. Campos, farmers Antonio Taveras and Víctor Eric Rodríguez, a student from the Technological University of Cibao Oriental, UTECO Mariely Jerez; as well as Roberto Polanco and Jonathan Gabriel Castillo, technicians from the company Bananos Ecológicos de la Línea Noroeste, BANELINO. In collaboration with Eng. Pablo Suárez, from the Dominican Institute of Agricultural and Forestry Research - IDIAF, on October 29, 2020 a second sampling was carried out in the following locations: El Charco, Guayacanes, Laguna Salada in Valverde province (farmers Salutina Campos, 19°35'48.5"N 71°04'39.3"W and Rubén D. Ferreira, 19°36'01.8"N 71°04'51.1"W) and in Los Cerros, Hatillo Palma, in Monte Cristi province (farmer Salvador Estévez 19°40'22.6"N 71°11'31.4" W and 19°40'14.9"N 71°11'42.0"W).

For identification, specimens of the eriophyid were taken directly from the banana leaves and placed in ethyl alcohol 70 %. Subsequently, microscopy slides were mounted using Hoyer's medium, which were kept for three weeks in an oven at 50 °C, until clarified in the UTECO Plant Protection laboratory, located in Cotui, Sánchez Ramírez province. For additional confirmation of the species, original descriptions were reviewed (Keifer, 1955) and samples in 70 % alcohol were sent to Professor J. Amrine from West Virginia University, Morgantown, WV, United States, and photographs to Professor Carlos Flechtmann from the University of São Paulo, USP-Campus Piracicaba, SP, Brazil.

In the plants, high populations on the flag leaf and brown and chlorotic streaks were observed on the bundle of young leaves when there were high populations on the underside. (Fig.1). Also, brown spots were observed on young leaves, as well as rachis and pseudostem (Fig. 2). In fruits, *P. musae* can also cause spotting (Keifer, 1955).

Specimens of this mite are kept in microscopy slides and 70 % alcohol in the laboratory of the UTECO and at West Virginia University, Morgantown, WV, United States.

Table I. Places sampled in the Línea Noroeste region from the Dominican Republic

Provincia	Localities	Coordinates	Farmers
Valverde	El Charco, Guayacanes, Laguna Salada	19°36'45.6"N 71°05'02.2"W	Antonio Bonilla
		19°35'48.5"N 71°04'39.3"W	Salutina Campos
		19°36'01.8"N 71°04'51.1"W	Rubén D. Ferreira
	Jaibón, Laguna Salada	–	Julio Cabrera
		–	Ramón Perdomo
Monte Cristi	Cerro Gordo, La Caída, Piloto Abajo	19°36'02.9"N 71°13'41.2"W	Ramón Tejada
		19°40'22.6"N 71°11'31.4" W	Salvador Estévez
	Los Cerros, Hatillo Palma	19°40'14.9"N 71°11'42.0"W	Salvador Estévez

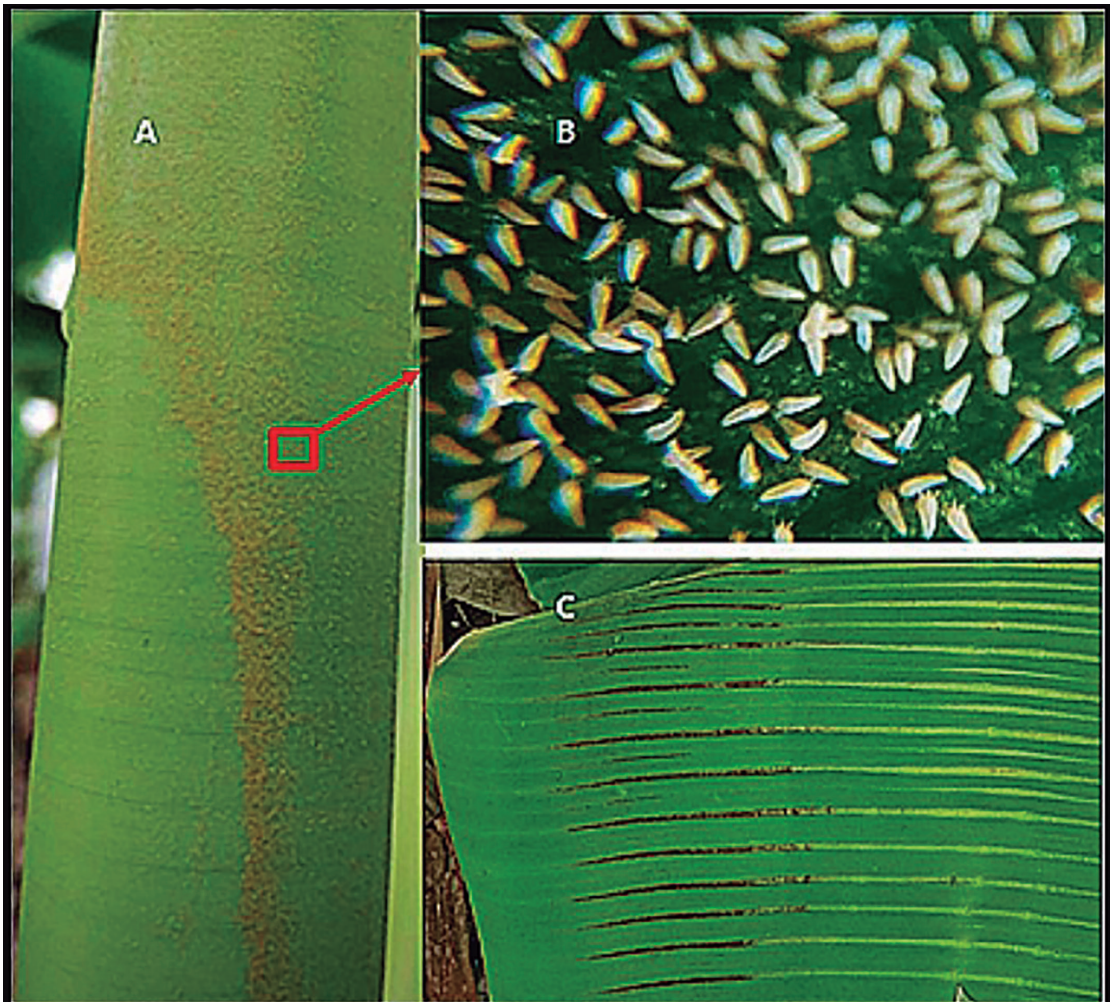


Figure 1. Populations of *Phyllocoptruta musae* on the flag leaf of young plant (A–B) and symptoms in the bundle of young leaves (C). Photos: D. Campos and Cristina Gómez. El Charco, Guayacanes, Valverde. October 15, 2020.

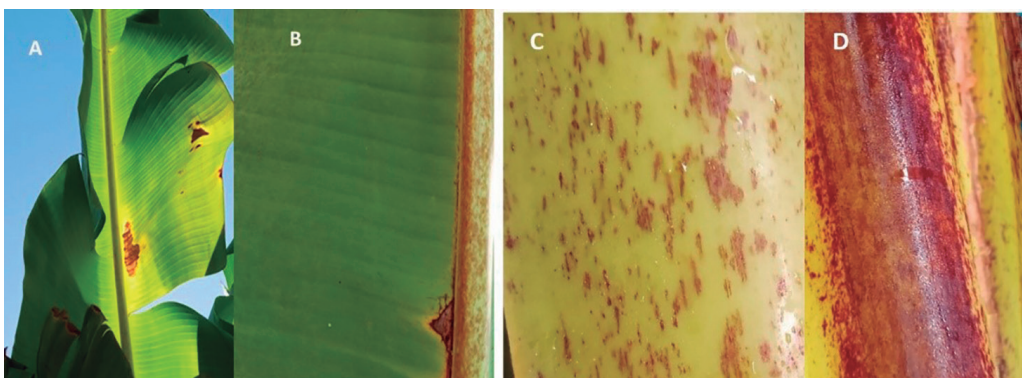


Figure 2. Brown spots on young leaves (A–B), rachis (C) and pseudostem (D). Photos: Cristina Gómez and Pablo Suarez. Los Cerros, Hatillo Palma, in Monte Cristi. October 29, 2020.



The banana rust mite *P. musae* has the seta *bv* absent on femur I, which is present in femur II. The seta of the tibia is basal and small, approximately 3  $\mu\text{m}$  (Keifer, 1955). It is distinguished from *P. oleivora* (Ashmead, 1879), which has citrus plants as hosts and so far the only species of the genus reported in Hispaniola (Perez-Gelabert, 2020). Keifer (1955) reported that *P. musae* can be distinguished from *P. oleivora*, mainly by the elongate tibiae. The tibiae and tarsi are about the same length, being about 6 $\mu\text{m}$  long in *P. oleivora*; however in *P. musae* the tibiae is around 13 $\mu\text{m}$  long. Besides that, *P. oleivora* has five rays in the empodium and a smooth coxal area; while *P. musae* has four rays in the empodium and the coxal area ornamented with many short lines (Li *et al.*, 2007; Xue *et al.*, 2010) (Fig. 3).

