

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

Novitates CARIBAEA

Número 14. Julio, 2019

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_riguez96@yahoo.com
Christopher C. Rimmer	Vermont Center for Ecostudies, USA. crimmer@vtcecostudies.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. jfparham@gmail.com
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. 14, se imprimieron 300 ejemplares en los talleres de la editora Amigo del Hogar, Santo Domingo, República Dominicana, en julio del 2019.



WEB OF SCIENCE

BIOSIS
Previews

Biological
Abstracts
Zoological
Record

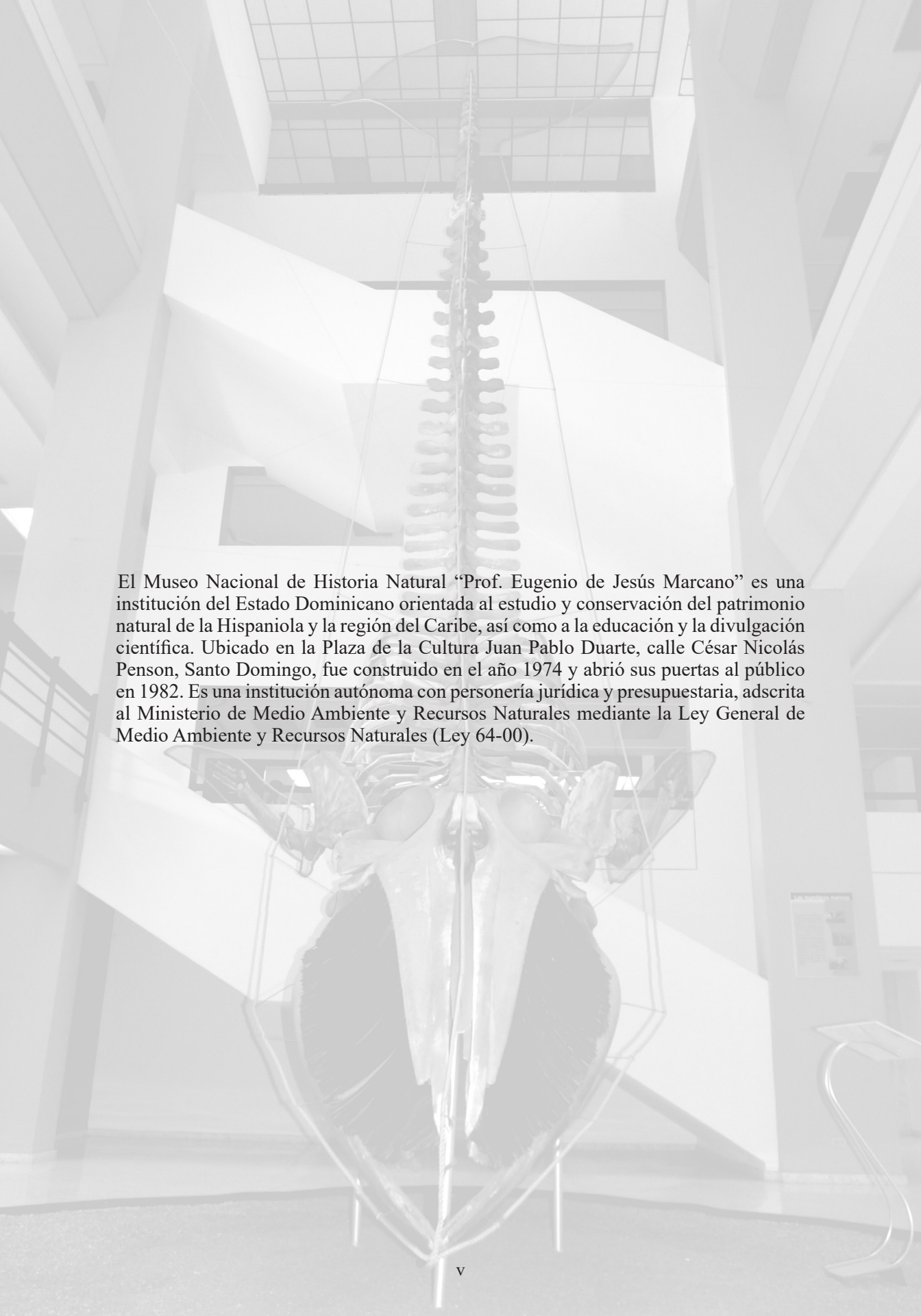


latindex



Novitates
CARIBAEA

Número 14. Julio, 2019






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).

A REVISION OF THE GENUS *AUDANTIA* OF HISPANIOLA
WITH DESCRIPTION OF FOUR NEW SPECIES
(REPTILIA: SQUAMATA: DACTYLOIDAE)

Una revisión del género *Audantia* de la Hispaniola
con descripción de cuatro especies nuevas (Reptilia: Squamata: Dactyloidae)

Gunther Köhler^{1a,2,*}, Caroline Zimmer^{1b,2}, Kathleen McGrath^{3a}, and S. Blair Hedges^{3b}

¹ Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum, Senckenberganlage 25, 60325 Frankfurt A.M., Germany.
^{1a}  orcid.org/0000-0002-2563-5331; ² Goethe-University, Institute For Ecology, Evolution & Diversity, Biologikum, Building C, Max-Von-Laue-Str. 13, 60438 Frankfurt Am Main, Germany. ³ Center For Biodiversity, Temple University, Serc Building Suite 502, 1925 N 12th Street, Philadelphia, PA 19122, U.S.A.; ^{3a}  orcid.org/0000-0002-1988-6265; ^{3b}  orcid.org/0000-0002-0652-2411. * Correspondence: Gkoehler@Senckenberg.de

ABSTRACT

We revise the species of *Audantia*, a genus of dactyloid lizards endemic to Hispaniola. Based on our analyses of morphological and genetic data we recognize 14 species in this genus, four of which we describe as new species (*A. aridius* sp. nov., *A. australis* sp. nov., *A. higuey* sp. nov., and *A. hispaniolae* sp. nov.), and two are resurrected from the synonymy of *A. cybotes* (*A. doris* comb. nov., *A. ravifaux* comb. nov.). Also, we place *Anolis citrinellus* Cope, 1864 in the synonymy of *Ctenonotus distichus* (Cope, 1861); *Anolis haetianus* Garman, 1887 in the synonymy of *Audantia cybotes* (Cope, 1863); and *Anolis whitemani* Williams, 1963 in the synonymy of *Audantia saxatilis* (Mertens, 1938). Finally, we designate a lectotype for *Anolis cybotes* Cope, 1863, and for *Anolis riisei* Reinhardt & Lütken, 1863. Our main focus is on the populations of anoles formerly referred to as *Audantia cybotes* which we demonstrate to be a complex of seven distinct species. For these seven species we provide a standardized description of external morphology, color descriptions in life, color photographs in life, description and illustration of hemipenis morphology (if available), distribution maps based on the specimens examined, comments on the conservation status, and natural history notes. Finally, we provide a dichotomous key for the identification of the 14 species of the genus *Audantia* occurring on Hispaniola.

Keywords: *Anolis*, *Audantia*, Dominican Republic, Haiti, lectotype designation, new species, phylogeny, taxonomy.

RESUMEN

Nosotros revisamos las especies del género *Audantia* que ocurren en la Hispaniola. Basados en nuestros análisis de datos morfológicos y moleculares, reconocemos 14 especies del género *Audantia*, cuatro de las cuales describimos como nuevas especies (*A. aridius* sp. nov., *A. australis* sp. nov., *A. higuey* sp. nov. y *A. hispaniolae* sp. nov.), y dos son recuperadas de sinonimias de *A. cybotes* (*A. doris* comb. nov., *A. ravifaux* comb. nov.). Además, situamos a *Anolis citrinellus* Cope, 1864 en la sinonimia de *Ctenonotus distichus* (Cope, 1861); *Anolis haetianus* Garman, 1887 en la sinonimia de *Audantia cybotes* (Cope, 1862); y *Anolis whitemani* Williams, 1963 en la sinonimia de *Audantia saxatilis* (Mertens, 1938). Finalmente, designamos un lectotipo para *Anolis cybotes* Cope, 1863, y otro para *Anolis riisei* Reinhardt & Lütken, 1863. Nuestro enfoque principal es sobre las poblaciones de las especies previamente referidas como *Audantia cybotes*, para lo cual demostramos que en realidad es un complejo de siete especies diferentes. Para estas siete especies nosotros proveemos una

descripción estandarizada de morfología externa, descripciones de color en vida, fotografías a color en vida, descripción e ilustración de la morfología de los hemipenes (cuando estuvieron disponibles), mapa de distribución basados en los especímenes examinados, comentarios sobre el estado de conservación, y notas de historia natural. Finalmente, nosotros proveemos una clave dicotómica para la identificación de las 14 especies del género *Audantia* que ocurren en la Hispaniola.

Palabras clave: *Anolis*, *Audantia*, República Dominicana, Haití, designación de lectotipo, especies nuevas, filogenia, taxonomía.

INTRODUCTION

Anoles of the family Dactyloidae are a prominent faunal component on the major Antillean island of Hispaniola. Indeed, with 54 species, anoles form one of the most species-rich groups of amphibians and reptiles (total 261 species) on this island (Hedges, 2018). One group of anoles endemic to Hispaniola is the genus *Audantia* Cochran, 1934, formerly the *Anolis cybotes* series or subseries (Williams, 1976; Burnell & Hedges, 1990) and often informally referred to as the ‘cybotoids’ (Schwartz, 1979). The genus includes species that characteristically perch low to the ground (trunk/ground ecomorph) on bushes and trees and are among the most abundant anoles on the island, often occurring in degraded habitats (Henderson & Powell, 2009). The nine currently recognized species of *Audantia* (Schwartz, 1980; Schwartz & Henderson, 1982, 1991; Henderson & Powell, 2009; Nicholson *et al.*, 2012, 2018) are *A. armouri* Cochran, 1934, *A. breslini* (Schwartz, 1980), *A. cybotes* (Cope, 1863), *A. haetianus* (Garman, 1887), *A. longitibialis* (Noble, 1923), *A. marcanoi* (Williams, 1975), *A. shrevei* Cochran, 1939, *A. strahmi* (Schwartz, 1979), and *A. whitemani* (Williams, 1963).

We are aware of the contentious debate between recognizing *Anolis* as a single genus and recognizing multiple genera (Nicholson *et al.*, 2012; Nicholson *et al.*, 2014; Poe, 2013; Poe *et al.*, 2017; Nicholson *et al.*, 2018). Here we follow Nicholson *et al.* (2018) and therefore recognize the genus *Audantia* Cochran, 1934 (*sensu* Nicholson *et al.*, 2018) for the anole species in the *cybotes* series, while recognizing the criticisms of the multiple-genera taxonomy. The genus *Audantia* *sensu* Nicholson *et al.* (2018) corresponds to clade *Audantia* of Poe *et al.* (2017).

Cope (1863) introduced the new species *Anolis cybotes* based on five syntypes, ANSP 7604–05, MCZ 3619 (destroyed in 1939 according to Rosado, personal communication to Gunther Köhler, 25 April 2018) and MCZ 14346–47, that were collected in “Western Hayti; from near Jeremie”. Reinhardt & Lütken (1863) described *Anolis riisei* based on two syntypes (now NHMD R3796 and R3793) from “Haiti”. The new species *Anolis citrinellus* from “Hayti” was introduced by Cope (1864). Garman (1887) described *Anolis haetianus* based on three syntypes (MCZ 6191) from “Tiburón, Hayti”. According to Rosado, MCZ (personal communication to G. Köhler, 25 April, 2018), the three syntypes of *A. haetianus* are “a jumble of parts mixed together in pieces in a bottle”. In 1923, Noble “spent four days on Beata Island off the southwestern coast of the Dominican Republic” where he “made an effort to secure a representative collection”. Amongst the material collected was an adult male that became the holotype of his new species, *Anolis longitibialis* (now AMNH 24329), from “Beata Island, Dominican Republic” (Noble, 1923a). Cochran (1934; 1941) regarded this nominal taxon as a subspecies of *A. cybotes*. Other authors (e.g., Schwartz & Henderson, 1991; Nicholson *et al.*, 2005) didn’t share this view and treated *A. longitibialis* as a distinct species. Barbour (1925) described the new species *Anolis doris* based on an adult male (now MCZ 13739) from “Gonave or Gonaive Island, off the west coast of Haiti” (= Île de la Gonâve, Haiti). Most authors have regarded this nominal taxon as a subspecies of *A. cybotes* (Cochran, 1941; Schwartz & Henderson, 1988).

Cochran (1934) described the new species *Audantia armouri* based on an adult male (now MCZ 37523) “from Peak La Selle, Haiti”. This taxon was assigned to the genus *Anolis* by Etheridge (1960). In 1963, Williams recognized it as a subspecies of *A. cybotes*, but later treated it as a full species (Williams, 1976). This opinion was followed by Schwartz & Henderson (1991) and Nicholson *et al.* (2005). *Anolis cybotes saxatilis* was described by Mertens (1938) based on an adult male (now SMF 25032) from “Südlich von Fondo Negro, Gebiet des unteren Rio Yaque, Südwest-Santo Domingo” (= south of Fondo Negro, region of lower Rio Yaque, southwestern Dominican Republic).

Cochran (1941) placed the three nominal taxa *A. riisei*, *A. citrinellus*, and *A. cybotes saxatilis* in the synonymy of *Anolis cybotes cybotes* where they remained ever since (Uetz *et al.*, 2019). Cochran (1939) introduced the new species *Audantia shrevei* based on an adult male (MCZ 44365) from “Valle Nuevo, in the Cordillera Central, southeast of Constanza, Dominican Republic, at 6000 to 8000 feet elevation,” which “resembles *Audantia armouri* Cochran, but has a large nuchal patch of enlarged keeled scales, has a darker and more uniform coloration, and attains a larger adult size”. This nominal taxon was listed as a synonym of *A. armouri* by most authors until now (Etheridge, 1960; Schwartz & Henderson, 1991). In 1963, Williams described *Anolis whitemani* based on an adult male (MCZ 60055) that was collected on a “road to Eaux Gailles, Haiti”. He stated that it was similar to *A. cybotes* “but differing in squamation (...), and in color”. Williams (1975) introduced his new species *Anolis marcanoï*, which was named in honor of Professor Eugenio de Jesús Marcano, based on an adult male (holotype MCZ 131837) from “ca 5 km N La Horma, Peravia Province, Dominican Republic”. He stated that *A. marcanoï* is “quite distinct from *A. cybotes* in electrophoretic characters but nearly indistinguishable in squamation”.

Schwartz (1979) described the new taxon *A. longitibialis specuum* based on an adult male (now MCZ 132370) from “17 km NW of Oviedo Nuevo, Pedernales Province, República, 183 m”. Schwartz (1979) also described the new species *Anolis strahmi* with two subspecies: *Anolis strahmi strahmi* based on an adult male (holotype MCZ 132371) from “3 km NE of El Aguacate, Independencia Province, 854 m, República Dominicana” and *Anolis strahmi abditus* based on an adult male (MCZ 146827) that was collected from a “dirt road to Las Mercedes, 2.9 km from intersection (= 5 km SE, 2.9 km N of Pedernales), Pedernales Province, República Dominicana”. Schwartz (1980) described two new taxa of anoles from Haiti, both as subspecies of *A. whitemani*: *Anolis whitemani lapidosus* (holotype MCZ 156206) from “Terre Sonnain, 1.6 km N Les Poteaux, 122 m, Département de l’Artibonite, Haiti” and *Anolis whitemani breslini* (holotype MCZ 156204) from “Môle St. Nicholas, Département du Nord-Ouest, Haiti”. The latter was elevated to full species status by Glor *et al.* (2003) who concluded that its “morphological distinctness, monophyly of sampled mtDNA haplotypes, deep divergence from all other sampled haplotypes (~10 % or more), and geographical isolation collectively support separate species status for *A. breslini*”. Schwartz & Henderson (1982) introduced the new subspecies *Anolis cybotes ravifaux* based on an adult male (holotype MCZ 156221) from “environs of Mano Juan, Isla Saona, República Dominicana”.

Despite an enormous activity in herpetological research in the Caribbean in general (see compilations e.g., in Schwartz & Henderson, 1991; Henderson & Powell, 2009) and with Caribbean anoles specifically (e.g., Losos, 2009 and references therein), the taxonomy of the cybotoid anoles of Hispaniola has not been addressed since the early 1980s. Our study of variation in genetic and morphological characters generated evidence for much more diversity than is reflected by the current taxonomy of this group of anoles, leading to this revision.

OBJECTIVES

- The objective of the present study is to revise the genus *Audantia*, using morphological and molecular data as lines of evidence, in order to define the morphological and geographical species boundaries in this group of lizards.

MATERIALS AND METHODS

For this study, we examined a total of 674 specimens of the genus *Audantia* (see Appendix 1). Abbreviations for museum collections follow Sabaj (2016) except for MNHNSD (Museo Nacional de Historia Natural “Prof. Eugenio de Jesús Marciano”, Santo Domingo, Dominican Republic). Coordinates and elevation were recorded using Garmin GPS receivers with built-in altimeters. All coordinates are in decimal degrees, WGS 1984 datum, and rounded to the appropriate decimal place given precision of the measurement. Prior to preservation of collected specimens in the field, we took color photographs of each individual’s extended dewlap. For this purpose, Gunther Köhler (GK) preferably utilized the standard forceps of genuine Swiss Army knives since their broad, flat apex prevents even thin-skinned dewlaps from damage and functions as an approximate scale (width = 3 mm in the models of both suppliers). Immediately after euthanasia via a pericardian injection of T61 (Intervet International, Unterschleißheim, Germany), relative hind limb length was determined by recording the point reached by the tip of the fourth toe when the extended hind limb was addressed along the straightened specimen. Tissue samples were cut from the tip of the tail of selected individuals before they came in contact with formalin, stored in 98 % non-denatured ethanol.