According Flechtmann *et al.* (2000), *P. musae* is close to *P. antillana* Flechtmann 2000 in having the female genital coverflap with a well differentiated area basally; in *P. musae* this area is outlined with short longitudinal dashes; while in the *P. antillana* this area has 3 transverse complete lines. This last species of eriophyid is hosts of *Sapium caribaeum* (Euphorbiaceae) and reported from Guadeloupe, the French Antilles in Caribbean region (Flechtmann *et al.*, 2000).

It was possible to verify that the specimens collected in the Linea Noroeste region, in all sampling localities from the Valverde and Monte Cristi provinces (Table I), correspond to the *P. musae* species. This mite is probably more widespread. Careful searches should be made wherever bananas are grown. This is the first report of the banana rust mite in the Neotropics and even in the Americas. Severe symptoms and high populations of this eriophyid mite observed in Dominican Republic alert to the need of adoption of prevention and control measures to minimize its impact in the whole region, specially in banana production countries.

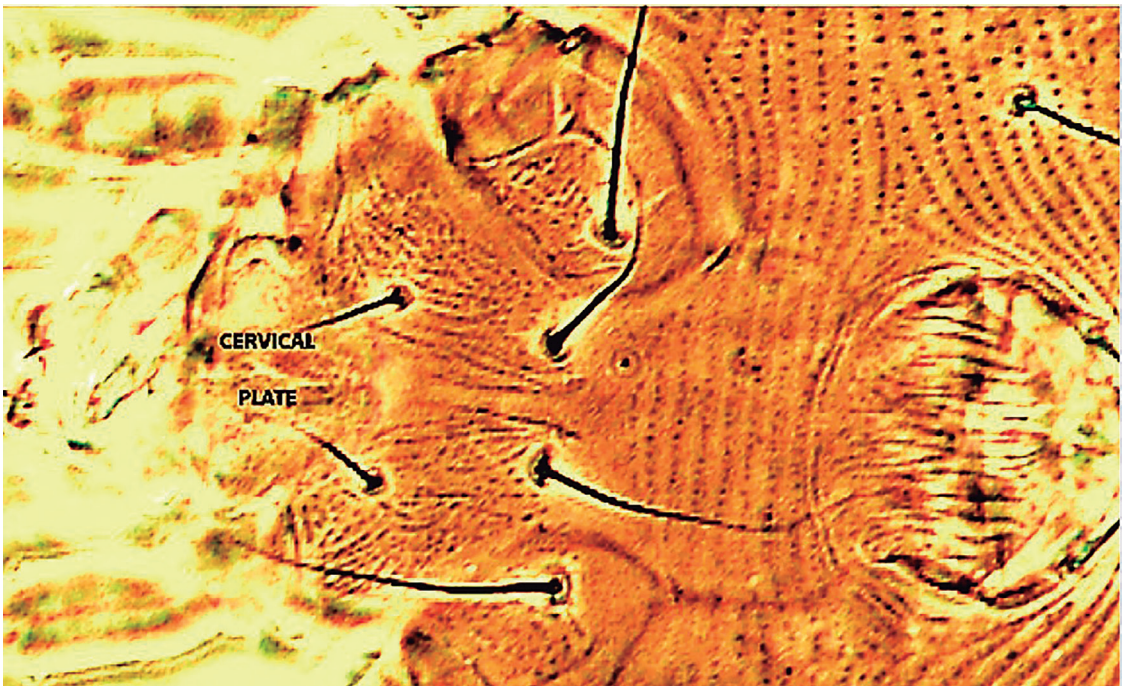


Figure 3. Coxal area of *Phyllocoptruta musae* Keifer, showing short lines. Photo by J. W. Amrine Jr.



## ACKNOWLEDGMENTS

To the engineers Antonio Taveras and Víctor Eric Rodríguez and other farmers from the Línea Noroeste. As well as to Mariely Jerez, UTECO's student, Roberto Polanco and Jonathan Gabriel Castillo from BANELINO. Also to marriage Luis Felipe and France Suriel. To all of them, for their collaboration.

## LITERATURE CITED

- Chandrapatya, A., P. Konvipasruang, & J. W. Amrine Jr. 2016. Present status of eriophyoid mites in Thailand. Proceedings of the International Congress of Acarology, 2014, Tokyo, *Journal of the Acarological Society of Japan*, 25 (S1): 83–107.
- Flechtmann, C. H. W., S. Kreiter, J. Etienne, & G. J. de Moraes. 2000. Plant mites (Acari) of the French Antilles. 4. Eriophyidae (Prostigmata). *Acarologia*, 40: 321–342.
- Keifer, H. H. 1955. Eriophyid studies XXIII. *Bulletin of the California Department of Agriculture*, 44: 126–130.
- Li, D.-W., G.-Q. Wang, & S.-G. WEI. 2007. A new genus and three new species of Phyllocoptinae (Acari: Eriophyidae) from South China. *Zootaxa*, 1587: 53–59.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la agricultura (FAO). 2019. Datos sobre alimentación y agricultura: FAOSTAT. <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC> (access: april 7, 2021).
- Perez-Gelabert, D. E. 2020. Checklist, Bibliography and Quantitative Data of the Arthropods of Hispaniola. *Zootaxa*, 4749 (1): 001–668.
- Tan, M.-C., L.-F. Huang, Y.-G. Fu, & G.-Q. Wang. 2014 One new genus and two new species of Phyllocoptini (Acari: Eriophyidae) from Hainan Island, South China. *International Journal of Acarology*, 40 (7): 513–518.
- Xue, X.-F., Z.-W. Song, & X.-Y. Hong. 2010. Review of *Phyllocoptruta*, with descriptions of two new species (Acari: Eriophyoidea). *Annals of the Entomological Society of America*, 103 (5): 697–705.

[Recibido: 20 de abril, 2021. Aceptado para publicación: 6 de mayo, 2021]

OLIGOQUETOFAGIA POR *ANOLIS SAGREI* Y NECTARIVORÍA  
POR *ANOLIS PORCATUS* (SQUAMATA: DACTYLOIDAE):  
NUEVAS OBSERVACIONES

**Oligochaetophagy by *Anolis sagrei* and nectivory by  
*Anolis porcatu*s (Squamata: Dactyloidae): new observations**

Luis F. de Armas

Apartado Postal 4327, San Antonio de los Baños, Artemisa 38100, Cuba;  [orcid.org/0000-0002-9096-3382](https://orcid.org/0000-0002-9096-3382),  
[luisdearmas1945@gmail.com](mailto:luisdearmas1945@gmail.com).

RESUMEN

Nuevas observaciones de campo confirman que la ingestión de lombrices de tierra (Oligochaeta) por *Anolis sagrei* no es un evento tan raro como se creía. De igual modo, las observaciones realizadas en tres inviernos consecutivos (2019, 2020, 2021), durante la temporada de floración de las orquídeas *Cattleya lueddemanniana* y *Guarianthe skinneri*, ratifican que la nectarivoría es un hábito regular en *Anolis porcatu*s.

*Palabras clave:* Oligochaeta, *Cattleya lueddemanniana*, *Guarianthe skinneri*, lagartos, dieta, orquídeas, Cuba, Antillas.

ABSTRACT

New field observations confirm that earthworms feeding by *Anolis sagrei* is most frequent that previously known. On the other hand, observations during the flowering season of the orchids *Cattleya lueddemanniana* and *Guarianthe skinneri*, in three consecutive winters (2019, 2020, 2021), clearly showed that nectivory by *Anolis porcatu*s is a regular behavior.

*Keywords:* Oligochaeta, *Cattleya lueddemanniana*, *Guarianthe skinneri*, lizards, diet, orchids, Cuba, Antilles.

Las lagartijas *Anolis sagrei* Cocteau en Duméril y Bibron, 1837 y *A. porcatu*s Gray, 1841, son especies oportunistas y generalistas de amplia distribución en Cuba, donde son nativas y, además, muy frecuentes en áreas urbanas, principalmente en jardines, patios y edificaciones (Rodríguez Schettino, 1999; Powell y Henderson, 2008). Al igual que sus congéneres, ambas se alimentan básicamente de insectos, aunque se conoce que pueden incorporar a su dieta otros elementos, incluso congéneres (depredación intragremial) o representantes de su propia especie (canibalismo) (Henderson y Powell, 2009).

En el caso de *A. sagrei*, además puede consumir arácnidos (arañas, pseudoescorpiones, ácaros), isópodos, ciempiés y gasterópodos (Henderson y Powell, 2009) y con menos frecuencia, ingiere oligoquetos (Iturriaga y Armas, 2019); también se ha observado que, en ambientes urbanos, ocasionalmente come frutas y residuos alimentarios domésticos (L. F. de Armas, observaciones personales).

Sobre la base de tres eventos de depredación observados durante un semestre en 2018, Iturriaga y Armas (2019) sugirieron que probablemente las lombrices de tierra no fueran elementos tan raros en la dieta de *A. sagrei*, hipótesis que ha sido corroborada mediante nuevas observaciones realizadas en el mismo lugar de las precedentes, las cuales se detallan a continuación.

El 01 de mayo de 2019, a las 15:41 hr, una hembra adulta de *A. sagrei* fue detectada sobre un pequeño bloque de concreto, a 17 cm del suelo, mientras mordía repetidamente a una lombriz de tierra (Fig. 1A), hasta que en una de las veces logró arrancarle un pedazo de aproximadamente 2.5 cm y en menos de dos minutos se lo tragó (Fig. 1B).



Figura 1. *Anolis sagrei* (macho) ingiriendo lombriz de tierra. A, mordiénola repetidamente. B, tragándola. C, ingiriéndola sobre hojarasca. D, tragándola mientras percha en una rama. Observaciones realizadas en el patio de una residencia urbana de San Antonio de los Baños, occidente de Cuba (A y B: 01 de mayo, 2019; C y D: 14 de febrero, 2021).

El 14 de febrero de 2021, a las 13:15 hr, fue avistado un macho adulto de longitud hocico-cloaca (LHC) = 55 mm, que atacaba a una lombriz de tierra de aproximadamente 35 mm de longitud (Fig. 1C). Tras las primeras mordidas, el lagarto logró desprenderle un pequeño trozo y comérselo. De inmediato continuó atacándola, hasta que consiguió capturarla, tras lo cual corrió a treparse en el tronco de un pequeño limonero (*Citrus* sp.) situado a 0.5 m del lugar de la captura y se posicionó a 20 cm del suelo (Fig. 1D), donde terminó de ingerirla. A las 13:28 hr ya la había deglutido totalmente, tras lo cual ocupó un nuevo sitio para perchar: la maceta de una planta de jardín, a 15 cm del suelo.

Entre los lagartos anolinos cubanos, las lombrices de tierra han sido registradas como parte de la dieta de dos especies: *A. sagrei* y *A. porcatus* (Armas e Iturriaga, 2019; Iturriaga y Armas, 2019). Al parecer, la ingestión de oligoquetos por la primera especie parece ser más frecuente que en la segunda, lo cual pudiera estar relacionado con el nicho estructural que normalmente ocupa (Rodríguez Schettino *et al.*, 1999); en tanto *A. porcatus* domina un estrato más alto (en especial los machos adultos), por lo que tiene menos probabilidades que



*A. sagrei* de ingerir estas presas. Los eventos de consumo de oligoquetos por *A. sagrei* previamente reportados (Iturriaga y Armas, 2019) fueron observados en los meses de julio, agosto y septiembre; en tanto los del presente trabajo corresponden a febrero y mayo, por lo que posiblemente estos invertebrados formen parte de su dieta durante todo el año.

En el caso de la lagartija verde común, *A. porcatius*, su dieta también puede incluir renacuajos (L. V. Moreno en Rodríguez Schettino, 1999), otros tipos de artrópodos (arañas, escorpiones, isópodos y ciempiés), gasterópodos, oligoquetos (Henderson y Powell, 2009); así como frutas, residuos alimentarios domésticos (Armas e Iturriaga, 2019), e incluso excremento fresco de aves (Armas, 2021) y nata de leche (L. F. de Armas, observaciones personales). Por otra parte, el consumo de flores y néctar por esta especie ha sido reportado por algunos autores (Cajigas Gandia *et al.*, 2018; Armas, 2019; 2020). Según Armas (2020), la nectarivoría sobre las flores de *Cattleya lueddemanniana* (Orchidaceae), es una conducta relativamente común, la cual ha sido confirmada con observaciones posteriores efectuadas en el mismo sitio referido por este autor, detalladas a continuación.



Figura 2. *Anolis porcatius* (machos), alimentándose del néctar de dos especies de orquídeas. A-B, en *Cattleya lueddemanniana*, 18 de febrero, 2021; C-D, en *Guarianthe skinneri*, 15 y 16 de febrero, 2021. Observaciones realizadas en el patio de una residencia urbana de San Antonio de los Baños, occidente de Cuba. En D, el óvalo indica la ubicación del lagarto.

Durante todo el mes de febrero de 2021, se observaron varios machos y hembras adultos de *A. porcatius* que se alimentaban del néctar de dos especies de orquídeas ornamentales: *Cattleya lueddemanniana* (Figs. 2A-B) y *Guarianthe skinneri* (Bateman) Dressler & W. E. Higgins (Figs. 2C-D). El comportamiento alimentario fue similar al descrito por Armas (2020): los individuos que visitan las flores, por lo general acuden reiteradamente a las mismas, desde poco antes de las 09:00 hr hasta alrededor de las 17:30 hr.

Además de ingerir el néctar floral, las lagartijas capturaron muchas de las hormigas que deambulaban sobre las orquídeas, atraídas por el nutritivo líquido.

En Cuba, los hábitos nectarívoros únicamente se han reportado para *A. porcatus* y *A. allisoni* Barbour, 1928 (Valido, 2006; Cajigas Gandia *et al.*, 2018; Armas, 2020). Si bien Barrios Valdés *et al.* (2012: 167) mencionaron a *Anolis lucius* Duméril y Bibron, 1837, como visitante de las flores de *Leptocereus scopulophilus* Areces, 1993 (Cactaceae), solamente refirieron que estaba consumiendo polen e insectos. En el caso de *A. porcatus*, no hay dudas de que la nectarivoría constituye una conducta alimentaria regular, pues ha sido observada cientos de veces en tres temporadas consecutivas de floración de las dos especies de orquídeas ya mencionadas, pero mayormente en *C. lueddemanniana*.

Este representa el primer registro de consumo de néctar de las flores de *G. skinneri* por *A. porcatus*; y el segundo sobre las de *C. lueddemanniana* (véase Armas, 2020). A diferencia de lo argumentado para otros lagartos (Bègue *et al.*, 2014; Rose-Smyth, 2019), *A. porcatus* no contribuye a la polinización de ninguna de estas orquídeas, pues se limita a consumir el néctar disponible en el exterior de las flores, sin entrar en contacto con el polen.

#### AGRADECIMIENTOS

Una versión previa del manuscrito fue revisada por Manuel Iturriaga (Instituto de Ecología y Sistemática, La Habana), a quien el autor agradece sus útiles comentarios y sugerencias, así como la bibliografía amablemente facilitada. A los editores y revisores anónimos, por los oportunos señalamientos que permitieron mejorar la presentación del manuscrito.

#### LITERATURA CITADA

- Armas, L. F. de. 2019. Florivory by a Cuban Green Anole, *Anolis porcatus* (Squamata: Dactyloidae). *IRCF Reptiles & Amphibians*, 26 (2): 103–105.
- Armas, L. F. de. 2020. Nectar feeding on *Cattleya lueddemanniana* (Orchidaceae) by the Cuban Green Anole, *Anolis porcatus* (Squamata: Dactyloidae). *IRCF Reptiles & Amphibians*, 27 (2): 239–241.
- Armas, L. F. de. 2021. Coprophagy and cannibalism in the Cuban Green Anole, *Anolis porcatus* Gray, 1840 (Squamata: Dactyloidae). *IRCF Reptiles & Amphibians*, 28 (1): 30–31.
- Armas, L. F. de y M. Iturriaga. 2019. The Cuban Green Anole, *Anolis porcatus* (Squamata: Dactyloidae): catering is the best. *IRCF Reptiles & Amphibians*, 26 (1): 35–38.
- Barrios Valdés, D., L. R. González-Torres y A. Palmarola Bejerano. 2012. Biología de la polinización de *Leptocereus scopulophilus* (Cactaceae) en el Pan de Matanzas, Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 32–33: 163–168.
- Bègue, J-F., M. Sanchez, C. Michenaëu y J. Fournel. 2014. New record of day geckos feeding on orchid nectar in Reunion Island: can lizards pollinate orchid species. *Herpetological Notes*, 7: 689–692.
- Cajigas Gandia, A., J. Reina Carvajal y J. Torres López. 2018. An instance of nectarivory in a Cuban Green Anole, *Anolis porcatus* (Squamata: Dactyloidae). *IRCF Reptiles & Amphibians*, 25: 37–39.

- Henderson, R.W. y R. Powell. 2009. *Natural History of West Indian Reptiles and Amphibians*. University Press of Florida, Gainesville. 486 pp.
- Iturriaga, M. y L. F. de Armas. 2019. Predation of earthworms (Oligochaeta) by Cuban Brown Anoles, *Anolis sagrei* (Squamata: Dactyloidae). *IRCF Reptiles & Amphibians*, 26 (1): 49–50.
- Powell, R. y R.W. Henderson. 2008. Urban herpetology in the West Indies (389–404). En: Mitchell, J. C. y R. E. J. Brown (eds.), *Urban Herpetology. Herpetological Conservation*, vol. 3, Salt Lake City, Society for the Study of Amphibians and Reptiles.
- Rodríguez Schettino, L. 1999. Systematic accounts of the species (104–380). En Rodríguez Schettino, L. (ed.), *The Iguanid Lizards of Cuba*. University Press of Florida, Gainesville, FL. 428 pp.
- Rodríguez Schettino, L., M. Martínez Reyes y L. V. Moreno García. 1999. Ecology and behavior (36–58). En Rodríguez Schettino, L. (ed.), *The Iguanid Lizards of Cuba*. University Press of Florida, Gainesville, FL.
- Rose-Smyth, M. C. 2019. Role of a sweet-toothed anole (*Anolis conspersus*) in orchid pollination (235–241). En Stroud, J. T., A. J. Geneva y J. B. Losos (eds.), *Anolis Newsletter VII*. Washington University, St. Louis MO.
- Valido, A. 2006. *Anolis allisoni* (Allison's Anole/Camaleón Azul). Nectar feeding. *Herpetology Review*, 37: 461.