Whenever possible, we everted the hemipenes of male specimens by injecting 70 % ethanol into the hemipenial pockets after manually pre-everting the hemipenes. Specimens were then preserved by injecting a solution of 5–10 mL absolute (i.e., 36 %) formalin in 1 L of 96 % ethanol into the body cavity and thighs, preferably also sprinkling everted hemipenes and extended dewlaps with this solution, and stored in 70 % ethanol. The collected specimens have been deposited in the collection of the Senckenberg Forschungsinstitut Frankfurt (SMF), Museo Nacional de Historia Natural “Prof. Eugenio de Jesús Marciano”, Santo Domingo, Dominican Republic (MNHNSD), and the Smithsonian Institution (USNM).

The capitalized colors and color codes (the latter in parentheses) are those of Köhler (2012). Terminology of markings used in color descriptions follow Köhler (2012). Nomenclature of scale characters follows that of Köhler (2014). Head length was measured from the tip of the snout to the anterior margin of the ear opening. Snout length was measured from the tip of the snout to the anterior border of the orbit. Head width was determined with the broad tips of the calipers aligned with the levels of posterior margin of eye and supralabial scales, respectively, with the calipers held in a vertical position relative to the head. Dorsal and ventral scales were counted at midbody along the midline. Tail height and width were measured at the point reached by the heel of the extended hind leg. Subdigital lamellae were counted on Phalanges II to IV of Toe IV of the hind limbs, and separately on distal phalanx. We considered the scale directly anterior to the circumnasal to be a prenasal.

Abbreviations used are AGD (axilla-groin distance), dorsAG (number of medial dorsal scales between levels of axilla and groin), dorsHL (number of medial dorsal scales in one head length), HDT (horizontal diameter of tail), HL (head length), HW (head width), IFL (infralabials), IP (interparietal plate), SAM (scales around midbody), ShL (shank length), SL (snout length), SO (subocular scales), SPL (supralabial scales), SS (supraorbital semicircles), SVL (snout-vent length), TL (tail length), VDT (vertical diameter of tail),

ventrAG (number of medial ventral scales between levels of axilla and groin), and ventrHL (number of medial ventral scales in one head length). Synonymies in the species accounts are restricted to the major checklists of the Caribbean herpetofauna, regional treatments, and relevant taxonomic works.

Discriminant function analysis (DFA) was used to evaluate the phenetic distinctness of *a priori* groups (i.e., genetic clusters). The DFAs were created with the aid of the computer program STATISTICA 6 (StatSoft, Inc. 2003). Discriminant scores (DS) were calculated by multiplying selected standardized variables (raw variables minus their associated mean value and divided by their associated standard deviation) by their associated unstandardized canonical coefficients. Each specimen was then plotted along the axes providing maximal separation of the *a priori* groups.

It is known that Hispaniola is a composite of two separate paleo-islands that collided about 10 million years ago (Hedges, 1996). Herein we refer to the southern and northern regions as the South Island and North Island, respectively, following Mertens (1939) and Schwartz (1978). Today they are connected by dry land that is below sea level, the Valle de Neiba (Dominican Republic) and Cul de Sac (Haiti).

As lines of evidence for species delimitation, we apply a phenotypic criterion (external morphology: coloration, morphometrics, and pholidosis, all structures coded by nuclear genes) and a criterion for reproductive isolation (genetic distinctness of the mitochondrial cytochrome B and ND2 genes). Genomic DNA was extracted from tissue using the DNeasy Blood and Tissue kit (Qiagen, Massachusetts, USA). For degraded samples and those for which sufficient yield was not obtained with the Qiagen kit, phenol chloroform extractions were completed. PCR amplification was performed under standard reaction conditions as outlined elsewhere (Hedges *et al.*, 2008).

For this study, we have added a total of 267 new cytB sequences and 280 ND2 sequences (Appendix 2), with 142 ND2 sequences obtained from Glor *et al.* (2003). It should be noted that S.Blair Hedges (SBH) provided tissues for use in Glor *et al.* (2003) but they were reported incorrectly in that study as “USNM” catalog numbers when instead they were field and laboratory numbers used by SBH. They are represented in this tree with their correct “SBH” field numbers (see Appendix 2). The primers used to obtain these sequences were as follows: cytB – cytBL3 5’ ATACAYTACACAGCRGAYAT 3’ and cytBH3 5’TGGGTGTTCKACTGGTTGTCC3’; ND2 (from Macey *et al* 1997) – L4437 5’AAGCTTTCGGGCCCATACC3’ and H4980 5’ATTTTCGTAGTTGGGTTTGRTT3’. Sequences from 426 ingroup and three outgroup taxa were analyzed resulting in a total of 1691 aligned sites. Gene alignments were performed independently in Geneious 11.0.4 (<https://www.geneious.com>) using MAFFT 7.388 with default parameters (Kato & Standley, 2013). Protein translations were reviewed to ensure correct alignment with respect to reading frames and individual gene trees were constructed as an additional check on data quality. Best-fit model selection for each gene was performed in MEGA X (Kumar *et al.*, 2018) and a maximum likelihood (ML) analysis was completed using RAxML 8.2.11 (Stamatakis, 2014), in Geneious 11.0.4. Evolutionary rates and base frequencies were estimated independently per gene, using the evolutionary model GTR + I + Γ . Gaps were treated as missing data. All parameters for the ML analyses were estimated by the program during the run. Branch support in the trees was provided by standard bootstrap analysis (2,000 replicates).

RESULTS

Taxonomy of anoles of the genus *Audantia*

The species of the genus *Audantia* are readily differentiated from all other Hispaniolan anoles (family Dactyloidae) by the combination of having (1) a very large head in adult males (ratio head length/SVL >0.3); (2) predominantly grayish-brown overall coloration in life; (3) usually a double row of slightly to greatly enlarged vertebral scales, not forming a serrated crest (4) moderately long hind legs (fourth toe of adpressed hind leg reaching to a point between of posterior margin of eye and tip of snout); (5) the ventral scales at midbody smooth or keeled; (6) 24–35 subdigital lamellae on Phalanges II–IV of Toe IV of hind limbs; (7) male dewlap dirty white, greenish, yellowish, or orange; (8) males with a pair of distinctly enlarged postcloacal scales.

The analysis of our molecular data revealed 14 distinct genetic clusters among the specimens of the genus *Audantia* we studied (Fig. 1). We take this high level of genetic differentiation among these clusters (Table I) as evidence for lack of gene flow. Also, we documented morphological differences among these 14 genetic clusters, both in single characters of external morphology (Table II) as well as in multivariate statistical analyses.

Table I. Percent pairwise genetic distances (p -distances) separating each of the 14 species of *Audantia*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>A. hispaniolae</i>													
2. <i>A. armouri</i>	11.6												
3. <i>A. doris</i>	9.5	10.3											
4. <i>A. shrevei</i>	12.6	10.7	13.1										
5. <i>A. higuey</i>	13.3	11.4	12.9	11.9									
6. <i>A. ravifaux</i>	13.4	13.0	13.8	13.0	13.1								
7. <i>A. aridius</i>	14.0	13.5	13.7	12.8	13.6	13.9							
8. <i>A. cybotes</i>	14.5	13.4	14.1	13.3	13.3	13.2	12.8						
9. <i>A. australis</i>	14.0	12.8	13.6	12.0	13.0	12.4	13.8	10.5					
10. <i>A. breslini</i>	15.1	15.2	15.8	15.1	14.2	15.2	13.9	14.6	14.3				
11. <i>A. saxatilis</i>	18.2	17.7	17.7	17.5	16.5	17.5	16.9	18.4	17.6	16.7			
12. <i>A. longitibialis</i>	18.5	18.3	19.4	18.8	17.8	19.6	17.5	17.8	18.1	18.1	19.0		
13. <i>A. marcanoii</i>	21.2	21.0	22.0	21.3	20.0	21.1	20.2	19.4	19.9	19.1	22.2	21.7	
14. <i>A. strahmi</i>	17.7	16.9	17.2	18.2	16.5	18.5	17.0	15.9	17.6	18.0	18.0	13.6	20.5

Table II. Selected measurements, proportions and scale characters of the *cybotes* series species studied in detail here. Range is followed by mean value and standard deviation in parentheses. For abbreviations see text.

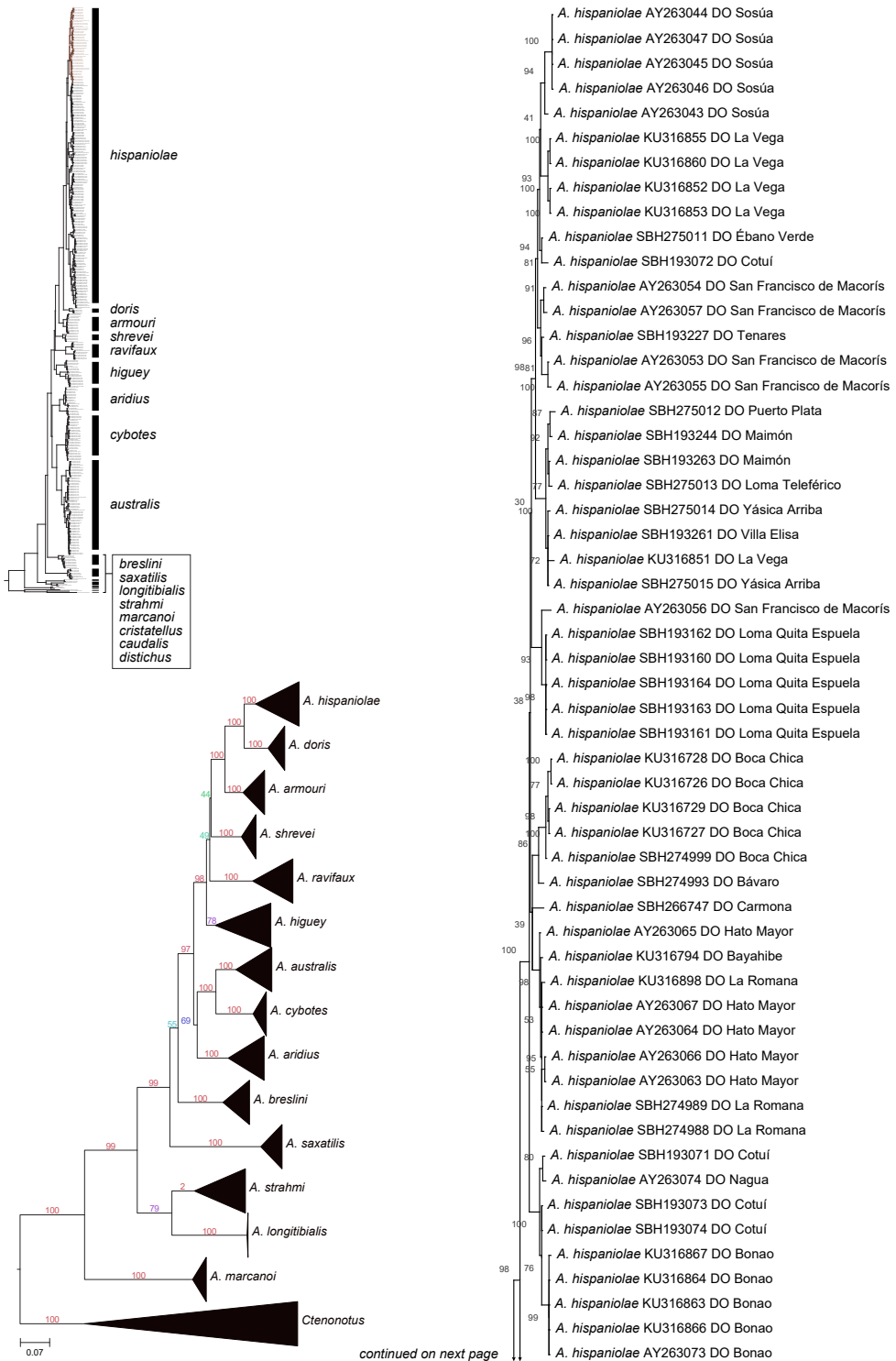
		<i>Audantia ariadus</i> ♂ 9 ♀ 3	<i>Audantia australis</i> ♂ 14 ♀ 26	<i>Audantia cybotes</i> ♂ 14 ♀ 10	<i>Audantia dorsis</i> ♂ 4 ♀ 3	<i>Audantia higleyi</i> ♂ 9 ♀ 3	<i>Audantia hispaniolae</i> ♂ 20 ♀ 10	<i>Audantia ravifaux</i> N = 24
maximum SVL	males	70.0	69.0	79.0	63.0	69.0	67.0	59
	females	52.5	64.0	57.0	47.0	51.0	56.0	44
TL/SVL	males	1.82–1.96 (1.89±0.06)	1.69–1.94 (1.81±0.09)	1.66–1.98 (1.80±0.13)	–	1.86–2.00 (1.95±0.08)	1.98–2.10 (2.03±0.06)	–
	females	–	1.68–1.94 (1.77±0.10)	1.47–2.11 (1.70±0.24)	–	1.88–1.97 (1.94±0.05)	1.76–1.85 (1.81±0.07)	–
VDT/HDT	males	1.32–1.95 (1.52±0.20)	1.35–1.82 (1.60±0.13)	1.38–2.00 (1.56±0.19)	2.26–2.50 (2.38±0.17)	1.42–2.40 (1.71±0.35)	1.31–1.67 (1.48±0.11)	–
	females	1.28–1.53 (1.40±0.18)	1.16–1.73 (1.34±0.16)	1.33–1.69 (1.45±0.11)	–	1.28–2.30 (1.82±0.51)	1.14–1.42 (1.31±0.11)	–
AGD/SVL	males	0.33–0.37 (0.35±0.01)	0.38–0.55 (0.41±0.04)	0.20–0.42 (0.36±0.05)	0.35–0.38 (0.37±0.01)	0.33–0.40 (0.35±0.02)	0.33–0.39 (0.36±0.02)	–
	females	0.35–0.39 (0.38±0.02)	0.34–0.43 (0.39±0.02)	0.38–0.42 (0.40±0.01)	0.39–0.45 (0.42±0.03)	0.36–0.39 (0.37±0.01)	0.37–0.41 (0.40±0.02)	–
HL/SVL	males	0.29–0.32 (0.31±0.01)	0.29–0.33 (0.30±0.01)	0.30–0.32 (0.31±0.01)	0.32–0.34 (0.33±0.01)	0.30–0.32 (0.31±0.01)	0.29–0.32 (0.31±0.01)	–
	females	0.29–0.30 (0.30±0.00)	0.26–0.32 (0.30±0.01)	0.28–0.31 (0.29±0.01)	0.29	0.28–0.32 (0.31±0.02)	0.27–0.30 (0.29±0.01)	–
HL/HW	males	1.67–1.82 (1.73±0.05)	1.65–1.79 (1.73±0.05)	1.64–1.87 (1.75±0.06)	1.77–1.85 (1.82±0.04)	1.71–1.96 (1.82±0.06)	1.66–2.03 (1.78±0.11)	–
	females	1.64–1.74 (1.68±0.05)	1.58–1.80 (1.68±0.05)	1.68–1.81 (1.72±0.04)	1.67–1.78 (1.72±0.05)	1.76–2.07 (1.82±0.13)	1.63–1.78 (1.69±0.04)	–
SL/SVL	males	0.13–0.14 (0.14±0.00)	0.12–0.13 (0.13±0.00)	0.12–0.14 (0.13±0.01)	0.14–0.15 (0.14±0.00)	0.13–0.14 (0.14±0.00)	0.12–0.14 (0.13±0.01)	–
	females	0.12–0.13 (0.13±0.01)	0.12–0.13 (0.13±0.00)	0.11–0.13 (0.12±0.01)	0.12–0.13 (0.13±0.00)	0.13–0.15 (0.14±0.01)	0.12–0.14 (0.13±0.01)	–

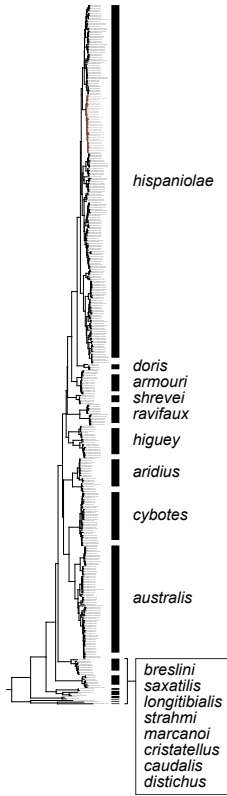
Table II. Continuation

		<i>Audantia aridius</i> ♂ 9 ♀ 3	<i>Audantia australis</i> ♂ 14 ♀ 26	<i>Audantia cybotes</i> ♂ 14 ♀ 10	<i>Audantia doris</i> ♂ 4 ♀ 3	<i>Audantia higley</i> ♂ 9 ♀ 3	<i>Audantia hispaniolae</i> ♂ 20 ♀ 10	<i>Audantia ravifaux</i> N = 24
SL/HL	males	0.42–0.45 (0.43±0.01)	0.41–0.43 (0.42±0.01)	0.40–0.44 (0.43±0.01)	0.43–0.45 (0.44±0.01)	0.43–0.46 (0.44±0.01)	0.40–0.46 (0.43±0.02)	–
	females	0.40–0.45 (0.43±0.03)	0.41–0.44 (0.42±0.01)	0.40–0.44 (0.42±0.01)	0.43–0.45 (0.44±0.02)	0.44–0.47 (0.45±0.01)	0.42–0.49 (0.44±0.02)	–
ShL/SVL	males	0.28–0.32 (0.31±0.01)	0.28–0.32 (0.30±0.01)	0.16–0.32 (0.29±0.04)	0.30–0.33 (0.32±0.01)	0.30–0.33 (0.32±0.01)	0.28–0.33 (0.30±0.01)	–
	females	0.29–0.30(0.29±0.01)	0.27–0.31 (0.30±0.01)	0.29–0.32 (0.30±0.01)	0.29–0.31 (0.30±0.01)	0.27–0.31 (0.29±0.02)	0.27–0.31 (0.29±0.01)	–
ShL/HL	males	0.94–1.05 (0.99±0.04)	0.95–1.08 (1.00±0.04)	0.49–1.05 (0.92±0.14)	1.92–1.02 (0.96±0.04)	1.01–1.03 (1.02±0.01)	0.89–1.05 (0.99±0.05)	–
	females	0.98–1.05 (1.00±0.03)	0.94–1.06 (1.01±0.03)	0.97–1.11 (1.01±0.04)	1.00–1.07 (1.04±0.03)	0.85–1.02 (0.94±0.06)	0.93–1.07 (1.01±0.05)	–
ToeLam p		26–33 (29.8±2.1)	27–34 (29.8±2.1)	28–35 (30.8±2.1)	24–32 (28.7±2.6)	27–31 (28.6±1.2)	27–32 (29.6±1.6)	–
ToeLam d / IO		7–11 (9.4±1.1) 0–1 (0.4±0.5)	8–11 (9.1±0.9) 0–1 (0.3±0.5)	8–12 (9.3±0.9) 0–1 (0.2±0.4)	9–10 (9.4±0.5) 0–1 (0.1±0.4)	8–11 (9.8±0.8) 0–1 (0.2±0.4)	8–11 (9.5±0.9) 0–1 (0.4±0.5)	– 0–1 (0.0±0.2)
IP/IO		1–3 (2.2±0.5)	2–0–3.5 (2.3±0.4)	1–3 (2.1±0.6)	2–3 (2.6±0.5)	1–0–2.5 (2.0±0.4)	1–3 (2.2±0.5)	1–3 (1.7±0.5)
SO/SPL		0–1 (0.9±0.3)	0–1 (0.9±0.3)	0–1 (0.8±0.4)	0–1 (0.9±0.2)	0–1 (0.7±0.5)	0–1 (0.9±0.3)	0–1.5 (0.4±0.5)
SPL		6–7 (6.2±0.4)	5–7 (6.2±0.5)	5–8 (6.2±0.7)	6–7 (6.4±0.5)	6–7 (6.3±0.5)	6–7 (6.4±0.5)	–
IFL		6–7 (6.2±0.4)	5–7 (5.9±0.5)	5–7 (5.9±0.7)	6–7 (6.3±0.5)	5–8 (6.3±0.8)	5–7 (6.2±0.6)	–
LST		24–49 (36.3±8.1)	28–72 (40.3.5±8.7)	32–66 (45.8±9.6)	26–41 (35.0±4.9)	35–59 (46.5±6.6)	20–72 (41.7±12.3)	–