[Recibido: 02 de marzo, 2021. Aceptado para publicación: 18 de abril, 2021]



PRIMER REPORTE DEL PEZ *AMPHILOPHUS CITRINELLUS*  
(PERCIFORMES: CICHLIDAE) EN CUERPOS DE AGUA NATURAL  
PARA REPÚBLICA DOMINICANA

**First report of the fish *Amphilophus citrinellus* (Perciformes: Cichlidae)  
in natural water bodies for the Dominican Republic**

Enmanuel Montero-Fortunato<sup>1,2\*</sup> y José Infante<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidad Nacional Pedro Henríquez Ureña, Av. John F. Kennedy Km 7 1/2 Apartado Postal 1423, Santo Domingo, República Dominicana;  [orcid.org/0000-0002-4195-6581](https://orcid.org/0000-0002-4195-6581). <sup>2</sup>Consejo Dominicano de Pesca y Acuicultura, Autopista Duarte, Km 6 1/2, Edif. Agricultura. Jardines del Norte, Santo Domingo, República Dominicana;  [orcid.org/0000-0002-1624-1058](https://orcid.org/0000-0002-1624-1058), [jose.infante@codopesca.gob.do](mailto:jose.infante@codopesca.gob.do). \*Para correspondencia: [enmanuel.montero@codopesca.gob.do](mailto:enmanuel.montero@codopesca.gob.do).

RESUMEN

Se reporta por primera vez habitando de forma natural, la especie de pez ornamental *Amphilophus citrinellus* (Günther, 1864) para República Dominicana, en la presa de Hatillo, provincia Sánchez Ramírez. Se colectaron nueve especímenes y se utilizaron caracteres merísticos para su identificación. Se presume la introducción intencional de esta especie de alto potencial invasor en este cuerpo de agua.

*Palabras claves:* especie introducida, cíclido Midas, pez ornamental, comercio de acuarios.

ABSTRACT

The ornamental fish species *Amphilophus citrinellus* (Günther, 1864) is reported for the first time in natural water bodies for the Dominican Republic, living naturally in the Hatillo dam, Sánchez Ramírez province. Nine specimens were collected, and meristic characters were used for their identification. The intentional introduction of this highly invasive potential species into this body of water is presumed.

*Keywords:* introduced species, Midas cichlid, ornamental fish, aquarium trade.

Las especies exóticas invasoras son consideradas como una de las principales amenazas a la biodiversidad (Gurevitch y Padilla, 2004; Clavero y García-Berthou, 2005; Vié *et al.*, 2009; Aguirre-Muñoz y Mendoza, 2009). De hecho, ocupan el segundo lugar, luego de la pérdida de hábitat, como el principal desafío hacia las especies nativas y endémicas (Wilcove *et al.*, 1998; Clavero y García-Berthou, 2005; Simberloff *et al.*, 2013). Los organismos exóticos pueden afectar a las especies nativas por medio de diferentes mecanismos, entre los cuales destacan la hibridación, competencia por alimento y espacio, depredación, transferencia de patógenos, alteración del hábitat, desplazamiento, entre otros (Aguirre-Muñoz y Mendoza, 2009; Gozlan, *et al.*, 2010). Las invasiones de especies exóticas ocurren cuando los organismos son transportados a espacios nuevos por lo general distantes, donde sus descendientes proliferan, se diseminan y persisten (Mack *et al.*, 2000). Los nuevos espacios no presentan barreras naturales como depredadores o patógenos.

De todos los organismos con potencial para establecerse, las especies ornamentales de acuario se consideran particularmente invasivas. Un tercio de las especies acuáticas enlistadas dentro de las “100 especies exóticas invasoras más dañinas del mundo” por parte de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), son utilizadas en acuarios ornamentales (Lowe *et al.*, 2000; Padilla y Willians, 2004).

La industria de acuarios ornamentales y de mascotas ha sido responsable de la introducción de peces, plantas e invertebrados en muchas partes del mundo (Maceda-Veiga *et al.*, 2013). Los peces figuran entre los animales con mayor número de registros de introducción, y sus escapes o liberaciones intencionadas han llevado a invasiones exitosas (Semmens *et al.*, 2004; Gozlan *et al.*, 2010). En la República Dominicana se han reportado 186 especies exóticas, la más numerosa de todo el Caribe insular, en las que 147 se consideran naturalizadas o se convirtieron en invasoras, de estas especies, 22 pertenecen a peces (Kairo *et al.*, 2004).

La especie *Amphilophus citrinellus* (Günther, 1864), se registra por primera vez para República Dominicana habitando de forma libre en el cuerpo de agua de la presa de Hatillo (Fig. 1), en las coordenadas (18°59'07.3"N 70°14'40.2"W), municipio de Cotuí, provincia Sánchez Ramírez. Esta especie fue reportada por pescadores de la zona a finales del año 2020. En la presa de Hatillo se encuentran alrededor de diez proyectos de crías de tilapias nilótica (*Oreochromis niloticus*). Según informaciones anecdóticas de los acuicultores se presume la introducción de forma intencional de esta especie.

Se capturaron nueve individuos con el arte de pesca chinchorro de ahorque en varios puntos de la presa. Los organismos fueron conservados en formalina al 40 % y depositados en el laboratorio de Investigaciones en Ciencias Biológicas de la Universidad Pedro Henríquez Ureña.

Para la identificación de la especie se tomaron en cuenta los caracteres merísticos utilizados por Aqmal-Naser y Ahmad (2020) y las de Stauffer y Mckaye (2002). La longitud estándar (Ls) fue medida desde la punta de la parte superior de la mandíbula hasta la base de la aleta caudal utilizando un calibrador digital de 0.0001 pulgadas de precisión, el peso (g) se tomó utilizando una balanza digital de 200 gr x 0.1 gr de precisión. Se tomaron en cuenta 8 caracteres merísticos para su identificación: espinas dorsales (Ed), radios dorsales (Rd), espinas anales (Ea), radios anales (Ra), rayos de la aleta pectoral (Rp), rayos de la aleta pélvica (Rv), rayos de la aleta caudal (Rc) y escamas de la línea lateral (El; Tabla I).

Tabla I. Caracteres merísticos seleccionados de ejemplares de *Amphilophus citrinellus* colectados en la presa de Hatillo, comparados con los encontrados por Stauffer y Mckaye (2002) y Aqmal y Naser (2020)

Caracteres merísticos	LICB Ac-1	LICB Ac-2	LICB Ac-3	LICB Ac-4	LICB Ac-5	LICB Ac-6	LICB Ac-7	LICB Ac-8	LICB Ac-9	Stauffer-Mckaye (2002)	Aqmal Naser (2020)
Espinas Dorsales	16	16	16	16	17	17	17	16	17	16-17	15-17
Radios Dorsales	13	12	12	12	12	12	11	12	11	11-12	11-12
Espinas Anal	6	7	7	7	7	7	7	7	5	3	5-7
Radios Anal	8	6	7	7	8	7	7	8	8	8-9	8-9
Radios Pectoral	14	13	15	14	13	14	13	13	13	15	14-15
Radios Pélvicos	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Radios Caudal	16	15	16	16	17	15	15	16	15	-	16-18
Escamas Línea Lateral	33	34	33	34	31	33	33	33	32	30-31	30-32
Peso (g)	85.79	89.79	70.23	71.33	96.16	67.07	78.82	83.62	105.38	-	-
Longitud Estándar (cm)	14.5	12.3	12.9	13	13.5	12.7	1.2	12.7	15.1	-	-



Figura 1. Especímenes de *Amphilophus citrinellus* presentando las dos coloraciones comunes en la presa de Hatillo, provincia Sánchez Ramírez, República Dominicana.

*A. citrinellus* o cíclido de Midas (conocido en el mercado de acuarios como *parrot fish* o *cichlid midas fish*), es una especie de cíclido nativa de lagos y cráteres volcánicos inundados de Nicaragua y Costa Rica (Stauffer y McKaye, 2002). Este organismo es altamente utilizado en el comercio de mascotas por sus atractivos colores (Arias, 2011) y se ha utilizado en hibridación con otras especies de acuario (Li *et al.*, 2018; Aqmal-Naser y Ahmad, 2020).