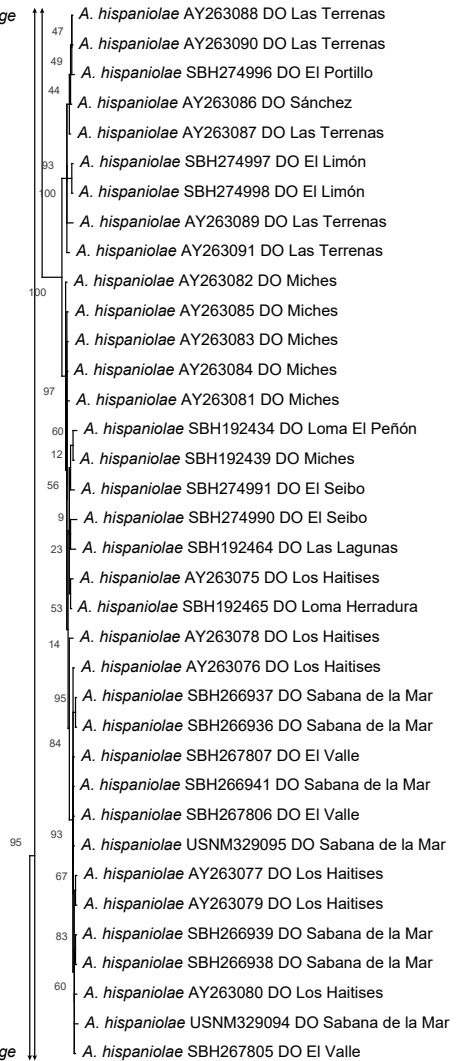
	<i>Audantia aridius</i> ♂ 9 ♀ 3	<i>Audantia australis</i> ♂ 14 ♀ 26	<i>Audantia cybotes</i> ♂ 14 ♀ 10	<i>Audantia doris</i> ♂ 4 ♀ 3	<i>Audantia higley</i> ♂ 9 ♀ 3	<i>Audantia hispaniola</i> ♂ 20 ♀ 10	<i>Audantia ravifaux</i> N = 24
LSR	4-7 (6.2±0.9)	5-8 (6.6±0.8)	5-9 (6.8±0.8)	5-7 (6.1±0.7)	6-7 (6.6±0.5)	5-9 (6.9±1.1)	5-7 (5.8)
PR	6-7 (6.3±0.5)	4-7 (6.4±0.8)	5-7 (6.5±0.6)	6-7 (6.4±0.5)	6-7 (6.8±0.4)	5-7 (6.4±0.6)	3-5 (3.7)
PM	4-9 (6.0±1.1)	4-9 (6.1±0.9)	4-8 (6.3±0.9)	6-7 (6.1±0.4)	6-9 (7.2±0.8)	4-8 (6.1±0.9)	4-8 (4.8)
SubL / IN	1-2 (1.9±0.3) 5-8 (6.3±0.8)	1.0-2.5 (1.6±0.5) 4-8 (6.0±0.6)	1-2 (1.7±0.4) 5-7 (6.1±0.5)	2.0-2.5 (2.1±0.2) 5-6 (5.9±0.4)	2-3 (2.2±0.4) 6-7 (6.1±0.3)	0.5-2.5 (1.9±0.5) 4-7 (5.9±0.7)	- -
ESO (greatly) / ESO (moderately) / 2Canths	0 3-7 (4.8±1.3) 6-8 (7.3±0.8)	0.5-1.0 (0.7±0.3) 2-7 (4.7±1.1) 5-8 (6.6±1.0)	0.5 (0.5±0.0) 1.5-6.5 (5.5±1.4) 5-10 (7.0±1.3)	0 2.5-5.0 (3.8±0.9) 6-7 (6.3±0.5)	0 2.5-7.0 (4.3±1.2) 5-8 (6.0±1.1)	0.5 2.0-6.5 (4.5±1.0) 5-9 (6.6±1.4)	- - 4-7 (5.5)
1Canths	6-9 (8.0±1.0)	6-12 (9.0±1.2)	7-12 (8.6±1.2)	8-9 (8.4±0.5)	8-9 (8.1±0.3)	6-12 (8.7±1.6)	-
dorsHL	42-58 (39.3±4.4)	36-52 (44.4±3.9)	30-56 (42.0±5.0)	32-48 (38.3±5.1)	38-50 (45.3±3.7)	38-66 (47.0±7.4)	35-54 (44.9)
ventrHL	28-44 (36.5±4.9)	24-42 (31.2±4.6)	22-42 (31.7±5.1)	22-40 (30.0±7.0)	26-40 (35.3±4.4)	22-50 (31.5±6.7)	27-51 (36.5)
dorsAG	62-80 (68.2±6.2)	52-87 (72.0±7.8)	55-86 (69.4±9.3)	45-75 (55.7±10.4)	53-70 (63.1±5.2)	56-99 (75.6±10.2)	-
ventrAG / SAM / RED	43-50 (45.9±2.7) 186-234 (216.8±14.0) 2 (2±0)	35-57 (45.3±5.7) 178-242 (216.3±14.8) 2 (2±0)	35-53 (44.6±5.1) 160-232 (203.6±17.3) 2 (2±0)	38-51 (42.4±4.5) 164-184 (173.1±7.6) 2 (2±0)	38-49 (43.3±2.9) 166-212 (184.5±13.8) 2 (2±0)	37-55 (42.0±4.2) 166-240 (204.8±20.3) 2 (2±0)	- - -

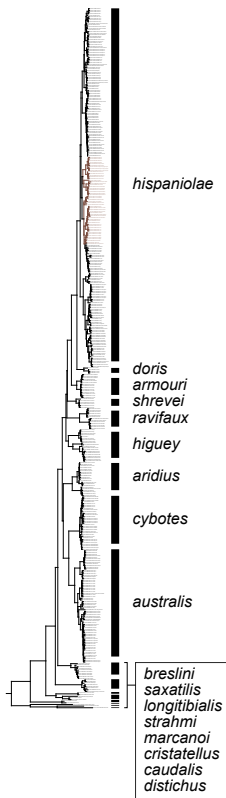
FIGURE 1



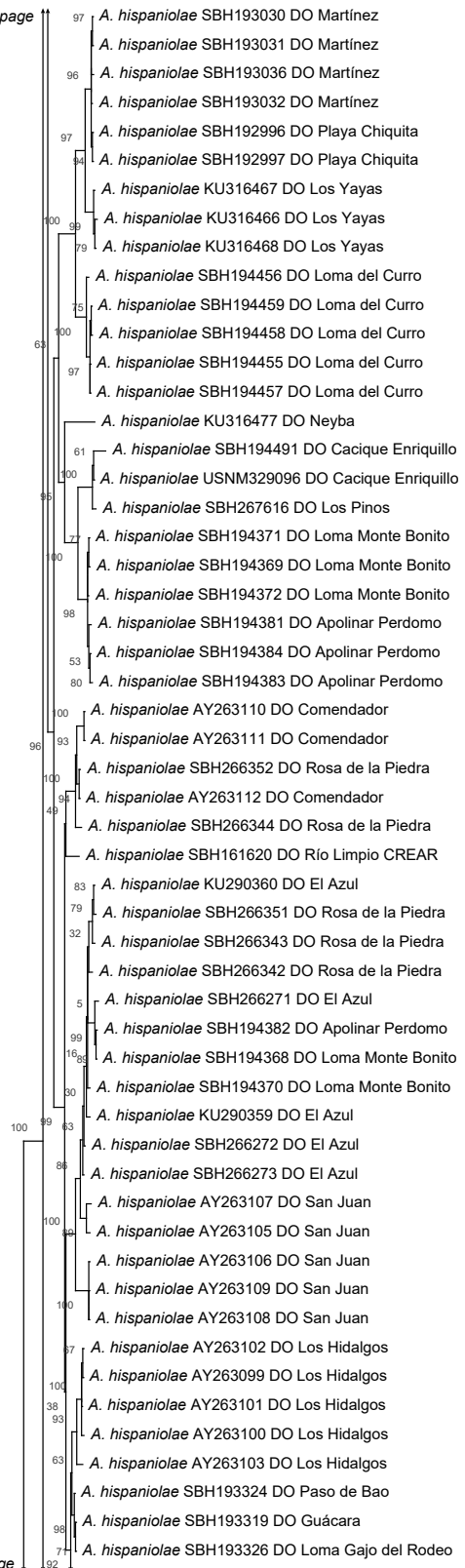


continued from previous page

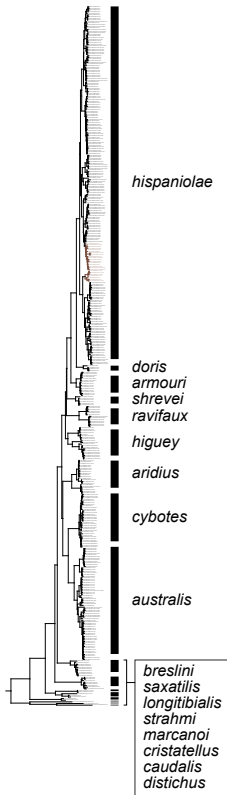




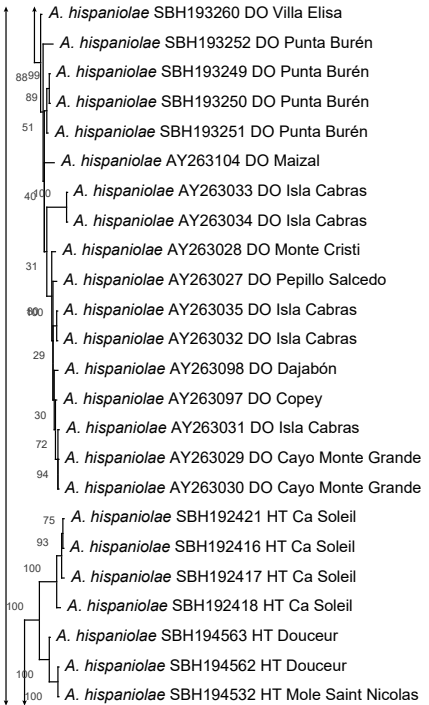
continued from previous page



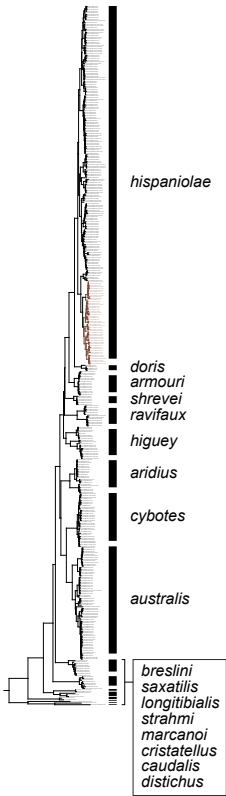
continued on next page



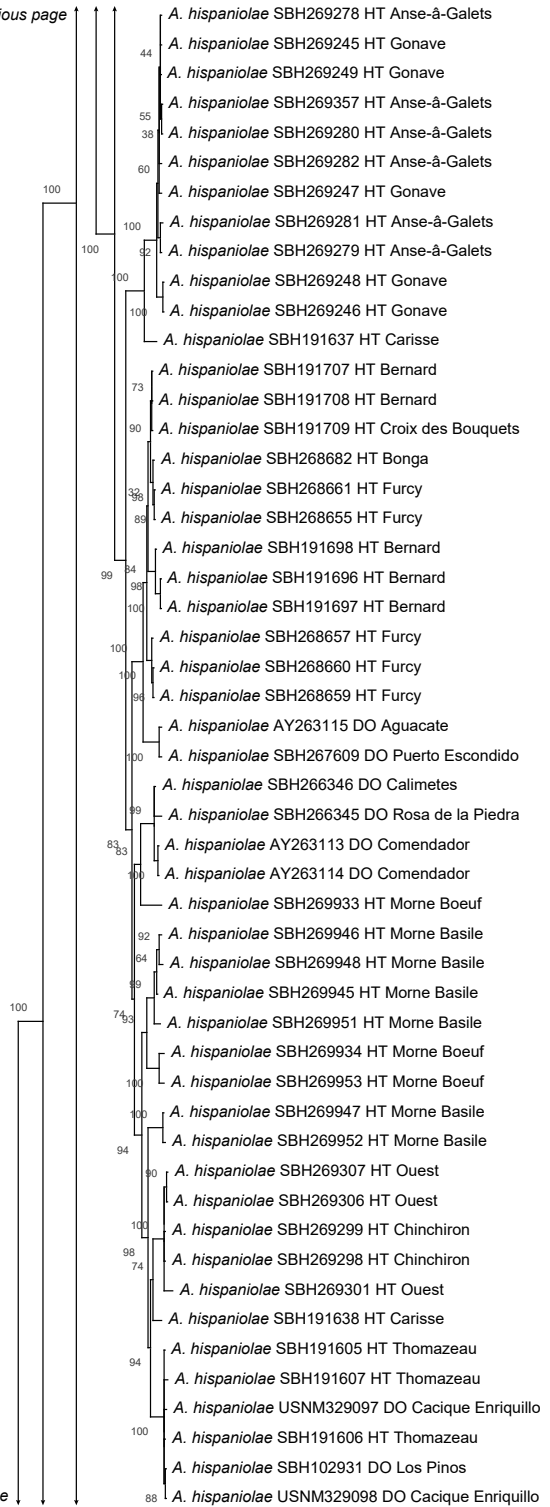
continued from previous page



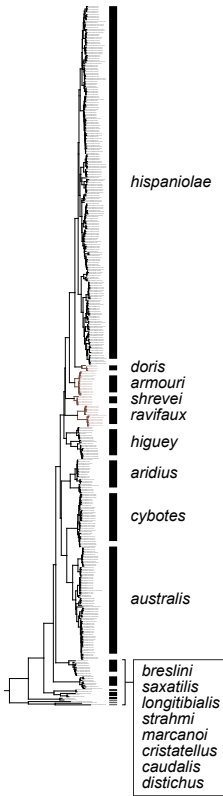
continued on next page



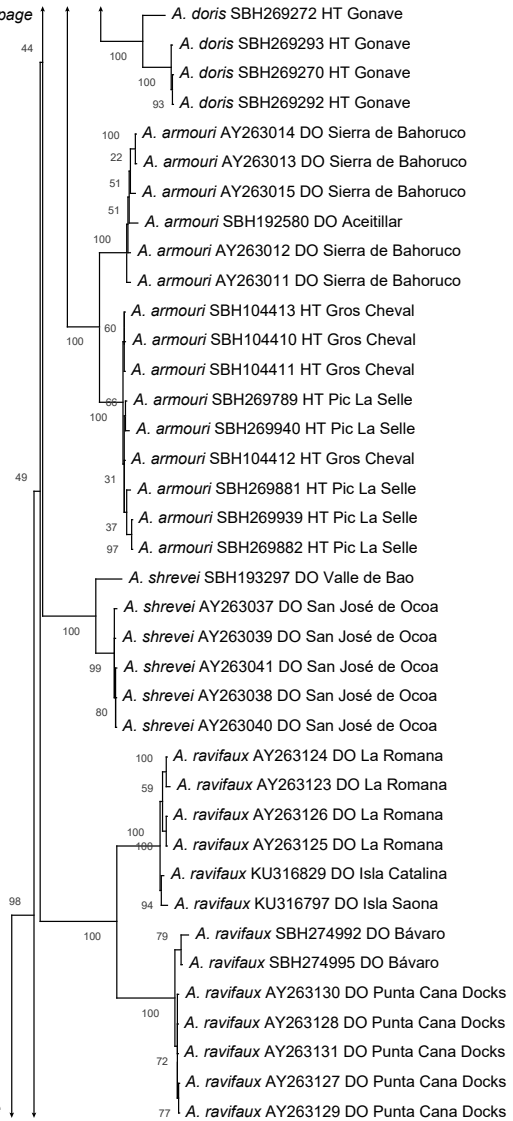
continued from previous page



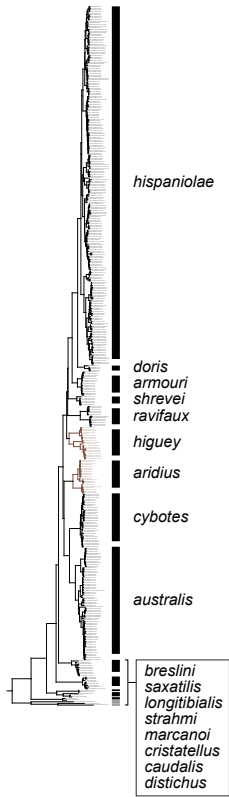
continued on next page



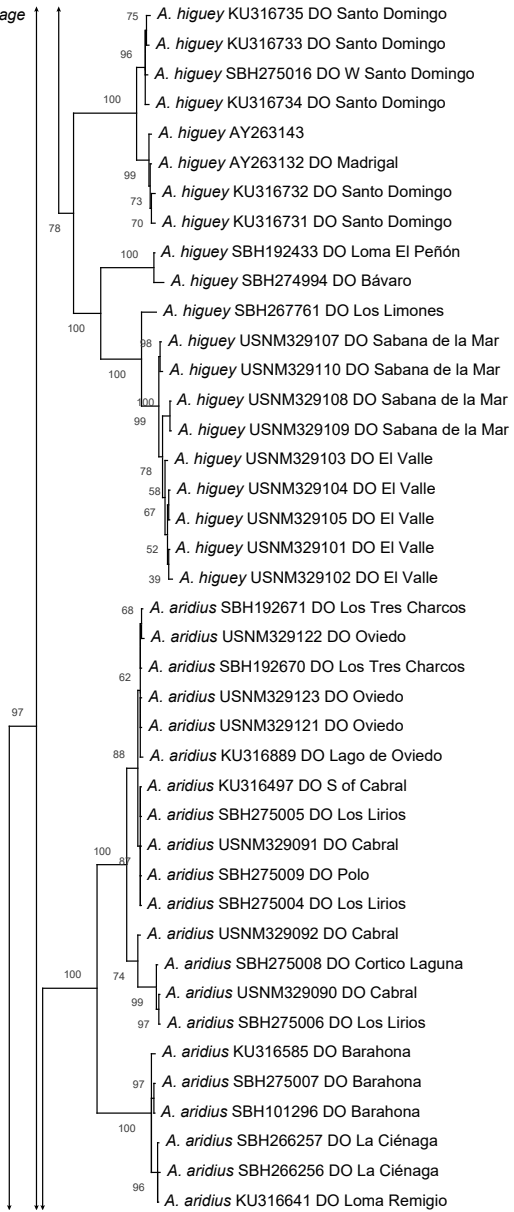
continued from previous page



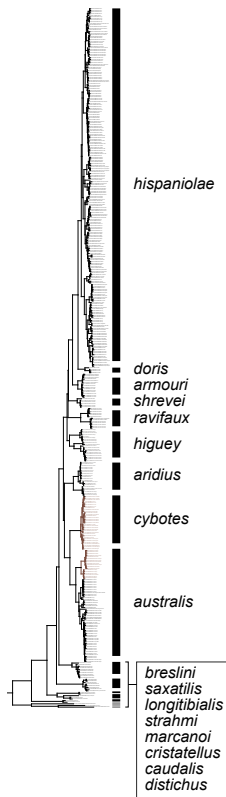
continued on next page



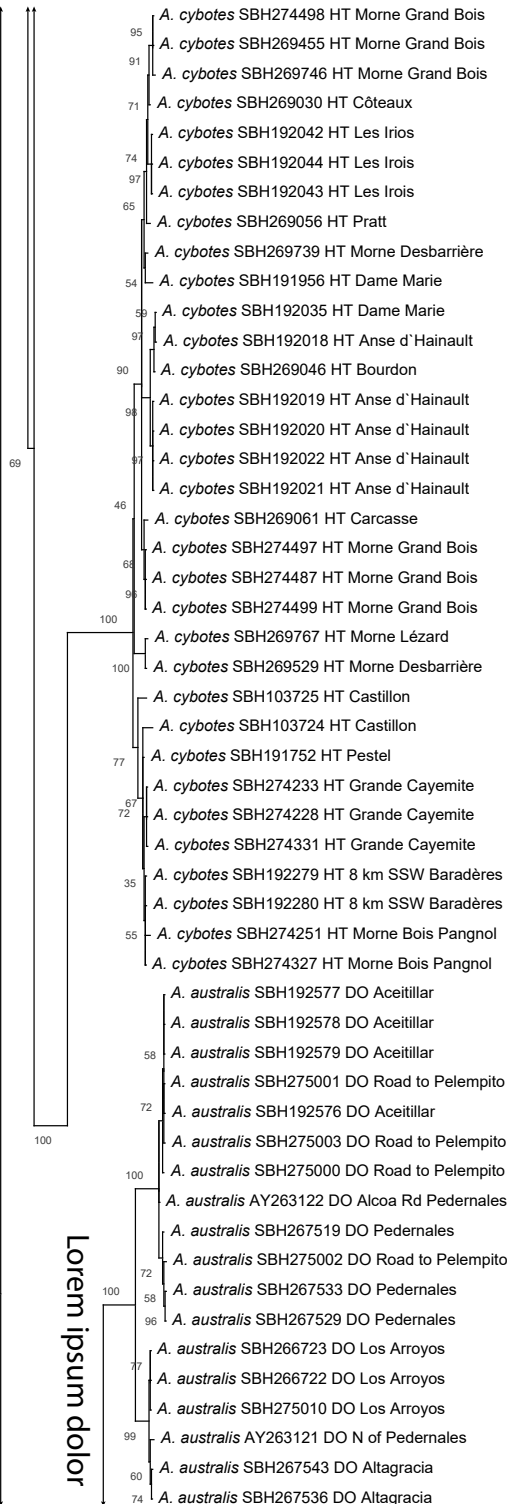
continued from previous page



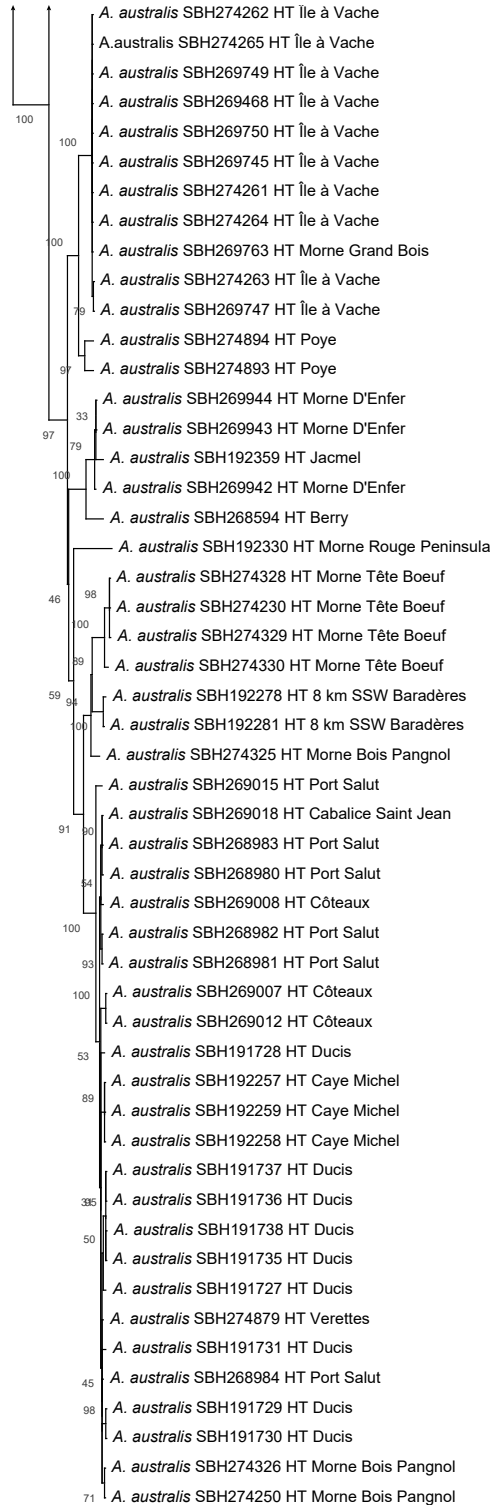
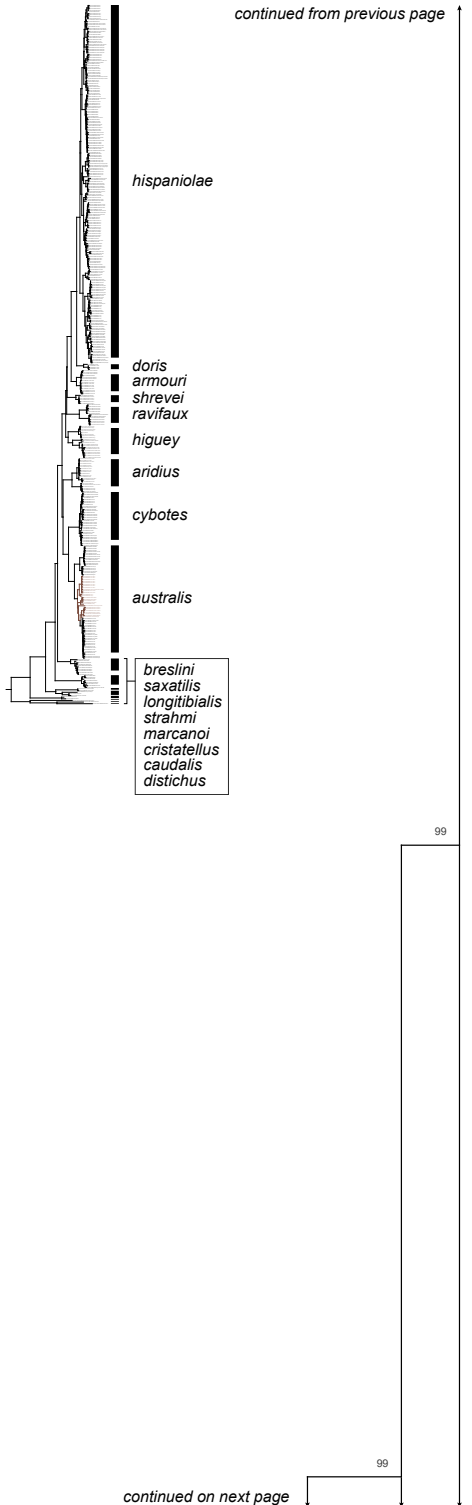
continued on next page



continued from previous page



continued on next page



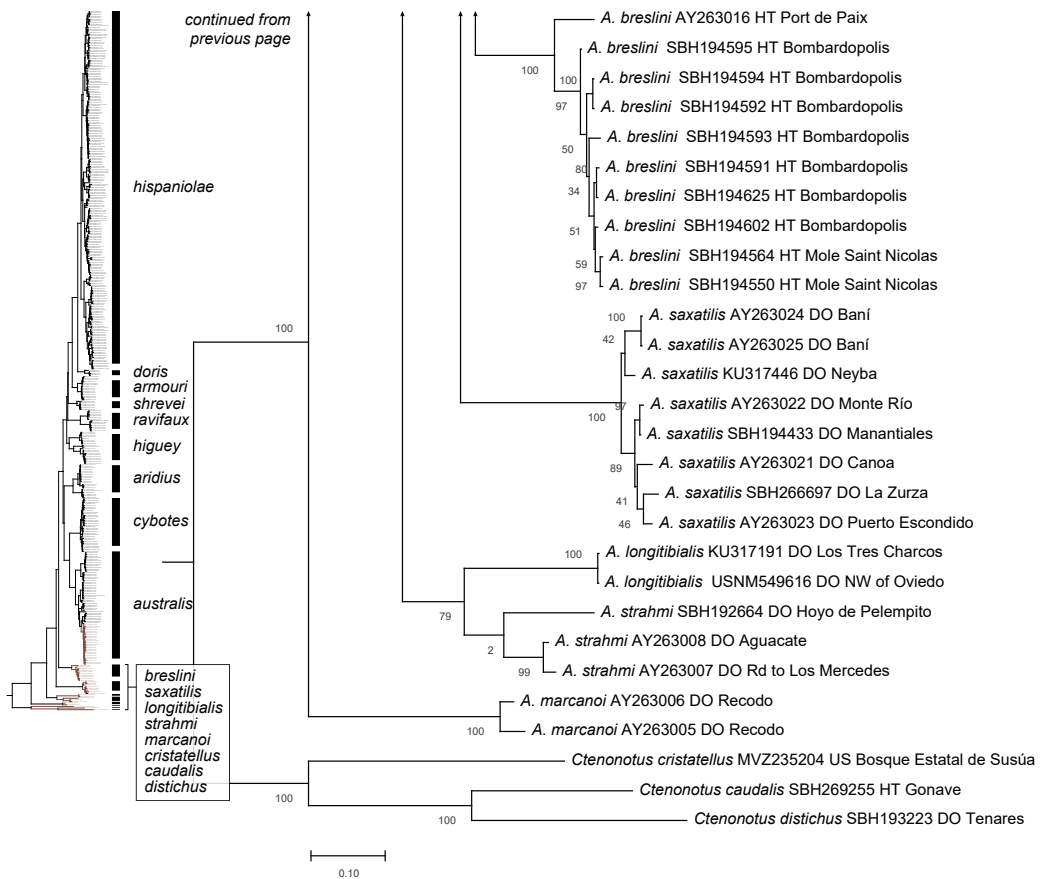


Figure 1. Phylogenetic tree of specimens of the genus *Audantia* from a maximum-likelihood analysis of DNA sequences of two mitochondrial genes: cytochrome b and ND2. A scale bar is indicated. The numbers at nodes are bootstrap values. The tree is rooted with the species *Ctenonotus caudalis*, *C. cristatellus*, and *C. distichus*. A locator tree is shown on each page identifying the clade or clades (red) that are displayed on the same page. For ease of viewing, a species-level tree is shown as an inset in the lower left corner of the first page, with same topology, branch lengths, and support values as in the full tree. Black triangles are proportional to the number of individuals within each species in the full tree.

Figures 2–7 show the results of discriminant function analyses (DFA). The best discriminating characters were relative size of body scales, number of loreal scales, as well as the ratios shank/SVL and AGD/SVL.

Figure 2 shows the results of an analysis based on six morphological characters (ventrHL, dorsHL, LST, SAM, shank/SVL, and AGD/SVL) of males of the species *Audantia cybotes*, Species 3 “*australis*”, and Species 4 “*aridius*”. The first and second discriminant functions correctly classified 80.0 % of the specimens of *A. cybotes*, 84.6 % of Species 3 “*australis*”, and 80.0 % of Species 4 “*aridius*”. The first discriminant function is $DS = 0.048747 [\text{ventrHL}] - 0.901191 [\text{dorsHL}] + 0.754006 [\text{LST}] - 0.436889 [\text{SAM}] - 0.381972 [\text{shank/SVL}] + 0.052856 [\text{AGD/SVL}]$. The second discriminant function is $DS = -0.138031 [\text{ventrHL}] + 0.183618 [\text{dorsHL}] + 0.064224 [\text{LST}] - 0.168316 [\text{SAM}] - 0.317627 [\text{shank/SVL}] - 0.948841 [\text{AGD/SVL}]$. The polygons of all three species hardly overlap.

Figure 3 shows the results of an analysis based on six morphological characters (ventrHL, dorsHL, LSR, LST, SAM, and ToeLam prox) of females of the species *A. cybotes*, Species 3 “*australis*”, and Species 4 “*aridius*”. The first and second discriminant functions correctly classified 41.7% of the specimens of *A. cybotes*, 90.5 % of Species 3 “*australis*”, and 33.3 % of Species 4 “*aridius*”. The first discriminant function is $DS = 0.222672$ [ventrHL] + 0.723711 [dorsHL] - 0.552333 [LST] - 0.175056 [SAM] + 0.300687 [shank/SVL] - 0.406005 [A-GD/SVL]. The second discriminant function is $DS = -0.265324$ [ventrHL] + 0.275709 [dorsHL] - 0.540854 [LST] + 0.565826 [SAM] + 0.425727 [shank/SVL] - 0.168236 [A-GD/SVL]. The polygon of Species 4 “*aridius*” does slightly overlap with the polygon of *A. cybotes*, whereas *A. cybotes*’ and Species 3 “*australis*” polygons have a high degree of overlap.

The results of an analysis based on six morphological characters (ventrHL, dorsHL, ToeLam prox, LST, SAM, and AGD/SVL) of males of the species Species 2 “*higüey*”, Species 1 “*hispaniolae*”, *A. doris*, and *A. ravifaux* are shown in Figure 4. The first and second discriminant functions correctly classified 77.8 % of the specimens of Species 2 “*higüey*” and 81.8 % of Species 1 “*hispaniolae*”, 71.4 % of *A. doris*, and 91.7 % of *A. ravifaux*. The first discriminant function is $DS = -0.390318$ [ventrHL] - 0.054148 [dorsHL] + 0.837806 [SAM] + 0.448478 [LST] + 0.183539 [AGD/SVL]. The second discriminant function is $DS = 0.731362$ [ventrHL] + 0.296961 [dorsHL] + 0.523924 [SAM] - 0.946471 [LST] + 0.140161 [AGD/SVL]. The polygon of *A. ravifaux* does not overlap with any of the other polygons, whereas the polygons of the remaining three species slightly overlap with each other.