El complejo *A. citrinellus* (híbridos y variedades de acuarios), se ha reportado como invasor en diferentes partes del mundo, por ejemplo, Brasil, Malasia, Filipinas y con poblaciones establecidas en Estados Unidos, Puerto Rico y Hawái donde aún no se conocen sus efectos sobre el medio ambiente (Magalhães *et al.*, 2017; Poniente *et al.*, 2019; Aqmal-Naser y Ahmad, 2020; Nico y Neilson, 2021). En República Dominicana se reporta el comercio de esta especie desde el 2009 a través del mercado de acuarios y mascotas (Mateo y Balbuena, 2011).

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Leonor Cuevas y Juan Vásquez por sus contribuciones de logística para realizar este trabajo. También a los acuicultores Santos y Cacique en la captura de los especímenes y a Celine Pou en la edición de las fotos.

#### LITERATURA CITADA

- Aguirre-Muñoz, A. y R. Mendoza. 2009. Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía, en Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, 277–318 pp.
- Aqmal-Naser, M. y A. B. Ahmad. 2020. First report of the hybrid blood parrot cichlid from a rice agroecosystem in Seberang Perai Tengah, Penang, Peninsular Malaysia, with notes on syntopic Midas cichlid, *Amphilophus citrinellus* (Günther, 1864). *BioInvasions Records*, 9 (3): 588–598. <https://doi.org/10.3391/bir.2020.9.3.15>
- Arias, A. 2011. Desarrollo larval de *Amphilophus citrinellus* (Pisces: Cichlidae) cultivado en laboratorio. *BRENESIA*, 75–76. 78–82. ISSN: 0304–3711.
- Clavero, M. y E. García-Berthou. 2005. Invasive species are leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20 (3): 110. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.003>
- Gozlan R. E., J. R. Britton, I. Cowx y G. H. Copp. 2010. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, 76: 751–786. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02566.x>
- Gurevitch, J. y D. K. Padilla. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 470–474. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.07.005>
- Kairo, M. T., A. Bibi, O. Cheesman, K. Haysom y S. Murphy. 2003. Invasive Species Threats to the Caribbean Region: Report to The Nature Conservancy. CAB International, Curepe, Trinidad and Tobago & Egham, UK.

- Li, M., M. M. Rahman, Y. C. Lin y K. Chiu. 2018. Effect of dietary lipid on growth, expression of canthaxanthin-based coloration, digestive enzymes activities and immunity in blood parrot cichlid *Amphilophus citrinellus* × *Paraneotroplus synspilus*. *Aquaculture Nutrition*, 24 (1): 277–284. <https://doi.org/10.1111/anu.12556>
- Lowe, S., M. Browne, S. Boudjelas y M. De Poorter. 2000. 100 of the world's worst invasive alien species. Auckland, New Zealand: IUCN/SSC Invasive Species Specialist Group.
- Maceda-Veiga A., J. Escribano-Alacid, A. Sostoa y E. García-Berthou. 2013. The aquarium trade as a potential source of fish introductions in southwestern Europe. *Biological Invasions*, 15 (12): 2707–2716. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0485-0>.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. Mark Lonsdale, H. Evans, M. Clout y F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, 10 (3): 689–710. <https://doi.org/10.2307/2641039>
- Magalhães, A. L. B., M. L. Orsi, F. M. Pelicice, V. M. Azevedo-Santos, J. R. S. Vitule, D. P. Lima-Junior y M. F. G. Brito. 2017. Small size today, aquarium dumping tomorrow: sales of juvenile non-native large fish as an important threat in Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 15 (4): e170033. Epub December 18, 2017.
- Mateo, J. y E. Balbuena. 2011. Caracterización del Comercio de Fauna Acuática Exótica en República Dominicana Durante el Periodo 2006–2010. *Proceedings of the 63rd Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 63: 93–98.
- Nico, L. y M. Neilson. 2021. *Amphilophus citrinellus* (Günther, 1864): U.S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL, <https://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?SpeciesID=442>, Access Date: 3/12/2021.
- Padilla, D. K. y S. L. Williams. 2004. Beyond ballast water: aquarium and ornamental trades as sources of invasive species in aquatic ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2: 131–138. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0131:BBWAAO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0131:BBWAAO]2.0.CO;2)
- Poniente, J. A., J. T. Dela Peña, R.M. Pol, L. H. Zapanta y M. D. Santos. 2019. First report of the Non-native Midas Cichlid, *Amphilophus citrinellus* (Gunther, 1864), in Laguna de Bay, Philippines. *The Philippine Journal of Fisheries*, 26 (2): 55–60. <https://doi.org/10.31398/tpjf/26.2.2019A0007>
- Semmens, B. X., E. R. Buhle, A. K. Salomon y C. V. Pattengill-Semmens. 2004. A hotspot of non-native marine fishes: evidence for the aquarium trade as an invasion pathway. *Marine Ecology Progress Series*, 266: 239–244. <https://doi.org/10.3354/meps266239>
- Simberloff, D., J. L. Martin, P. Genovesi, V. Maris, D. A. Wardle, J. Aronson, F. Courchamp, B. Galil, E. Garcia-Berthou, M. Pascal, P. Pysek, R. Sousa, E. Tabacchi y M. Villa. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution*, 28: 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Stauffer, J. R. Jr. y K. R. McKaye. 2002. Descriptions of three new species of cichlid fishes (Teleostei: Cichlidae) from Lake Xiloá, Nicaragua. *Cuadernos de Investigación de la UCA* 12: 1–18.

Vié, J. C., C Hilton-Taylor y S. N. Stuart. 2009. *Wildlife in a Changing World- An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species*. Gland, Switzerland: IUCN, 180 pp. ISBN: 978-2-8317-1063-1.

Wilcove, D. S., D. Rothstein, J. Dubow, A. Phillips y E. Losos. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States: Assessing the relative importance of habitat destruction, alien species, pollution, overexploitation, and disease. *BioScience*, 48 (8): 607–615. <https://doi.org/10.2307/1313420>

[Recibido: 20 de mayo, 2021. Aceptado para publicación: 2 de junio, 2021]



## Directrices para autores/as

### *Definición y alcance de la revista*

*Novitates Caribaea* es una revista científica arbitrada del Museo Nacional de Historia Natural “Prof. Eugenio de Jesús Marcano” de República Dominicana con el objetivo de publicar artículos originales e inéditos en zoología, paleobiología y geología, cubriendo áreas como: sistemática, taxonomía, biogeografía, evolución, genética, biología molecular, embriología, comportamiento y ecología. El *Comité Editorial*, en la selección de los trabajos sometidos, dará prioridad a los que traten sobre la biodiversidad y la historia natural de la Hispaniola y la región del Caribe. La revista podrá publicar ocasionalmente números monográficos dedicados a un tema de especial interés propuesto por invitación del Comité Editorial a la comunidad científica de la región. El idioma oficial de la revista es el español, pero también se aceptan trabajos en inglés a condición de que el autor o uno de los coautores tenga este idioma como su primera lengua; o bien, mediante constancia escrita de un profesional de habla inglesa que haya realizado la revisión del idioma.

### *Frecuencia de publicación*

La revista comenzó a editarse en el 1999 y durante varios años publicó un número anualmente. A partir de julio del 2018 publica dos fascículos al año con una periodicidad semestral, el primero en el mes de enero y el segundo en julio.

### *Tipos de originales aceptados*

a) Artículos: trabajos de investigación originales. Tendrán una extensión mínima de siete páginas y un máximo de 25, incluidas las referencias bibliográficas, quedando a discreción de los editores la aceptación para revisión de trabajos que excedan esta extensión.

b) Notas: información breve sobre hallazgos singulares, registros de nuevas especies o nuevas aportaciones resultantes de proyectos de investigación o estudios en marcha. Su extensión deberá ser mayor de tres páginas e inferior a diez, incluidas las referencias bibliográficas.

### *Formato de Artículos*

Los trabajos deberán enviarse en formato electrónico de un procesador Word o compatible a [novitatescaribaea@mnhn.gov.do](mailto:novitatescaribaea@mnhn.gov.do), con tipografía Times New Roman, a 11 puntos, interlineado sencillo y títulos (principal y de los acápitales) en mayúsculas. Deberán estar firmados con el/los nombre/s del/os autor/es, su afiliación institucional y la dirección de correo electrónico del autor principal. Los artículos científicos deberán estar estructurados en apartados de acuerdo a la siguiente conformación:

(1) TÍTULO: en español e inglés; conciso y ajustado al contenido del trabajo. La extensión del título principal no debería exceder de tres líneas escrito en mayúsculas y no se incluirá en estos la autoría de los nombres científicos de las especies ni de las categorías mayores, al menos que el contenido sea de discusión sobre el estatus de estas. Sin embargo, se aceptarán en el título los nombres de las categorías taxonómicas de pertenencia o inclusividad.

(2) RESUMEN y PALABRAS CLAVE / ABSTRACT and KEYWORDS: dos resúmenes, uno en español y otro en inglés, seguidos cada uno de una lista de 3-6 palabras clave en ambos idiomas. El resumen deberá ser informativo y conciso (máximo 250 palabras), incluyendo los resultados más sobresalientes del artículo.

(3) INTRODUCCIÓN: incluirá las citas y referencias necesarias para reflejar el estado del conocimiento más actualizado sobre el tema, al tiempo que dará cuenta de las razones y justificación de la investigación.