Figure 5 shows the results of an analysis based on five morphological characters (ventrHL, dorsHL, ToeLam prox, SAM, and AGD/SVL) of females of the Species 2 “*higüey*”, Species 1 “*hispaniolae*”, and *A. doris*. The first and second discriminant functions correctly classified 100.0 % of all three specimens. The first discriminant function is $DS = -0.618265$ [ventrHL] - 0.331903 [dorsHL] - 0.952501 [LST] + 1.533832 [SAM] + 0.966015 [AGD/SVL]. The second discriminant function is $DS = -0.17553$ [ventrHL] - 1.15786 [dorsHL] - 1.32790 [LST] - 0.61151 [SAM] + 0.00630 [AGD/SVL]. All three polygons do not overlap.

To further evaluate the patterns of morphological variation in the genetic clusters that occur sympatrically at several localities, we placed the genetically defined specimens in the area of sympatry in OTUs separate from those outside of this area. In the case of *A. cybotes* and Species 3 “*australis*”, this resulted in completely separated polygons for the allopatric OTUs of these taxa, whereas the polygons of the OTUs in the area of sympatry strongly overlap, with only 33.3–66.6 % of the OTUs in the area of sympatry being classified correctly (Figs. 6 and 7). For the males, the first discriminant function is $DS = -0.16628$ [ToeLam prox] + 0.80227 [LST] - 0.73931 [SAM] - 0.56962 [dorsAG]. The second discriminant function is $DS = 0.34617$ [ToeLam prox] + 0.13400 [LST] - 0.62410 [SAM] + 1.00712 [dorsAG]. For the females, the first discriminant function is $DS = 0.06983$ [ToeLam prox] - 0.88473 [ToeLam dist] + 0.07918 [LST] + 0.42101 [IO] - 0.41888 [SAM] + 0.09967 [dorsAG]. The second discriminant function is $DS = -0.37742$ [ToeLam prox] + 0.42339 [ToeLam dist] - 0.59342 [LST] + 0.66923 [IO] + 0.22095 [SAM] + 0.13491 [dorsAG].

In conclusion, we recognize these 14 clusters as species level units. The majority of the species level units we recognize can be readily assigned to a nominal taxon based on the geographic provenance of the respective type material (i.e., *Audantia armouri*, *A. breslini*, *A. doris*, *A. longitibialis*, *A. marcanoi*, *A. ravifaux*, *A. shrevei*, *A. strahmi*, *A. whitemani*). The type locality of *Anolis cybotes* Cope, 1863 is “Western Hayti; from near Jeremie”.

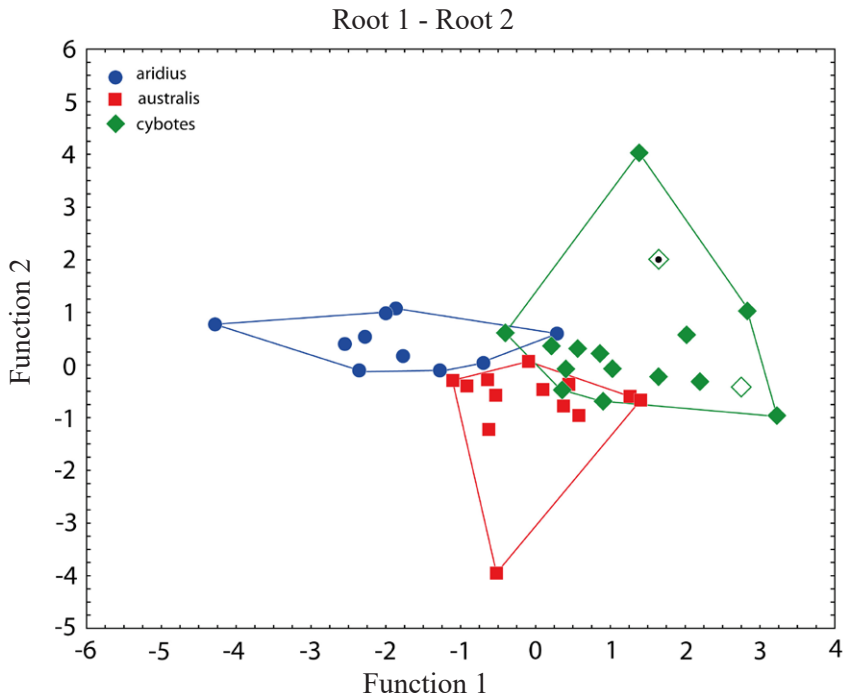


Figure 2. Discriminant function analysis of species of the genus *Audantia* based on six morphological characters (ventrHL, dorsHL, LST, SAM, shank/SVL, and AGD/SVL) of males of the species *A. cybotes*, Species 3 “*australis*”, and Species 4 “*aridius*”. Open square = lectotype of *Anolis riisei* Reinhardt & Lütken, 1863 (NHMD R3796); open square with black dot = lectotype of *Anolis cybotes* Cope, 1863 (MCZ 14346). See text for details.

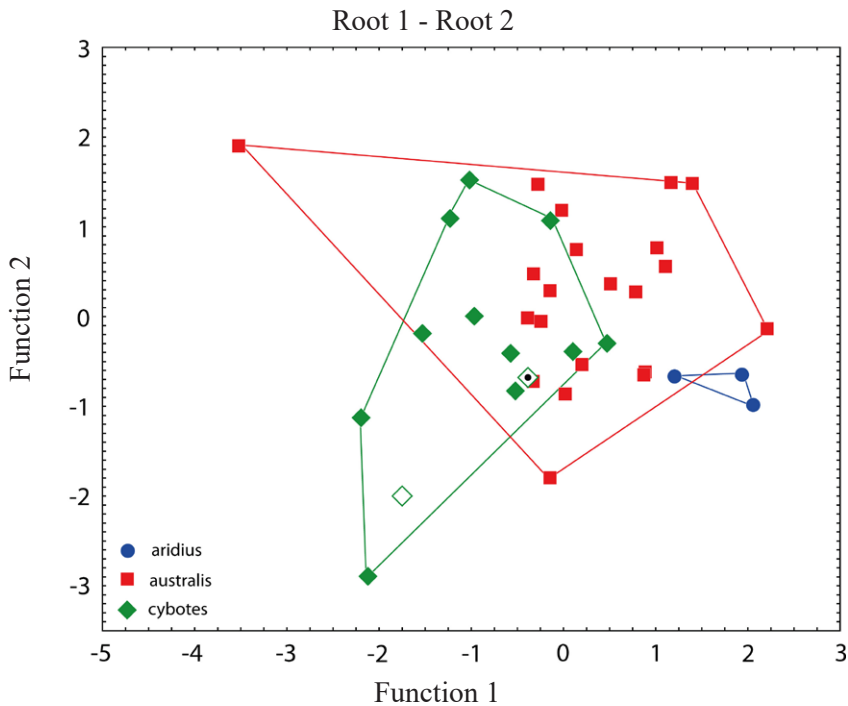


Figure 3. Discriminant function analysis of species of the genus *Audantia* based on six morphological characters (ventrHL, dorsHL, LSR, LST, SAM, and ToeLam prox) of females of the species *A. cybotes*, Species 3 “*australis*”, and Species 4 “*aridius*”. Open square = paralectotype of *Anolis riisei* Reinhardt & Lütken, 1863 (NHMD R3797); open square with black dot = paralectotype of *Anolis cybotes* Cope, 1863 (MCZ 14347). See text for details.

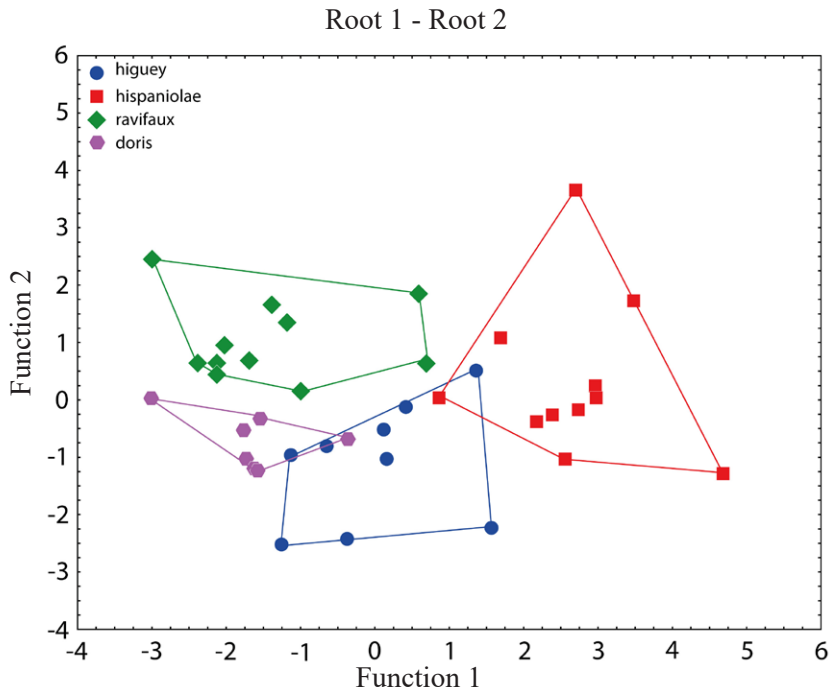


Figure 4. Discriminant function analysis of species of the genus *Audantia* based on six morphological characters (ventrHL, dorsHL, ToeLam prox, LST, SAM, and AGD/SVL) of males of the species Species 2 “*higuey*”, Species 1 “*hispaniolae*”, *A. doris*, and *A. ravifaux*. See text for details.

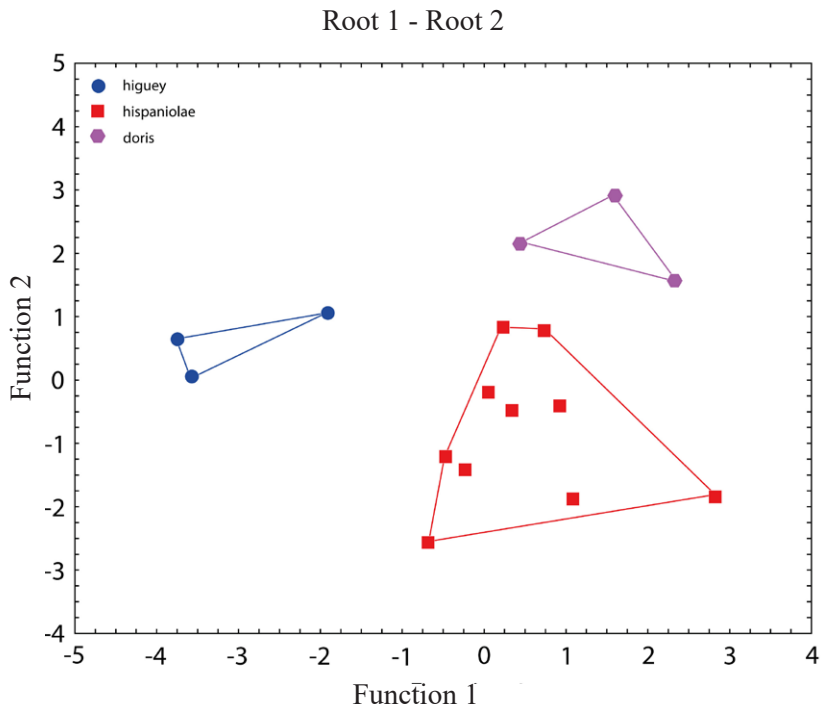


Figure 5. Discriminant function analysis of species of the genus *Audantia* based on five morphological characters (ventrHL, dorsHL, ToeLam prox, SAM, and AGD/SVL) of females of the Species 2 “*higuey*”, Species 1 “*hispaniolae*”, and *A. doris*. See text for details.

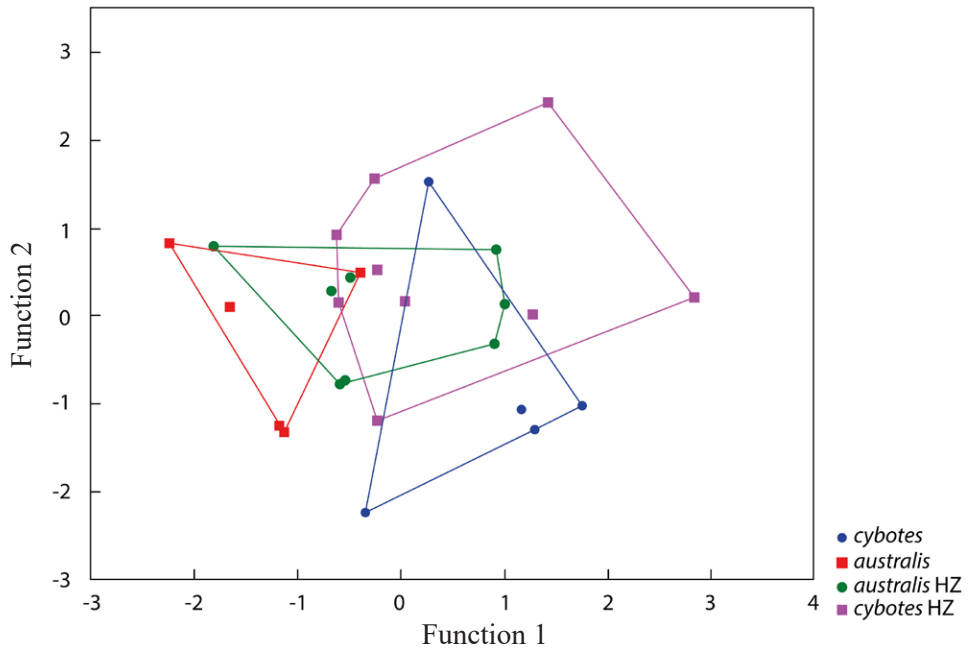


Figure 6. Discriminant function analysis of males of species of the species *A. cybotes* and Species 3 “*australis*” with the populations in the area of sympatry (called “*cybotes* HZ” and “*australis* HZ” here) grouped as OTUs separate from those outside of this area (those are called “*cybotes*” and “*australis*” here). This analysis is based on four morphological characters (dorsAG, LST, SAM, and ToeLam prox). See text for details.

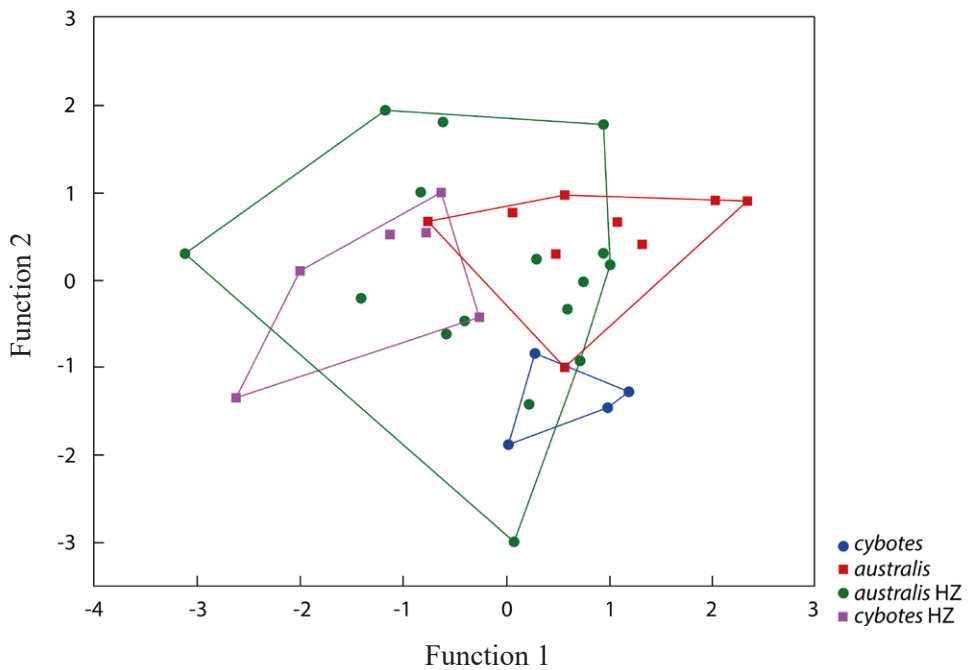


Figure 7. Discriminant function analysis of males of species of the species *A. cybotes* and Species 3 “*australis*” with the populations in the area of sympatry (called “*cybotes* HZ” and “*australis* HZ” here) grouped as OTUs separate from those outside of this area (those are called “*cybotes*” and “*australis*” here). This analysis is based on six morphological characters (dorsAG, LST, SAM, IO, ToeLam dist, and ToeLam prox). See text for details.

Therefore, we assign the genetic clade that contains specimens from the extreme western portion of the Tiburón Peninsula, Haiti, to *A. cybotes* sensu stricto. Also, we here designate as the lectotype of *Anolis cybotes* Cope, 1863 MCZ 14346, an adult male. Given its type locality and the poor state of conservation of its type material (see introduction and Fig. 8), and the genetic evidence, we assign the nominal taxon *Anolis haetianus* Garman, 1887 to the synonymy of *A. cybotes* Cope, 1863. Our data support the recognition of the nominal taxa *Anolis cybotes ravifaux* Schwartz & Henderson, 1982 and *Anolis doris* Barbour, 1925, respectively, as distinct species. Finally, we examined the holotype of *Anolis citrinellus* Cope, 1864 (BMNH 1946.8.5./1) and were surprised to learn that this specimen is not a species of the genus *Audantia* but rather represents an adult female of *Ctenonotus distichus* (**new synonymy**; Figs. 9–10; Table III). Furthermore, the holotype of *Anolis cybotes saxatilis* Mertens, 1938 (Figs. 11–12; Table III) is actually a specimen of the biological species currently referred to as *A. whitemani*, not of *A. cybotes*, as characterized by having dark brown crossbands on neck and anterior dorsum, keeled ventral scales; homogeneously distributed, widely spaced small gorgetals with more skin covered than uncovered by scales; no dark gular streaks; and a double row of weakly enlarged, but distinct vertebral scales. Therefore, we consider *Anolis cybotes saxatilis* Mertens, 1938 and *Anolis whitemani* Williams, 1963 to be conspecific and place the latter name into the synonymy of the former. Thus, in this work we use the name *A. saxatilis* for the species formerly referred to as *A. whitemani*.

A somewhat complicated issue is the taxonomic identity of *Anolis riisei* Reinhardt & Lütken, 1863. This taxon was described based on two syntypes, NHMD R3796 (adult male) and R3793 (adult female) from “Haiti,” a term that was used for the whole island of Hispaniola at that time. Herewith we designate the male syntype, NHMD R3796 (Fig. 13), as the lectotype of *Anolis riisei* Reinhardt & Lütken, 1863 and in the following provide a redescription of this specimen.

NHMD R3796, adult male, as indicated by well-developed dewlap, and presence of a pair of greatly enlarged postcloacal scales; SVL 65.0 mm; tail length 113.0 mm (complete); tail distinctly compressed in cross section, tail height 4.0 mm and width 1.9 mm; axilla to groin distance 25.3 mm; head length 19.0 mm, head length/SVL ratio 0.29; snout length 8.3 mm; head width 10.6 mm; longest toe of adpressed hind limb reaching to level of anterior margin of eye; shank length 18.0 mm, shank length/head length ratio 0.95; longest finger of extended forelimb reaching to 5 mm past snout; longest finger of adpressed forelimb reaching to 2 mm past anterior insertion of hind limbs. Dorsal head scales mostly keeled, some rugose or smooth, especially in frontal and parietal regions; 7 postrostrals; 7 scales between nasals; 1 elongate prenasal scale on each side, distinct from circumnasal and in contact with both rostral and first supralabial; circumnasal separated from first supralabial by two scales; scales in deep prefrontal depression mostly slightly keeled; supraorbital semicircles well-developed, broadly in contact medially; supraorbital disc composed of 4 to 5 moderately enlarged, keeled scales arranged in three to four rows; circumorbital row complete, therefore, enlarged supraorbital scales separated from supraorbital semicircles; a very large elongated superciliary, followed posteriorly by a much smaller, overlapping one and by several small, keeled scales; about five rows of small keeled scales extending between enlarged supraorbitals and large superciliary; a parietal depression present; interparietal scale well-developed, 2.3 x 1.5 mm (length x width), surrounded by scales of moderate size; 2 scales present between interparietal and supraorbital semicircles; canthal ridge distinct, composed of 3 large and 2 small anterior canthal scales; 8 scales present between second canthals; 9 scales present between posterior canthals; 46 (right) – 49 (left) mostly keeled loreal scales in a maximum of 9 horizontal rows; 7 keeled subocular scales arranged in a single row; 6 supralabials to level below center of eye; suboculars separated from supralabials by a complete scale row; ear opening 1.3 x 1.9 mm (length x height); mental distinctly wider

than long, almost completely divided medially, bordered posteriorly by 6 postmentals, outer ones much larger than median ones; 6 infralabials to level below center of eye; sublabials greatly enlarged (< four times the size of medial postmental scales), one in contact with infralabials; scales in sublabial row much larger than scales medially adjacent to this row; granular scales present on chin and throat; dewlap large, extending from level below anterior margin of eye onto chest; a nuchal crest and a dorsal ridge present; dorsum of body with keeled, granular scales; 2 medial rows distinctly enlarged, mostly usually less than twice the size of adjacent scales; largest dorsal scales about 0.40 x 0.30 mm (length x width); about 46 medial dorsal scales in one head length; about 70 medial dorsal scales between levels of axilla and groin; lateral scales keeled, granular and more or less homogeneous in size, average size 0.10 mm in diameter; ventrals at midbody smooth, flat, almost cycloid, imbricate, about 0.45 x 0.75 mm (length x width); about 32 medial ventral scales in one head length; about 46 medial ventral scales between levels of axilla and groin; 190 scales around midbody; all caudal scales keeled; middorsal caudal scales distinctly enlarged, forming a low crest; lateral caudal scales without whorls of enlarged scales, although an indistinct division in segments is discernible; a pair of greatly enlarged postcloacal scales present, about 1.1 mm wide; no tube-like axillary pocket present; scales on dorsal surface of upper forelimb strongly keeled, mucronate, imbricate; scales on anterior surface of thigh keeled, mucronate, imbricate; digital pads dilated, dilated pad three times the width of non-dilated distal phalanx; distal phalanx narrower than and raised from dilated pad; 32 lamellae under Phalanges II–IV of Toe IV of hind limbs; 10 scales under distal phalanx of Toe IV of hind limbs.

In external morphology, the *A. riisei* lectotype NHMD R3796 agrees well with the specimens from the western portion of the Tiburón Peninsula, Haiti, that we have assigned to *A. cybotes*. This observation is supported in a multivariate analysis, where the lectotype of *A. riisei* is placed in the center of the *A. cybotes* morphospace. Thus, we consider the primary type specimens of *Anolis cybotes* Cope, 1863 and *Anolis riisei* Reinhardt & Lütken, 1863 to belong to the same biological species.

The publication “Bidrag til det vestindiske Øriges og navnlig de dansk-vestindiske Øers Herpetologie” has often been cited as “Reinhard & Lütken, 1863”. However, the publication from 1863, printed in Copenhagen by “Bianco Lunos Bogtrykkeri ved F.S. Muhle,” appears to be a reproduction of a work that was originally communicated on 14 February 1862 in the journal “Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn”. In the former publication the original date of publication (14 February 1862) is in fact mentioned on page 1, which corresponds to page 153 in the latter paper. Hence, the content of both publications is identical (with the exception of the first page, which includes additional information on journal number etc. in the original paper) but the page numbering differs.

Interestingly, something similar appears to be the case with the journal containing the Cope paper describing *Anolis cybotes*. That journal was also printed in 1863. At the bottom of the cover page of the journal it says “Philadelphia: Printed for the Academy. 1863”. The journal contains papers that were “presented for publication” (i.e., not published) between January and December 1862. The Cope paper is first mentioned on page 160, where it says “April 22d, 1862. Forty members present. The following papers were presented for publication: Contributions to Neotropical Saurology, by E. D. Cope” The Cope paper begins on page 176 and on the bottom of that page is printed “[April,” and on page 177 “1862.]”. Thus, although both works (i.e., that of Cope and that of Reinhard & Lütken) have been presented in some way in 1862, both seem to have been printed in 1863. There is no indication that either article was released as a single individual paper prior to the publication of the entire volume in 1863. We have no information as to the exact date when these two articles were actually published in 1863,

and therefore are unable to determine which one has been published first. Given the long usage of the name *Anolis cybotes* Cope, 1863 for a well-known biological species, we continue to use this name and maintain *Anolis riisei* Reinhardt & Lütken, 1863 in the synonymy of *Anolis cybotes* Cope, 1863, a species name we restrict to the populations inhabiting the western portion of the Tiburón Peninsula, Haiti.

In conclusion, we recognize 14 species of anoles in the genus *Audantia* (i.e., *A. armouri*, *A. breslini*, *A. cybotes*, *A. doris*, *A. longitibialis*, *A. marcanoï*, *A. ravifaux*, *A. saxatilis*, *A. shrevei*, *A. strahmi*, as well as four undescribed species). In the standard characters of external morphology, these 14 species are not easily differentiated (Table II). However, subtle differences in body and dewlap scalation, morphometrics, and dewlap coloration among these species are useful to differentiate them. No names are available for four of our species level units, and therefore we describe each of them as a new species below.

In the following, we provide species accounts for *Audantia cybotes*, *A. doris*, and *A. ravifaux*, as well as the four new species. The two species that are restricted to the highlands of Hispaniola (i.e., *A. armouri* and *A. shrevei*), are only considered in the respective diagnosis sections of the seven species treated here in detail. The same applies to those species that are only distantly related to those five species as evidenced by our genetic analyses (*A. breslini*, *A. longitibialis*, *A. marcanoï*, *A. strahmi*, and *A. saxatilis*).

Table III. Selected measurements, proportions and scale characters of the holotypes of *A. citrinellus* and *A. cybotes saxatilis*. For abbreviations see text.

	<i>Anolis citrinellus</i> BMNH 1946.8.5./1 ♀ 1	<i>Anolis cybotes saxatilis</i> SMF 25032 ♂ 1
maximum SVL	40	63
TL/SVL	1.86	—
VDT/HDT	1.54	1.60
AGD/SVL	0.38	0.36
HL/SVL	0.27	0.32
HL/HW	1.33	1.86
SL/SVL	0.12	0.13
SL/HL	0.45	0.42
ShL/SVL	0.24	0.30
ShL/HL	0.90	0.94
ToeLam p	31	30

	<i>Anolis citrinellus</i> BMNH 1946.8.5./1 ♀ 1	<i>Anolis cybotes saxatilis</i> SMF 25032 ♂ 1
ToeLam d	9	8
IO	0	0
IP/IO	2	2
SO/SPL	5/5	2/2
SPL	6	7
IFL	6	7
LST	28	34
LSR	5	6
PR	8	6
PM	9	6
SubL	1	2
IN	6	6
ESO (greatly)	1	0
ESO (moderately)	2/3	6/7
2Canths	5	7
1Canths	9	9
dorsHL	42	46
ventrHL	38	38
dorsAG	54	59
ventr AG	53	52
SAM	112	158
RED	2	2



Figure 8. Syntypes of *Anolis haetianus* (MCZ 6191). Photo by Museum of Comparative Zoology, Harvard University.

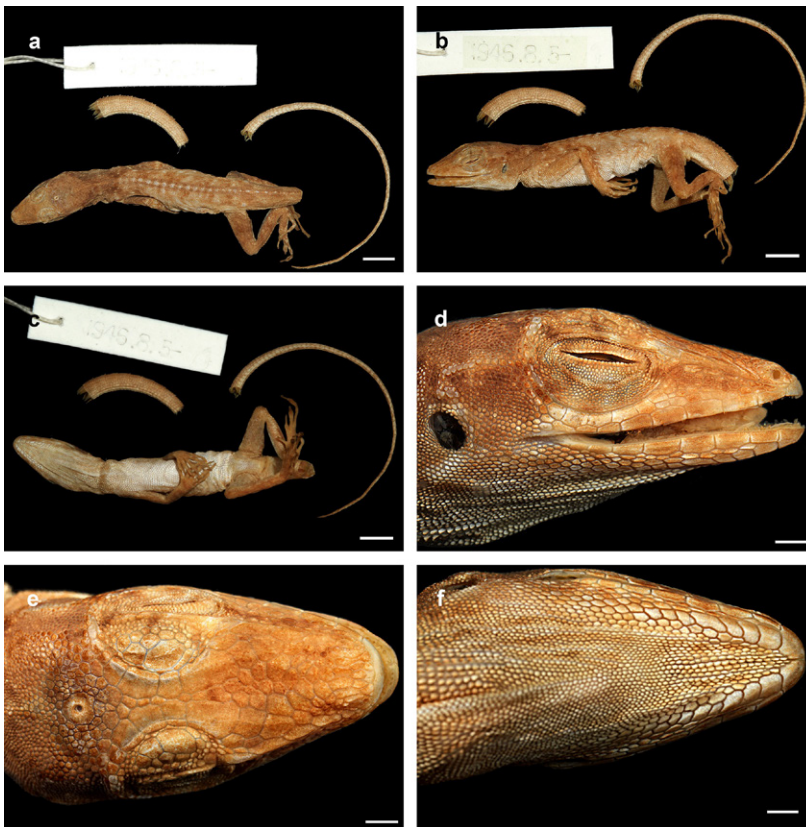


Figure 9. Holotype of *Anolis citrinellus* Cope, 1864 (BMNH 1946.8.5/1): (a) dorsal view; (b) lateral view; (c) ventral view; (d) lateral view of head; (e) dorsal view of head; (f) ventral view of head. Scale bars equal 5.0 mm in (a–c) and 1.0 mm in (d–f), respectively. Photos by Gunther Köhler.

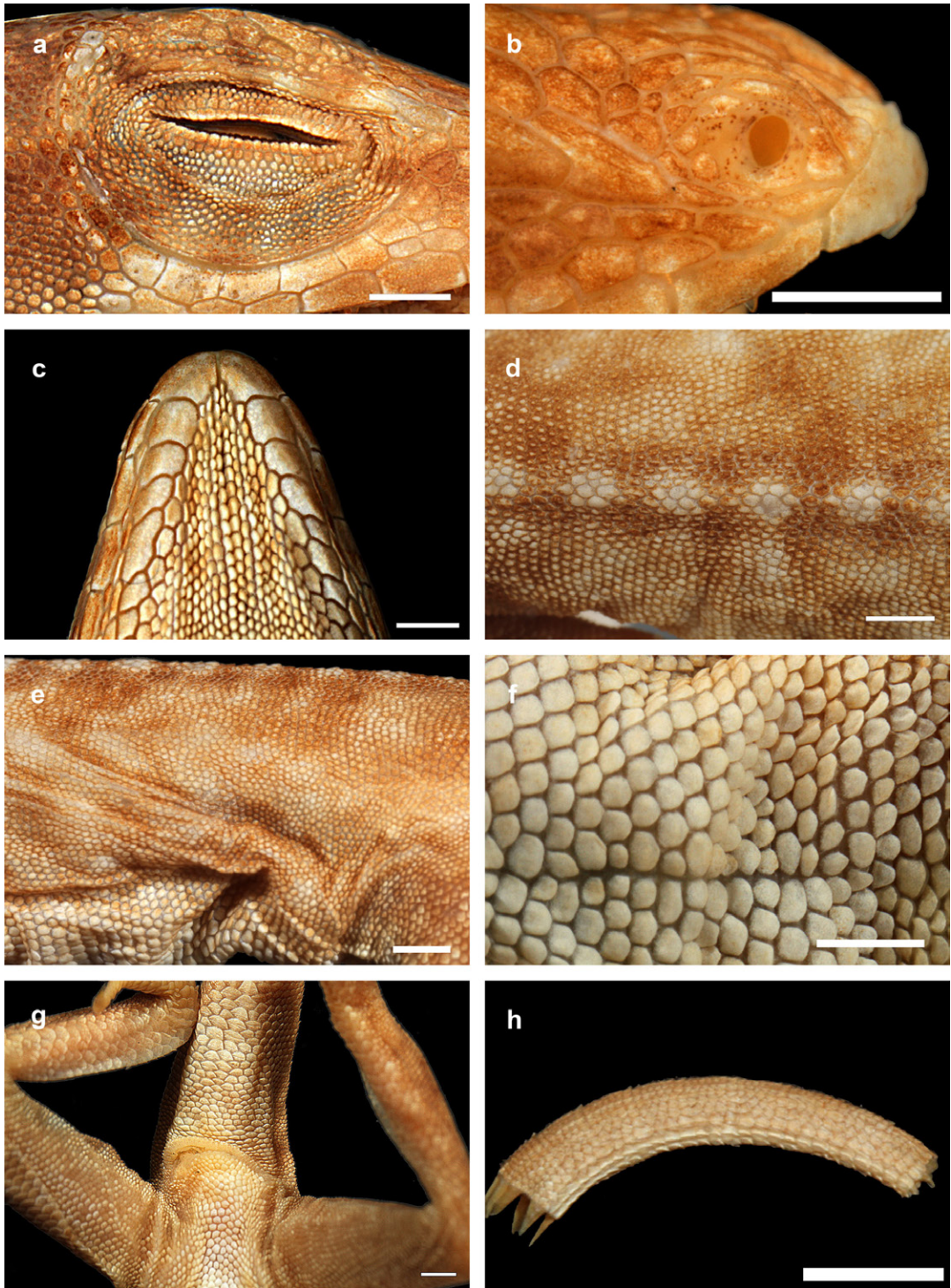


Figure 10. Holotype of *Anolis citrinellus* Cope, 1864 (BMNH 1946.8.5./1): (a) superciliary region; (b) nasal region; (c) chin region; (d) dorsal region (e) flank region; (f) midventer; (g) cloacal region; (h) lateral view of tail. Scale bars equal 1.0 mm. Photos by Gunther Köhler.

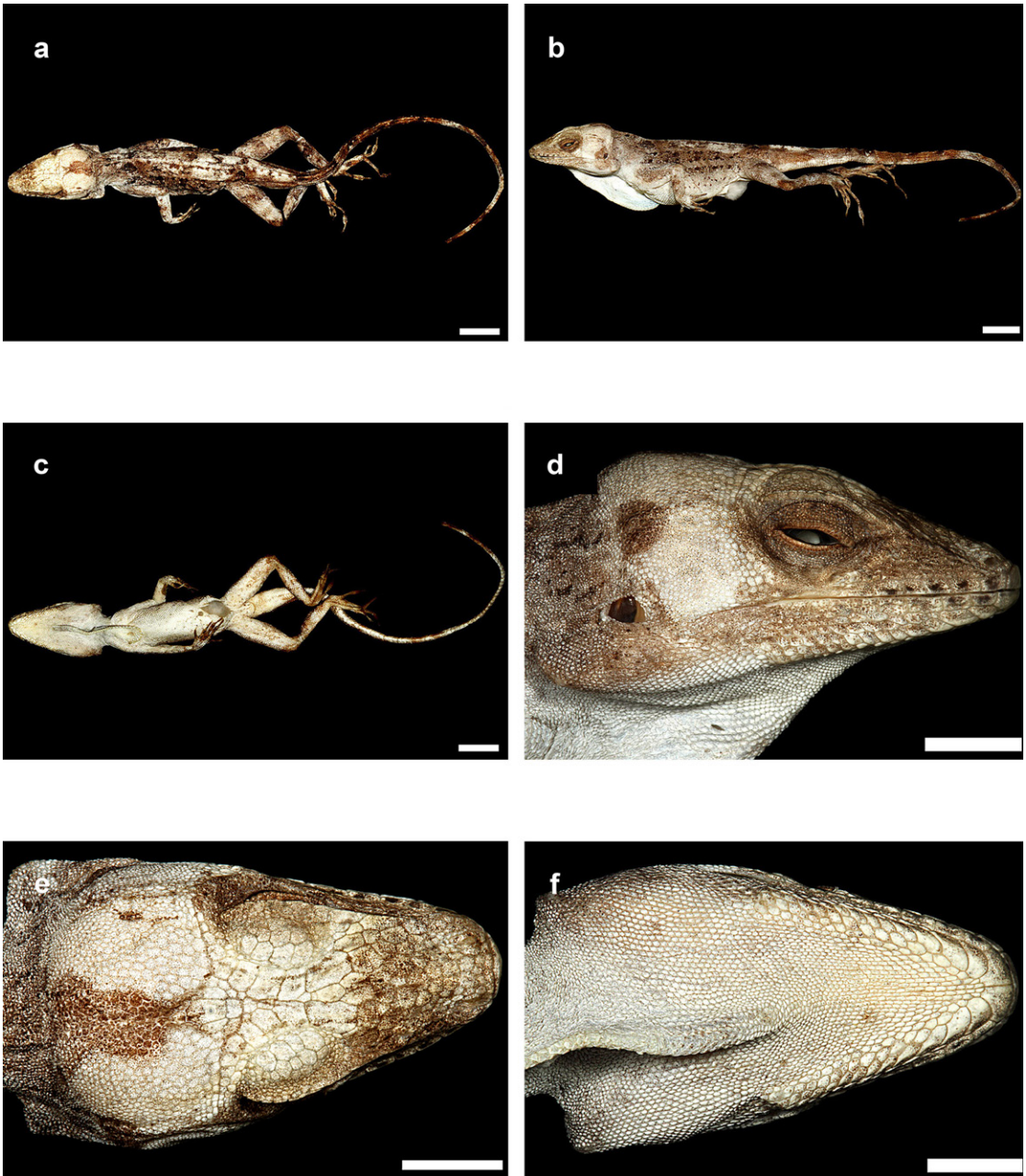


Figure 11. Holotype of *Anolis cybotes saxatilis* Mertens, 1938 (SMF 25032): (a) dorsal view; (b) lateral view; (c) ventral view; (d) lateral view of head; (e) dorsal view of head; (f) ventral view of head. Scale bars equal 10.0 mm in (a-c) and 5.0 mm in (d-f), respectively. Photos by Gunther Köhler.