(4) OBJETIVOS: breves y precisos, a modo de enunciados.

(5) MATERIALES Y MÉTODOS: darán cuenta cabal o soportarán todos los resultados que se presenten, deberán informar debidamente qué se hizo, cómo, dónde y cuáles materiales y equipos se utilizaron; se describirá el análisis estadístico realizado, en caso de haberlo, y cómo se organizaron los resultados. En todos los puntos que se están considerando, se darán las referencias pertinentes.

(6) RESULTADOS: podría incluir subtítulos con el fin de ordenar los contenidos de acuerdo con las características del trabajo sometido. Los editores de la revista podrán proponer a los autores la composición final de este apartado. En la descripción de táxones nuevos para la ciencia, los autores deberán incluir: *Diagnosis* (en ambos idiomas), *Descripción del Holotipo*, *Procedencia y destino de los Tipos* (indicando localidades, colectores, fechas

de colecta y colecciones o instituciones de destino) y *Etimología* (del género o del epíteto específico, de acuerdo al caso). El nombre del taxon nuevo deberá señalarse con las inscripciones sp. nov. o gen. nov., según el caso, cada vez que aparezca en el texto. Todos los nombres genéricos y específicos deberán aparecer en itálicas, pudiendo abreviarse a partir de su primera referencia en el texto mediante la letra inicial del género seguida de un punto y el adjetivo específico (ejemplo: *Achromoporus heteromus*...*A. heteromus*). En sentido general, para los nombres y todos los actos nomenclaturales, los autores y los editores se regirán por las normas establecidas en la última edición que esté vigente del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, elaborado por la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica. La inclusión de otros bloques de contenido en la sección de RESULTADOS, tales como Historia Natural y Comentario, será opcional.

Tablas y Figuras: todas las tablas y figuras (gráficos, dibujos, fotos, mapas u otros elementos diferentes de las tablas) se incluirán en el apartado de RESULTADOS debidamente identificadas con un título conciso y numeradas secuencialmente, utilizando numeración romana para las tablas y arábica para las figuras. Las notas de las Tablas irán al pie de éstas (un espacio más abajo) y en algunos casos especiales al pie de una columna, usando asteriscos o números volados. Los dibujos deberán estar hechos en papel blanco y con tinta negra, bien definidos y ensamblados en láminas en caso de ser varios y así requerirlo el trabajo. Todas las figuras se enviarán también por correo electrónico, en archivos independientes de extensión BMP o JPG y con resolución de 270-300 DPI. La escala deberá indicarse tanto en los dibujos como en las fotos. Los pies de las Figuras deberán tener un título y el detalle de sus partes o componentes, separadas por letras.

(7) DISCUSIÓN: este acápite podría no ser necesario en artículos de taxonomía. Su extensión variará de acuerdo al contenido de los resultados presentados, pero este texto debería ser preciso y dar razón o interpretar los resultados del estudio, sin que consista en una repetición de estos últimos. En algunos trabajos, en consideración de su contenido, los editores podrían contemplar una propuesta de los autores para fusionar este acápite con el anterior: RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

(8) CONCLUSIONES: su estilo de presentación se dejará a discreción de los autores, pero en todo caso deberían ser claras y precisas, vinculadas íntimamente a la DISCUSIÓN. En algunos Artículos, como sería el caso de aquellos que consisten en la descripción de especies nuevas, no será necesario el acápite CONCLUSIONES. En otros trabajos se podría acompañar este acápite con recomendaciones pertinentes, siendo posible titularlo como CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.

(9) AGRADECIMIENTOS: se recomienda ser lacónicos en la mención de las instituciones y personas que colaboraron con el trabajo. Por razones éticas de mucha importancia se pide a los autores que hagan mención de los permisos oficiales a cuyo amparo se realizaron colectas de especímenes o se recibieron facilidades en el manejo de animales, así como decir los nombres de las instituciones que financiaron la investigación.

(10) LITERATURA CITADA: las referencias bibliográficas deberán tener una correspondencia exacta con las citas o menciones incluidas en el cuerpo del texto del trabajo, todas las citas y referencias incluidas en el cuerpo del trabajo deberán aparecer debidamente en LITERATURA CITADA, al tiempo que las referencias que figuren en esta deberán aparecer citadas en aquél.

### *Citas y referencias bibliográficas*

La revista *Novitates Caribaeae* se ciñe a las convenciones fundamentales de la tradición del Sistema Harvard, por tanto:

a) Las citas textuales a los autores seguirán el esquema “Autor, año”, habiendo dos maneras frecuentes de hacerlo: (Genaro, 2017), que es la más usual y la preferida por esta revista, o mencionando el nombre del autor en el texto seguido del año en paréntesis, Genaro (2017). En todos los casos se utilizará el primer apellido del autor o ambos apellidos unidos por un guion si esa es la manera en que este firma (Perez-Gelabert, 2017; Bueno-Villegas, 2015).

b) Las citas a varias publicaciones de un mismo autor se colocarán en orden cronológico ascendente, separando los años por coma (Hedges, 2011, 2016, 2017) o también: Hedges (2011, 2016, 2017).

c) Si la cita corresponde a una publicación de dos autores deberán aparecer ambos: (Köhler y Hedges, 2016); (Köhler and Hedges, 2016) o también: Köhler y Hedges (2016); Köhler and Hedges (2016). En cambio, si la fuente citada tiene más de dos autores solo se consignará el primero de ellos seguido de la expresión “*et al.*”: (Hassall *et al.*, 2015) o Hassall *et al.* (2015).

d) Las citas a varias publicaciones de distintos autores se separarán por punto y coma siguiendo el orden cronológico ascendente: (Mertens, 1939; Hedges, 1996, 2015; Díaz *et al.*, 2016).

e) Las citas a dos o más publicaciones de un mismo autor en un mismo año serán identificadas con una letra minúscula (a partir de la “a”) al final del año: (Cordero-Rivera, 2017a, 2017b), de la misma manera deberán aparecer en el apartado de LITERATURA CITADA.

f) En las citas textuales se pondrá el texto citado entre comillas, seguido por la cita, agregando el número de la página de donde se extrajo: (Mauries y Hoffman, 1998: 100) o (Mauries and Hoffman, 1998: 100). Si el texto citado pasa de tres renglones se pondrá después de dos puntos y dos renglones más abajo del párrafo con un punto menos en la tipografía y en itálicas, pero sin las comillas.

g) En el apartado LITERATURA CITADA las referencias se organizarán una debajo de otra siguiendo un orden alfabético por autor y cronológico ascendente entre publicaciones de un mismo autor.

h) Se iniciará con el apellido (s) del primer autor seguido por coma y la inicial (es) del nombre, poniendo punto en esta última; a seguidas los demás autores separados por coma, pero invirtiendo el orden anterior, poniendo delante la inicial (es) del nombre con punto y luego el apellido (s). Después del último autor se pondrá punto y a seguidas el año de la publicación, el título del trabajo referenciado y al final el nombre de la publicación seriada, indicando número, volumen y paginación, o los datos de la editora, ciudad y número total de páginas en caso de tratarse de un libro. A continuación se ofrecen ejemplos para la elaboración de las referencias bibliográficas. El nombre de la publicación seriada o el título del libro, según el caso, se escribirá en letras itálicas. El uso de las conjunciones “y” o “and” dependerá del idioma en que se esté haciendo la publicación en esta revista, no de aquél en que se hizo la publicación referenciada. Ejemplos:

García Rodríguez, N. y J. Morffe Rodríguez. 2015. Redescrición de *Ichthyocephalus victori* García et Fontenla, 2002 (Nematoda: Ichthyocephalidae) de Puerto Rico. *Novitates Caribaea*, 8: 104-111.

Henderson, R. W. and R. Powell. 2009. *Natural History of West Indian Reptiles and Amphibians*. University Press of Florida, Gainesville, Florida, 455 pp.

Mauries, J. P. y R. L. Hoffman. 1998. On the identity of two enigmatic Hispaniolan millipeds (Spirobolida: Rhinocricidae). *Myriapodologica*, 5 (9): 95-102.

Nelson, G. 1989. Cladistics and evolutionary models. *Cladistics*, 5: 275-289.

Pérez-Gelabert, D. E. and G. D. Edgecombe. 2013. Scutigermorph centipedes (Chilopoda: Scutigermorpha) of the Dominican Republic, Hispaniola. *Novitates Caribaea*, 6: 36-44.

### *Formato de las Notas*

Las secciones requeridas para este tipo de contribuciones son las siguientes: TÍTULO, RESUMEN y PALABRAS CLAVE (en inglés y español), a seguidas el cuerpo del texto, AGRADECIMIENTOS y al final la LITERATURA CITADA, con las mismas observaciones y recomendaciones para estas secciones enunciadas en los incisos anteriores para los Artículos.