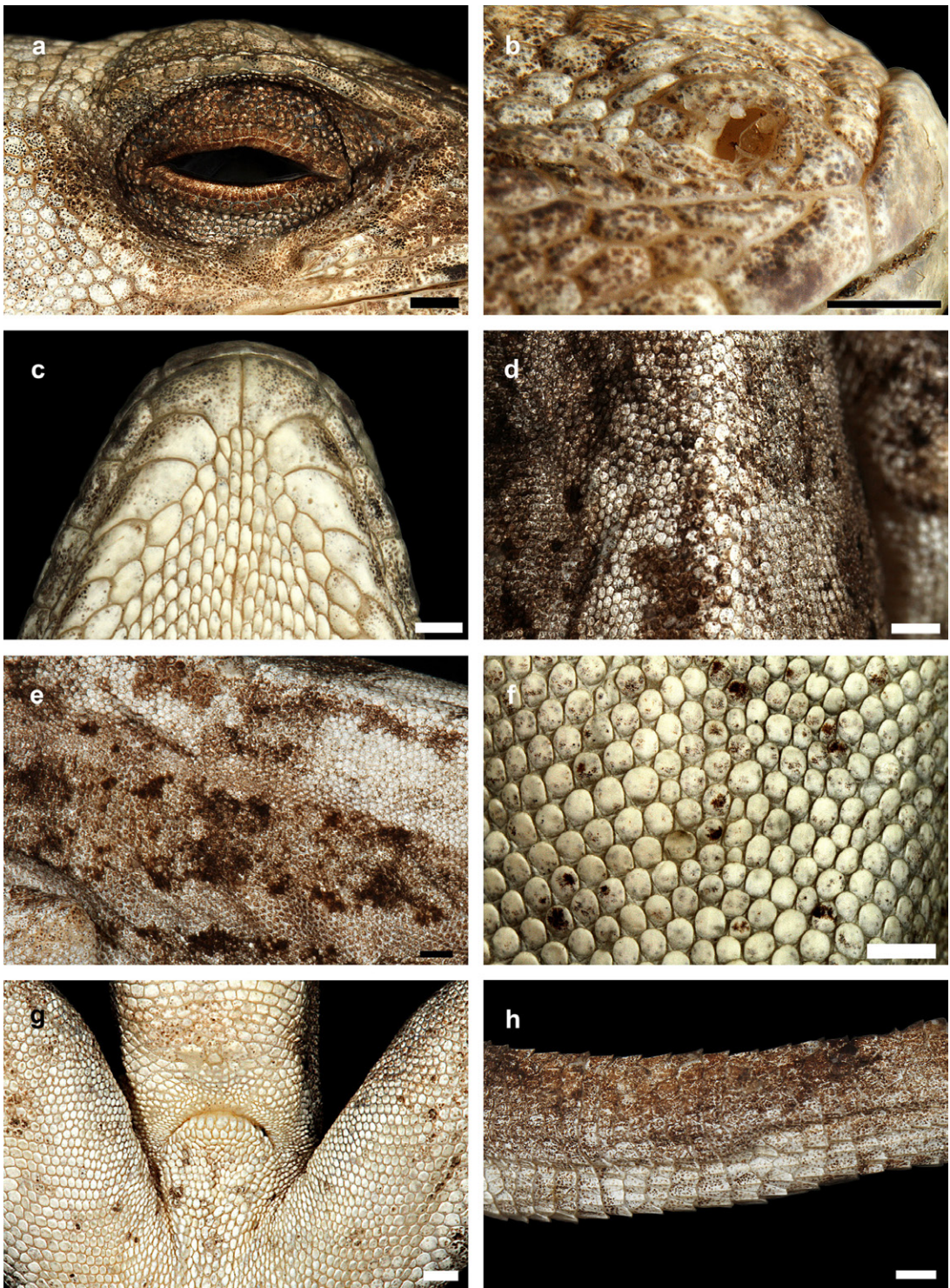


Figure 12. Holotype of *Anolis cybotes saxatilis* Mertens, 1938 (SMF 25032): (a) superciliary region; (b) nasal region; (c) chin region; (d) dorsal region (e) flank region; (f) midventer; (g) cloacal region; (h) base of tail. Scale bars equal 1.0 mm. Photos by Gunther Köhler.



Figure 13. Lectotype of *Anolis riisei* Reinhardt & Lütken, 1863 (NHMD R3796): (a) dorsal view; (b) lateral view; (c) ventral view; (d) dorsal view of head; (e) lateral view of head; (f) ventral view of head. Scale bars equal 5.0 mm in (a–c) and 1.0 mm in (d–f), respectively. Photos by Daniel Klingberg Johansson.

Audantia cybotes (Cope, 1863)

Tiburón Stout Anole

Figs. 14–16

Anolis (Anolis) cybotes Cope, 1863: 177; type locality: Haiti, near Jeremie. Lectotype: MCZ 14346. Boulenger, 1885 (in part.); Schmidt, 1921 (in part.); Barbour & Loveridge, 1929 (in part.); Barbour, 1930a (in part.); Barbour, 1930b (in part.); Schwartz & Thomas, 1975 (in part.); Schwartz, 1979 (in part.); Wyles & Gorman, 1980 (in part.); Schwartz, 1980 (in part.); Henderson *et al.*, 1984 (in part.); Henderson & Schwartz, 1984 (in part.); Burnell & Hedges, 1990 (in part.); Olson, 1990; Powell *et al.*, 1996 (in part.); Queiroz *et al.*, 1998 (in part.); Powell *et al.*, 1999 (in part.); Poe, 2004 (in part.); Nicholson *et al.*, 2005 (in part.); Henderson & Powell, 2009 (in part.); Boistel *et al.*, 2011 (in part.); Kolbe *et al.*, 2011 (in part.); Poe, 2013 (in part.); Köhler, 2014 (in part.); Muñoz *et al.*, 2014a (in part.);

Klaczko *et al.*, 2015 (in part.); Giovannotti *et al.*, 2017 (in part.); Poe *et al.*, 2017 (in part.); Barbour, 1914 (in part.); Schwartz, 1989 (in part.).

Anolis cybotes cybotes: Cochran, 1934 (in part.); Barbour, 1935 (in part.); Barbour, 1937 (in part.); Mertens, 1938 (in part.); Mertens, 1939 (in part.); Cochran, 1941 (in part.); Schwartz & Thomas, 1975 (in part.); MacLean *et al.*, 1977 (in part.); Henderson & Schwartz, 1984 (in part.); Henderson *et al.*, 1984 (in part.); Schwartz & Henderson, 1991 (in part.); Fobes *et al.*, 1993 (in part.); Powell *et al.*, 1999 (in part.); Powell & Henderson, 2012 (in part.).

Anolis cybotes haetianus: Schwartz & Thomas, 1975; MacLean *et al.*, 1977; Henderson & Schwartz, 1984, Henderson *et al.*, 1984.

Anolis haetianus: Garman, 1887; Schwartz & Henderson, 1982; Barbour, 1914; Schwartz, 1989; Powell *et al.*, 1996; Powell *et al.*, 1999.

Anolis riisei Reinhardt & Lütken 1863: 264; type locality: “Haiti”. Lectotype: NHMD R3796.
Audantia cybotes cybotes: Nicholson *et al.*, 2012 (in part.); Nicholson *et al.*, 2018 (in part.).

Audantia cybotes: Nicholson *et al.*, 2014 (in part.).

Audantia haetiana: Nicholson *et al.*, 2012; Nicholson *et al.*, 2018. An incorrect spelling, because the original species name is a noun that does not change gender.

Ctenonotus cybotes: Savage & Guyer, 1989 (in part.).

Ctenonotus haetianus: Savage & Guyer, 1989.

Diagnosis. A species of the genus *Audantia* that differs from all congeners by the combination of having (1) usually keeled ventral scales; (2) male dewlap dirty white without yellowish or orange suffusions, and with homogeneously distributed, narrowly spaced gorgetal scales, all large on posterior half of dewlap; (3) dark gular streaks in males present (Fig. 16e, f); (4) no patch of enlarged scales in nuchal region; (5) a double row of greatly enlarged (at least three times the size of adjacent scales), keeled and mucronate vertebral scales; (6) usually two sublabial scales in contact with infralabials; (7) 180–222 scales around midbody in males; and (8) keeled scales on dorsal surfaces of upper forelimb and anterior surface of thigh.

Audantia cybotes differs from *A. armouri*, *A. breslini*, *A. shrevei*, and *A. saxatilis* by having dark gular streaks (vs. usually absent); by having a double row of greatly enlarged, at least three times the size of adjacent scales, keeled and mucronate vertebral scales (vs. those scales only weakly enlarged, usually less than twice the size of adjacent scales, non-mucronate); and by having one or two well-defined pale longitudinal lateral stripes, usually edged with orange or olive-green (vs. such stripes absent). *Audantia cybotes* differs further from *A. armouri* by having 180–222 scales around midbody in males (vs. 118–172). *Audantia cybotes* differs further from *A. shrevei* by lacking a patch of greatly enlarged scales in nuchal region (vs. such a patch present). *Audantia cybotes* differs from *A. doris* by having dark gular streaks (vs. usually absent); by having a male dewlap with homogeneously distributed, narrowly spaced gorgetal scales, all large on posterior half of dewlap (vs. heterogeneously distributed with groups of cluttered scales, scales reduced in size in central portion of dewlap); and by having 180–222 scales around midbody in males (vs. 166–184). *Audantia cybotes* differs from *A. marcanoi* and *A. strahmi* by having a dirty white male dewlap (vs. rose-red at the edge, more orangish anteriorly and posteriorly, but purplish or even bluish toward the center in *A. marcanoi*, and orange with paler center in *A. strahmi*). *Audantia cybotes* differs further from *A. marcanoi* by having

a double row of abruptly and greatly enlarged, at least three times the size of adjacent scales, keeled vertebral scales (vs. vertebral scales gradually and weakly enlarged, not forming a regular double row). *Audantia cybotes* differs from *A. longitibialis* by having usually keeled ventral scales (vs. smooth); and a male dewlap dirty white without yellowish or orange suffusions, and with homogeneously distributed, narrowly spaced gorgetal scales, all large on posterior half of dewlap (vs. heterogeneously distributed, somewhat spaced, and with groups of cluttered scales, scales smaller in central region of dewlap or all gorgetals small). *Audantia cybotes* differs from *A. ravifaux* by having keeled ventrals (vs. smooth); by having keeled scales on dorsal surface of upper forelimb and anterior surface of thigh (vs. smooth); by having a double row of greatly enlarged, at least three times the size of adjacent scales, keeled and mucronate vertebral scales (vs. those scales only weakly enlarged, usually less than twice the size of adjacent scales, smooth and non-mucronate); and by having homogeneously distributed, narrowly spaced gorgetal scales, all large on posterior half of dewlap (vs. heterogeneously distributed, somewhat spaced, and with groups of cluttered scales, scales smaller in central region of dewlap). For differences between *A. cybotes* and the species described below, see the respective accounts of the new species.

Description of lectotype. Adult male, as indicated by well-developed dewlap, and presence of a pair of greatly enlarged postcloacal scales (Figs. 14–15); SVL 64.0 mm; tail incomplete; axilla to groin distance 20.4 mm; head length 20.0 mm, head length/SVL ratio 0.31; snout length 8.6 mm; head width 10.8 mm; shank length 18.3 mm, shank length/head length ratio 0.92. Dorsal head scales smooth or rugose, except weakly keeled scales on snout and supraoculars; 7 postrostrals; 6 scales between nasals; 1 elongate prenasal scale on each side, distinct from circumnasal and in contact with both rostral and first supralabial; circumnasal separated from first supralabial by one scale; scales in deep prefrontal depression smooth or rugose; supraorbital semicircles well-developed, broadly in contact medially; supraorbital disc composed of 3 moderately enlarged, keeled scales arranged in two rows; circumorbital row incomplete, therefore, some enlarged supraorbital scales contacting supraorbital semicircles; a very large elongated superciliary, followed posteriorly by a much smaller, overlapping one and by several small, keeled scales; 2–3 rows of small keeled scales extending between enlarged supraorbitals and large superciliary; a deep parietal depression present; interparietal scale well-developed, 2.5 x 1.5 mm (length x width), surrounded by scales of moderate size; 2 scales present between interparietal and supraorbital semicircles; canthal ridge distinct, composed of 3 large and 2 small anterior canthal scales; 7 scales present between second canthals; 9 scales present between posterior canthals; 74 (right) mostly keeled loreal scales in a maximum of 9 (right) horizontal rows; 8 keeled subocular scales arranged in a single row; 6 supralabials to level below center of eye; suboculars separated from supralabials by one scale row; ear opening 1.4 x 1.9 mm (length x height); mental distinctly wider than long, almost completely divided medially, bordered posteriorly by 7 postmentals, outer ones much larger than median ones; 6 infralabials to level below center of eye; sublabials greatly enlarged (< four times the size of medial postmental scales), 2 in contact with infralabials; scales in sublabial row much larger than scales medially adjacent to this row; pointed granular scales present on chin and throat; dewlap large, extending from level below anterior margin of eye onto chest; a nuchal crest and a dorsal ridge present; dorsum of body with mostly smooth, some weakly keeled, granular scales; 2 medial rows slightly enlarged, usually at least twice the size of adjacent scales; about 54 medial dorsal scales in one head length; about 62 medial dorsal scales between levels of axilla and groin; lateral scales mostly smooth, granular and more or less homogeneous in size; ventrals at midbody smooth, flat, almost cycloid, subimbricate; about 36 medial ventral scales in one head length; about 40 medial ventral scales between levels of axilla and groin; 186 scales around midbody; ventral basal caudal scales smooth; a pair of greatly enlarged postcloacal scales present, about 1.5 mm wide; no tube-like axillary pocket present; scales on dorsal surface of upper forelimb keeled, imbricate; scales on anterior surface of thigh enlarged, keeled, imbricate; digital pads dilated, dilated pad three times the width of

non-dilated distal phalanx; distal phalanx narrower than and raised from dilated pad; 34 lamellae under Phalanges II–IV of Toe IV of hind limbs; 9 scales under distal phalanx of Toe IV of hind limbs.

Geographic distribution. As currently known, *Audantia cybotes* is restricted to the western portion of the Tiburón Peninsula, Haiti, from near sea level to 1–780 m a. s. l. (Fig. 18).

Natural history notes. *Audantia cybotes* seems to be quite adaptable in regard of the tolerated habitats and even seems to prefer disturbed habitat, forest edges, and villages as long as trees and bushes provide shade and humidity (Fig. 17). At night these lizards sleep on leafs and twigs 1 to 2 m above the ground but have also been found under rocks and logs. Henderson & Powell (2009) provided a summary of the natural history of “*Anolis cybotes*” which under our concept is represented by several species.

Conservation. Given its usual abundance wherever this species occurs, we consider the conservation status of *Audantia cybotes* as Least Concern based on the IUCN Red List Categories and Criteria (IUCN, 2012).



Figure 14. Lectotype of *Anolis cybotes* Cope, 1863 (MCZ 14346): (a) dorsal view; (b) lateral view; (c) ventral view; (d) dorsal view of head; (e) lateral view of head; (f) ventral view of head. Scale bars equal 5.0 mm. Photos by Gunther Köhler.