### *Proceso de revisión de pares*

Los editores de *Novitates Caribaea* harán una primera revisión del manuscrito sometido para confirmar la pertinencia de su contenido con los objetivos y el alcance de la revista, así como el cumplimiento de nuestras normas editoriales establecidas en el documento “Directrices a los autores”. Los resultados de esta revisión inicial se comunicarán al autor en un plazo no mayor de tres semanas a partir de la fecha de recepción del trabajo. En una segunda etapa, el manuscrito será enviado a revisión por pares siguiendo el sistema doble ciego: el autor y los revisores solo tendrán comunicación con los editores, quedando sus identidades ocultas entre ellos. Los árbitros o revisores entregarán a los editores los resultados de su evaluación dentro de un tiempo no mayor de cuatro meses. En caso de retraso se notificará a los autores. Los editores harán posible la comunicación biunívoca entre autores y revisores manteniendo su anonimato, al tiempo que garantizarán el respeto a las consideraciones de ambas partes y la incorporación de los cambios pertinentes en el manuscrito aprobado o la comunicación de su rechazo, en caso de ser este el resultado. Los trabajos aprobados, luego de incorporar todos los cambios resultantes de la revisión, se someterán a revisión gramatical y de estilo final de común acuerdo con el autor. Los editores se comprometen a enviar al autor un PDF de prueba con el trabajo final diagramado, requiriendo de su aprobación previo a la publicación.

### *Derechos de autor y política de acceso abierto*

La publicación se hará sin costo para los autores, quienes recibirán un ejemplar impreso del número de la revista. Salvo indicación contraria, todos los contenidos publicados en *Novitates Caribaea* se ofrecen a los lectores en acceso libre inmediato bajo la licencia Creative Commons CC BY-NC 4.0: Atribución-NoComercial 4.0 Internacional. Los autores/as que publiquen en esta revista aceptan las siguientes condiciones: a) Los autores/as conservan los derechos de autor y ceden a la revista el derecho de la primera publicación, con el trabajo registrado con la licencia de atribución de Creative Commons, que permite a terceros utilizar lo publicado siempre que mencionen la autoría del trabajo y a la primera publicación en esta revista. b) Los autores/as pueden realizar otros acuerdos contractuales independientes y adicionales para la distribución no exclusiva de la versión del artículo publicado en esta revista (p. ej., incluirlo en un repositorio institucional o publicarlo en un libro) siempre que indiquen claramente que el trabajo se publicó por primera vez en esta revista.

### *Excepción de responsabilidad*

El contenido de las contribuciones publicadas será siempre de la responsabilidad de los autores.

### *Envío de originales*

El envío de originales se hará exclusivamente mediante comunicación dirigida a los editores de la revista en: [novitatescaribaea@mnhn.gov.do](mailto:novitatescaribaea@mnhn.gov.do). Se comunicará oportunamente a los autores cuando se habilite el envío de manuscritos a través de la plataforma en línea Open Journals System. Si tiene alguna pregunta sobre la elaboración de un manuscrito, por favor contáctenos.

### *Declaración de privacidad*

Los nombres y las direcciones de correo electrónico introducidos en esta revista se usarán exclusivamente para los fines establecidos en ella y no se proporcionarán a terceros o para su uso con otros fines.

## Author Guidelines

### *Aims and Scope*

*Novitates Caribaea* is a peer-reviewed scientific journal of the Museo Nacional de Historia Natural “Prof. Eugenio de Jesus Marcano”, Dominican Republic. *Novitates Caribaea* publishes original research in the fields of zoology, paleobiology and geology, with a focus on systematics, taxonomy, biogeography, evolution, genetics, molecular biology, embryology, behavioral biology and ecology. The Editorial Board prioritizes papers focusing on the biodiversity and natural history of the Hispaniola and the Caribbean region. This journal occasionally publishes monographs exploring topics of special interest by invitation of the Editorial Board to the scientific community of the region. Although the official language of the journal is Spanish, *Novitates Caribaea* also accepts papers written in English under the condition that one or more of the authors of the paper are native English speakers, or can prove the work has been professionally proofread.

### *Publication Frequency*

Following the journal’s first edition in 1999, *Novitates Caribaea* was published annually. However, since July 2018, the journal is published biannually—one edition in January and another in July.

### *Types of Original Contributions*

a) Articles: original research papers. Manuscripts submitted as articles must have a minimum of 7 pages and a maximum of 25 pages, including references. Papers exceeding the maximum number of pages will be considered for review under the discretion of the editors.

b) Notes: brief reports on unique findings, registration of new species or reports of new results from ongoing projects, investigations, or studies. Manuscripts submitted as notes must have a minimum of 3 pages and a maximum of 10 pages, including references.

### *Format for Articles*

All papers must be submitted via email to [novitatescaribaea@mnhn.gov.do](mailto:novitatescaribaea@mnhn.gov.do) as a word processor document. Manuscript text must be single-spaced, 11-point Times New Roman. All titles (headings and sub-headings) must be all-capitalized. Manuscripts must include the names and institutional affiliations of all authors, as well as the email address of the corresponding author. Manuscripts must be structured in the following manner:

(1) TITLE: in Spanish and English. Must be concise and specific to the paper’s contents. Titles must not exceed three manuscript lines when in all-caps. Please do not include author citations in conjunction with taxonomic names, unless it is pertinent to the paper’s content. However, do include the names of taxonomic groups.

(2) ABSTRACT and KEYWORDS: two abstracts, one in Spanish and one in English. Please include under each abstract a list of 3 to 6 keywords (in the respective language). Abstracts should be informative yet concise (maximum 250 words) and highlight the most important findings of the article.

(3) INTRODUCTION: should include the citations and references necessary to reflect the current status of existing knowledge on the topic, as well as detailed justification and reasoning for the investigation.

(4) OBJECTIVES: brief and precise.

(5) MATERIALS AND METHODS: Must address all results presented. This section should accurately describe the procedures by which the results were obtained (what was done, how, and where). All materials and equipment used must be reported. Any statistical analyses performed must be described, as well as the way results were put together. Pertinent references should be added when appropriate.

(6) RESULTS: may include subtitles in order to organize results in an efficient way for readers. Journal editors may propose edits to the composition and structure of this section. When describing new taxons, authors must include: *Diagnosis* (in both languages), *Description of Holotype*, *Origin and Destination of Types* (indicating locality, collectors, collection date, and the name of the collection or institution) and *Etymology* (of genus or specific epithet, accordingly). The name of the new taxon must be identified with the notations sp. nov. or gen. nov., accordingly, after each mention in the manuscript. All genus and species names must be italicized, and may be abbreviated after the first mention in the manuscript by using the first letter of the genus followed by a period and the specific epithet (e.g., *Achromoporus heteromus* → *A. heteromus*). Generally, in regards to nomenclature, authors and editors should

adhere to the guidelines established by the most current edition of the International Code of Zoological Nomenclature published by the International Commission on Zoological Nomenclature. The inclusion of other components in the RESULTS section, such as Natural History and Comments, is optional.

**Tables and Figures:** all tables and figures (graphs, drawings, pictures, maps or other elements that are not tables) must be included in the RESULTS section, be properly identified with a concise title, and be numbered sequentially using Roman numerals (for tables) or Arabic numbers (for figures). Notes referring to a table must be placed below the table (a single space below) and in special cases as a footnote for a column, using an asterisk or superscript number. Drawings must be made on white paper with black ink, well-defined and assembled in sheets if many and required by the work. All figures must also be submitted via email, in separate files (BMP or JPEG) with a resolution of 270-300 DPI. Scale must be indicated in both drawings and pictures. Below each figure must go its title and details regarding its parts or components, separated by letters.

(7) **DISCUSSION:** this section may not be necessary in taxonomic papers. The length of this section will vary depending on the content of the results presented. The text in this section must be precise and must provide reasoning or interpretations of the findings of the study, without it being a repetition of the RESULTS section. In some cases, editors may consider an author's request for a combined RESULTS AND DISCUSSION section, depending on the content of the manuscript.

(8) **CONCLUSIONS:** the style for this section will be left to the discretion of the authors. Regardless, the section must be clear and precise, and closely related to the DISCUSSION section. In some manuscripts, such as those describing new species, a CONCLUSIONS section is not necessary. In other cases, the CONCLUSIONS section may be supplemented with relevant recommendations. In such a case, the section may be titled: CONCLUSIONS AND RECOMMENDATIONS.

(9) **ACKNOWLEDGEMENTS:** we suggest authors are laconic when mentioning institutions and people who have collaborated in the work presented. For important ethical reasons, we ask that authors make mention of any official permits that allowed the collection of specimens or facilitated the handling of animals, as well as any institutions that provided financial support for the investigation.

(10) **LITERATURE CITED:** all bibliographic references must have an exact corresponding in-text citation or mention. Likewise, all citations and mentions in the manuscript text must be included in the LITERATURE CITED section.

### *Citations and Bibliographic References*

The *Novitates Caribaea* journal adheres to the fundamental conventions established by the Harvard System, therefore:

a) In-text citations must follow the structure "Author, year". There are two frequently used ways of doing this: (Genaro, 2017), which is the most common way and preferred by this journal, or Genaro (2017). Regardless, the cited author's first last name must be used, unless he or she uses a hyphenated last name (e.g., Perez-Gelabert, 2017; Bueno-Villegas, 2015).

b) Citations of multiple publications by the same author must be placed in ascending chronological order, using commas to separate each year, e.g., (Hedges, 2011, 2016, 2017) or also Hedges (2011, 2016, 2017).

c) If the publication cited is by two authors, use both authors' last names: (Köhler and Hedges, 2016) or Köhler and Hedges (2016). On the other hand, if the publication cited is by more than two authors, only the first author's last name shall be used, followed by the phrase "*et al.*": (Hassall *et al.*, 2015) or Hassall *et al.* (2015).

d) Combined citations to multiple publications by different authors shall be separated by a semicolon in ascending chronological order: (Mertens, 1939; Hedges, 1996, 2015; Díaz *et al.*, 2016).

e) Combined citations to two or more publications by the same author on the same year shall be annotated with a lower-case letter (starting by "a") after the year: (Cordero-Rivera, 2017a, 2017b). These must be annotated in the same way in the LITERATURE CITED section.

f) If specific text from a publication is cited, the in-text citation must specify the page number from wherein the text was extracted: (Mauries and Hoffman, 1998: 100). If the cited text is longer than three lines, it shall be placed two lines below the citation after the colon, with a font size one point smaller, in italics and no quotation marks.

g) The references in the LITERATURE CITED section will be listed by author in alphabetical order and in ascending chronological order among publications by the same author.



h) References must start with the first cited author's last name(s) followed by a comma and the author's initial(s) followed by a period. The first cited author's name will be followed by the names of the other authors of the publication organized in the following way: initial(s) followed by a period and then the author's last name(s), each name separated by a comma. The list of authors will be finalized with a period, and then followed by the publication year, the title of the publication and the name of the source of the publication (i.e. journal or book), indicating the issue, volume and page numbers or details of the publisher, city, and total number of pages if it is a book. The following are examples of how to structure bibliographical references for the LITERATURE CITED section. The name of the publication source must be italicized. The use of the conjunction "y" or "and" will depend on the language of the manuscript being submitted, not of the reference itself. Examples:

García Rodríguez, N. y J. Morffe Rodríguez. 2015. Redescipción de *Icthyocephalus victori* García et Fontenla, 2002 (Nematoda: Icthyocephalidae) de Puerto Rico. *Novitates Caribaea*, 8: 104-111.

Henderson, R. W. and R. Powell. 2009. *Natural History of West Indian Reptiles and Amphibians*. University Press of Florida, Gainesville, Florida, 455 pp.

Mauries, J. P. y R. L. Hoffman. 1998. On the identity of two enigmatic Hispaniolan millipedes (Spirobolida: Rhinocricidae). *Myriapodologica*, 5 (9): 95-102.

Nelson, G. 1989. Cladistics and evolutionary models. *Cladistics*, 5: 275-289.

Pérez-Gelabert, D. E. and G. D. Edgecombe. 2013. Scutigermorph centipedes (Chilopoda: Scutigermorpha) of the Dominican Republic, Hispaniola. *Novitates Caribaea*, 6: 36-44.

### *Format of Notes*

The following sections are required for this type of contribution: TITLE, ABSTRACT and KEYWORDS (in English and Spanish), followed by the manuscript text, ACKNOWLEDGEMENTS, and finally LITERATURE CITED. Notes must follow the same observations and recommendations listed above for the sections specified herein.

### *Peer Review Process*

The editors of *Novitates Caribaea* will do an initial review of the manuscript to confirm the relevancy of its contents to the aims and scope of the journal, as well as to ensure the manuscript adheres to our editorial rules. The results of this initial review will be communicated to the author in three weeks or less from the submission date. During the next phase, the manuscript will be sent out for peer review following a double-blind system: the identity of authors and reviewers will be kept anonymous between both parties, furthermore authors and reviewers will only be able to communicate directly with editors. The reviewers will have up to four months to submit the results of their evaluations to the journal editors. In case of any delays, reviewers must contact editors. Editors will facilitate communication between authors and reviewers while maintaining their mutual anonymity and guaranteeing the respect for the opinions of both parties. If the manuscript is accepted, the editors will ensure that all pertinent changes suggested by the reviewers have been incorporated. In the case of a rejection, the editors will inform the authors. Accepted manuscripts will undergo a grammatical and style revision in joint agreement with the author(s). The editors will send the author(s) a PDF proof of the final manuscript for approval from the authors before publication.

### *Copyright and Open Access Policy*

Accepted manuscripts will be published at no cost to authors, who will receive two offprints of the publication. Unless the opposite has been indicated, all of the published contents of *Novitates Caribaea* will be of open access to readers immediately under the CC BY-NC - Creative Commons Attribution-NonCommercial International License 4.0. Authors that publish in this journal will accept the following conditions: a) Authors will maintain copyright, but transfer the rights to the first publication to the journal. b) Authors may arrange for additional distribution of non-exclusive versions of the article published in this journal (e.g., including the article in a repository or publishing it as part of a book) as long as the authors clearly indicate that the article was first published in this journal.

### *Exemption of Responsibility*

The content of published contributions to this journal will always be the responsibility of the authors.

### *Release of manuscripts*

The release of manuscripts will be done exclusively via communication addressed to the editors of the journal to [novitatescaribaea@mnhn.gov.do](mailto:novitatescaribaea@mnhn.gov.do). The journal will promptly inform authors when the release of manuscript is available through the Open Journals System platform. Please contact us if you have any questions.

### *Privacy Policy*

All names and email addresses provided to the journals will be used exclusively for the journal purposes and will not be released to third parties for their use or other uses.

# Novitates CARIBAEA

Número 18. Julio, 2021

## CONTENIDO

### Artículos

- El género *Solierella* en las Antillas (Hymenoptera: Apoidea, Crabronidae)  
Julio A. GENARO ..... 1
- Inventario de las abejas (Hymenoptera: Apoidea) de la reserva ecológica Sierra de la Güira, Pinar del Río, Cuba  
Dayron BRETO ..... 8
- First record of the genus *Oediceroidea* (Amphipoda: Amphilochidea: Oedicerotidae) for the Gulf of Mexico, with the description of a new species  
Carlos VARELA & Heather D. BRACKEN-GRISSOM..... 18
- First finding of the family Rhynchomolgidae (Copepoda: Cyclopoida) in the Gulf of Mexico, with the description of a new species  
Carlos VARELA, W. Wayne PRICE, Michael L. MIDDLEBROOKS & Louis J. AMBROSIO..... 28
- Description of larvae of *Eleotris perniger* (Teleostei: Eleotridae) in transition from saltwater to freshwater from Montserrat, West Indies  
Robert E. SCHMIDT, Erin MCMULLIN, Jeremy J. WRIGHT & Bryan WEATHERWAX..... 38
- Elevational gradients do not affect thermal tolerance at local scale in populations of livebearing fishes of the genus *Limia* (Cyprinodontiformes: Poeciliinae)  
Rodet RODRIGUEZ-SILVA & Ingo SCHLUPP..... 46
- Relación de la densidad e intensidad de pastoreo de los peces herbívoros (Scaridae y Acanthuridae) con las macroalgas en el Occidente de Cuba  
Delmis CABRERA-GUERRA, Pedro P. CHEVALIER-MONTEAGUDO, Víctor MACÍAS-FLORES & Dorka COBIÁN-ROJAS..... 63
- Macrofauna bentónica asociada a bancos ostrícolas (*Crassostrea virginica*) en las lagunas de Pueblo Viejo, Tamiahua y Tampamachoco, Veracruz, México  
Pablo SAN MARTÍN-DEL ÁNGEL, Rodrigo CUERVO-GONZÁLEZ, Vicencio DE LA CRUZ-FRANCISCO & Rosa Idalia HERNÁNDEZ-HERRERA ..... 78
- Variaciones espaciales de las comunidades de lagartos diurnos en Loma de Cunagua, Ciego de Ávila, Cuba  
Daylon FUNDORA-CABALLERO & Ángel ARIAS-BARRETO ..... 95
- Osteological characters for the identification of Caribbean columbids  
Monica GALA, Véronique LAROULANDIE & Arnaud LENOBLE ..... 114
- Drymaeus virgulatus* (Ferussac, 1821), and extirpated land snail species on Saint Kitts and Tintamarre islands  
Arnaud LENOBLE ..... 193

### Notas

- First record of *Phyllocoptruta musae* (Acari: Prostigmata: Eriophyidae) in the Neotropics, in Hispaniola  
Cristina A. GÓMEZ MOYA, James W. AMRINE JR., Carlos H.W. FLECHTMANN, Dionicio CAMPOS  
Denise NAVIA & Pablo SUÁREZ ..... 209
- Oligoquetofagia por *Anolis sagrei* y nectarivoría por *Anolis porcatius* (Squamata: Dactyloidae): nuevas observaciones  
Luis F. DE ARMAS ..... 214
- Primer reporte del pez *Amphilophus citrinellus* (Perciformes: Cichlidae) en cuerpos de agua natural para República Dominicana  
Enmanuel MONTERO-FORTUNATO & José INFANTE ..... 219