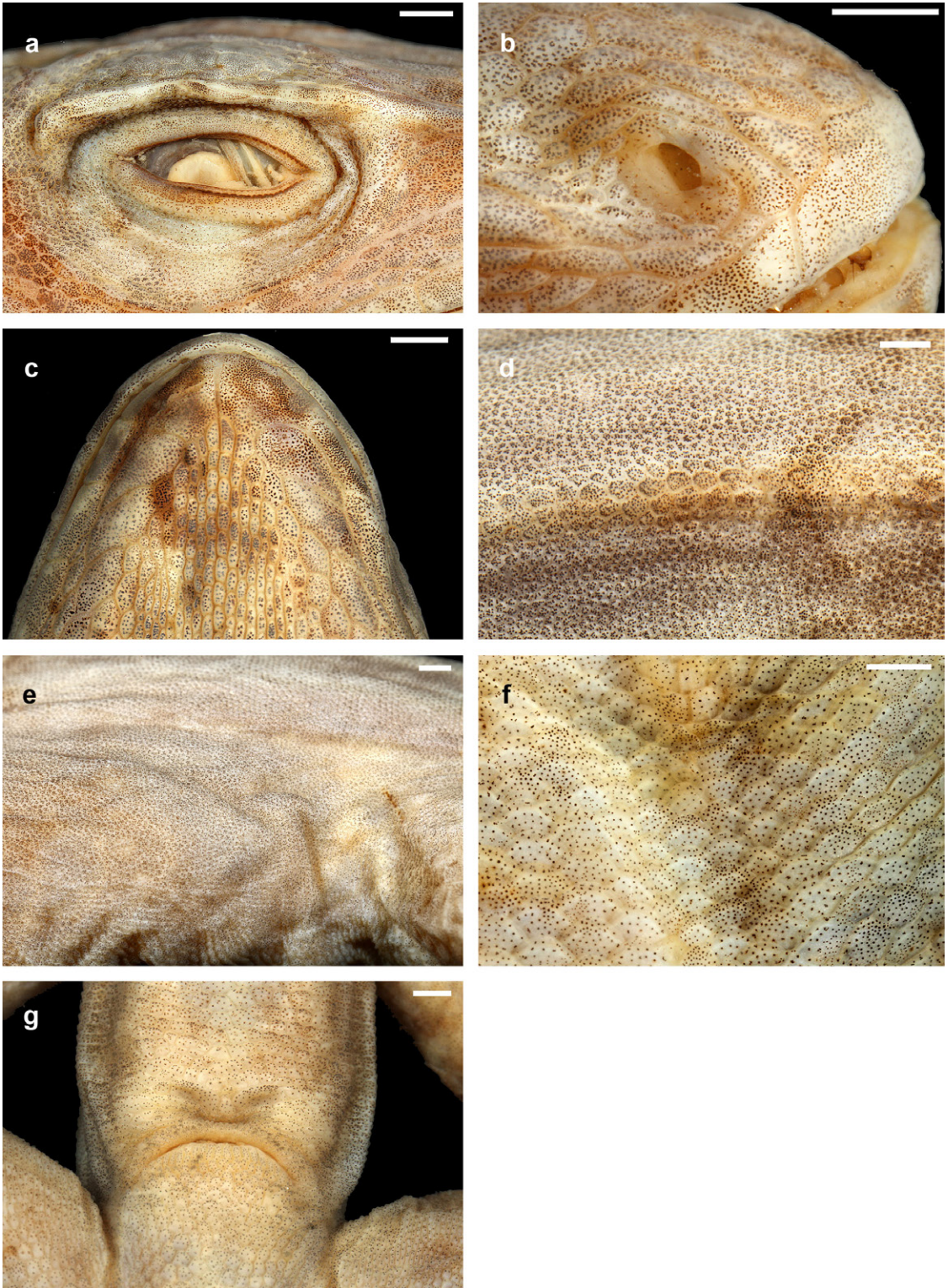


Figure 15. Lectotype of *Anolis cybotes* Cope, 1863 (MCZ 14346): (a) superciliary region; (b) nasal region; (c) chin region; (d) dorsal region (e) flank region; (f) midventer; (g) cloacal region. Scale bars equal 1.0 mm. Photos by Gunther Köhler.

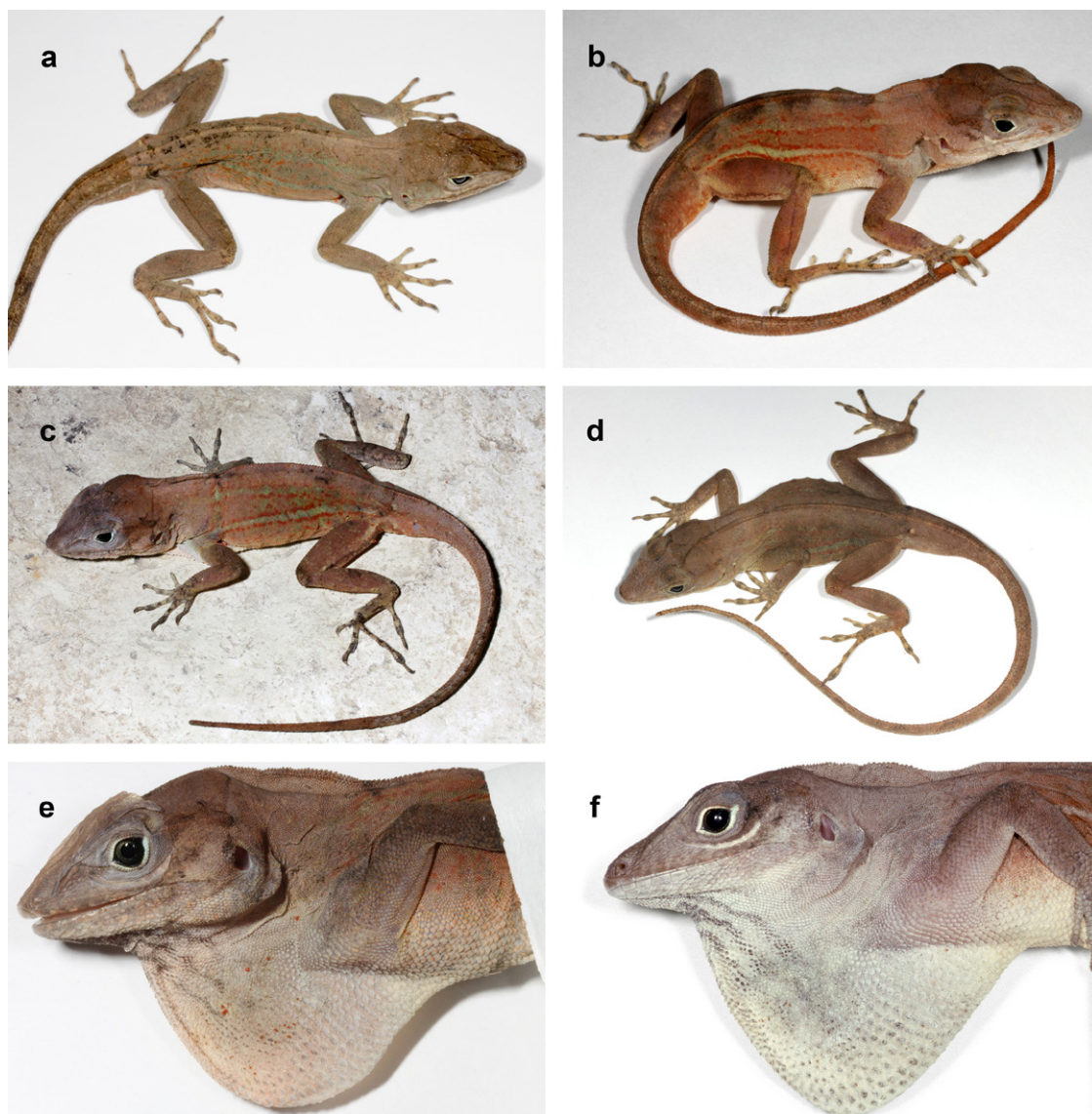


Figure 16. *Audantia cybotes* in life (all males). (a) SMF 104199; (b) SMF 104196; (c) SMF 104197; (d) SMF 104201; (e) SMF 104197; (f) uncatalogued specimen from 1.8 km E of Anse D'Hainault, Grand'Anse, Haiti. Photos by S. Blair Hedges.



Figure 17. Habitat of *Audantia cybotes* (a) Morne Bois Pangnol, Nippes, Haiti, 1170 m a.s.l. (20 June 2012); (b) 5 km NW Duplantin, on Morne Lezard, Grande Colline, Sud, Haiti, 1 177 m a.s.l. (25 July 2011). Photos by S. Blair Hedges.

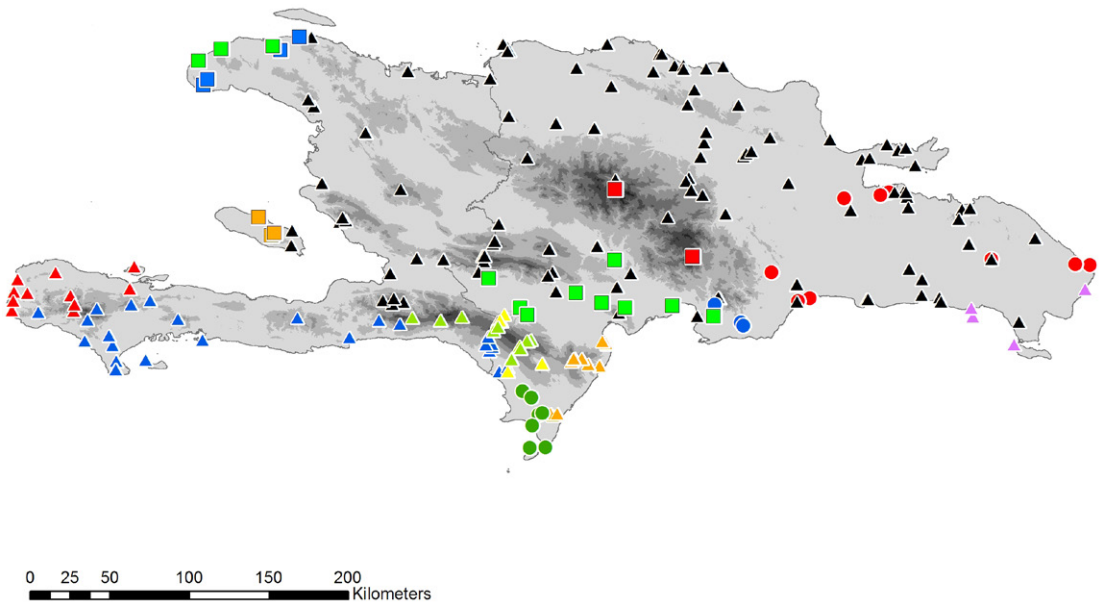


Figure 18. Map indicating collecting localities of the species of the genus *Audantia*. Each symbol can represent one or more adjacent localities. Areas above 500 and 1 000 m are shaded medium dark and dark gray, respectively. Red triangles: *Audantia cybotes*; blue triangles: *A. australis*; green triangles: *A. armouri*; yellow triangles: *A. strahmi*; blue squares: *A. breslini*; green squares: *A. saxatilis*; green circles: *A. longitibialis*; orange triangles: *A. aridius*; red squares: *A. shrevei*; blue circles: *A. marcanoi*; black triangles: *A. hispaniolae*; red circles: *A. higey*; orange squares: *A. doris*; pink triangles: *A. ravifaux*.

***Audantia doris* (Barbour, 1925)**

Gonave Stout Anole

Figs. 19–21

Anolis cybotes: Boulenger, 1885 (in part.); Schmidt, 1921 (in part.); Schwartz, 1979 (in part.); Wyles & Gorman, 1980 (in part.); Schwartz, 1980 (in part.); Henderson *et al.*, 1984 (in part.); Schwartz, 1989 (in part.); Burnell & Hedges, 1990 (in part.); Powell *et al.*, 1996 (in part.); Queiroz *et al.*, 1998 (in part.); Poe, 2004 (in part.); Nicholson *et al.*, 2005 (in part.); Henderson & Powell, 2009 (in part.); Boistel *et al.*, 2011 (in part.); Kolbe *et al.*, 2011 (in part.); Poe, 2013 (in part.); Köhler, 2014 (in part.); Muñoz *et al.*, 2014 a (in part.); Klaczko *et al.*, 2015 (in part.); Giovannotti *et al.*, 2017 (in part.); Poe *et al.*, 2017 (in part.).

Anolis doris Barbour, 1925: 101; type locality: Île de la Gonâve. Holotype: MCZ 13739. Cochran, 1928, Barbour & Loveridge, 1929; Barbour, 1930a; Barbour, 1930b.

Anolis cybotes doris: Cochran, 1934; Barbour, 1935; Barbour, 1937; Cochran, 1941; Schwartz & Thomas, 1975 (in part.); MacLean *et al.*, 1977; Schwartz *et al.*, 1982; Henderson & Schwartz, 1984; Henderson *et al.*, 1984 (in part.); Schwartz & Henderson, 1991; Fobes *et al.*, 1993; Powell *et al.*, 1999; Powell & Henderson, 2012.

Audantia cybotes: Nicholson *et al.*, 2014 (in part.).

Audantia cybotes doris: Nicholson *et al.*, 2012; Nicholson *et al.*, 2018.

Ctenonotus cybotes: Savage & Guyer, 1989 (in part.).

Diagnosis. A species of the genus *Audantia* that differs from all congeners by the combination of having (1) smooth ventral scales; (2) male dewlap creme white with central orange blotch (Fig. 21b), and with heterogeneously distributed, intermediate spaced gorgetal scales, that are cluttered in groups, and reduced in size in central portion; (3) no dark gular streaks in males; (4) no patch of enlarged scales in nuchal region; (5) a double row of greatly enlarged (at least three times the size of adjacent scales), keeled and mucronate vertebral scales; (6) usually two sublabial scales in contact with infralabials; (7) 166–184 scales around midbody in males; and (8) keeled scales on dorsal surfaces of upper forelimb and anterior surface of thigh.

Audantia doris differs from *A. breslini*, *A. cybotes*, *A. shrevei*, and *A. saxatilis* by having smooth ventrals (vs. keeled, some individuals of *A. breslini* and *A. cybotes* with smooth ventrals); by having an orange blotch in the center on the male dewlap (vs. absent); and by having heterogeneously distributed gorgetals with groups of cluttered scales (vs. homogeneously distributed gorgetals). *Audantia doris* differs further from *A. shrevei* by lacking a patch of greatly enlarged scales in nuchal region (vs. such a patch present). *Audantia doris* differs from *A. armouri* by having a double row of greatly enlarged, at least three times the size of adjacent scales, keeled and mucronate vertebral scales (vs. those scales only weakly enlarged, usually less than twice the size of adjacent scales, non-mucronate); by having 166–184 scales around midbody in males (vs. 118–172); by having an orange blotch arranged in the center on the male dewlap (vs. absent); and by having heterogeneously distributed gorgetals with groups of cluttered scales (vs. homogeneously distributed gorgetals). *Audantia doris* differs from *A. cybotes* by having no dark gular streaks (present); by having the gorgetal scales reduced in size in central portion of posterior half of male dewlap (vs. all gorgetals large on posterior half of dewlap); and by having heterogeneously distributed gorgetals with groups of cluttered scales (vs. homogeneously distributed gorgetals). *Audantia doris* differs from *A. marcanoii* and *A. strahmi* by having a creme white male dewlap with an orange blotch arranged

in the center (vs. rose-red at the edge, more orangish anteriorly and posteriorly, but purplish or even bluish toward the center in *A. marcanoii*, and orange with paler center in *A. strahmi*). *Audantia doris* differs from *A. longitibialis* by having a creme white dewlap with a central orange blotch (vs. yellow without central orange blotch); and by having mucronate middorsals (vs. non-mucronate middorsals). *Audantia doris* differs from *A. ravifaux* by having keeled scales on dorsal surface of upper forelimb and anterior surface of thigh (vs. smooth); by having a double row of greatly enlarged, at least three times the size of adjacent scales, keeled and mucronate vertebral scales (vs. those scales only weakly enlarged, usually less than twice the size of adjacent scales, smooth and non-mucronate); and by having a male dewlap with an orange blotch arranged in the center (vs. absent). For differences between *A. doris* and the species described below, see the respective accounts of the new species.

Description of lectotype. Adult male, as indicated by well-developed dewlap, and presence of a pair of greatly enlarged postcloacal scales (Figs. 19–20); SVL 59.0 mm; tail length 105 mm (complete); axilla to groin distance 18.1 mm; head length 18.9 mm, head length/SVL ratio 0.32; snout length 8.3 mm; head width 10.3 mm; shank length 18.7 mm, shank length/head length ratio 0.99. Dorsal head scales smooth or rugose, except weakly keeled scales on snout and supraoculars; 5 postrostrals; 6 scales between nasals; 1 elongate prenasal scale on each side, distinct from circumnasal and in contact with both rostral and first supralabial; circumnasal in contact with first supralabial; scales in moderate prefrontal depression smooth or rugose; supraorbital semicircles well-developed, broadly in contact medially; supraorbital disc composed of 3 moderately enlarged, keeled scales arranged in two rows; circumorbital row complete, therefore, enlarged supraorbital scales separated from supraorbital semicircles; a very large elongated superciliary, followed posteriorly by a much smaller, overlapping one and by several small, keeled scales; 2–3 rows of small keeled scales extending between enlarged supraorbitals and large superciliary; a shallow parietal depression present; interparietal scale well-developed, 2.4 x 0.7 mm (length x width), surrounded by scales of moderate size; 2 scales present between interparietal and supraorbital semicircles; canthal ridge distinct, composed of 3 large and 2 small anterior canthal scales; 6 scales present between second canthals; 9 scales present between posterior canthals; 38 (both sides) mostly keeled loreal scales in a maximum of 7 (both sides) horizontal rows; 7 keeled subocular scales arranged in a single row; 7 supralabials to level below center of eye; suboculars separated from supralabials by one scale row; ear opening 1.5 x 1.9 mm (length x height); mental distinctly wider than long, almost completely divided medially, bordered posteriorly by 6 postmentals, outer ones much larger than median ones; 6 infralabials to level below center of eye; sublabials greatly enlarged (< four times the size of medial postmental scales), 2 in contact with infralabials; scales in sublabial row much larger than scales medially adjacent to this row; pointed granular scales present on chin and throat; dewlap large, extending from level below anterior margin of eye onto chest; a nuchal crest and a dorsal ridge present; dorsum of body with mostly smooth, some weakly keeled, granular scales; 2 medial rows slightly enlarged, usually at least twice the size of adjacent scales; about 34 medial dorsal scales in one head length; about 46 medial dorsal scales between levels of axilla and groin; lateral scales mostly smooth, granular and more or less homogeneous in size; ventrals at midbody smooth, flat, almost cycloid, subimbricate; about 40 medial ventral scales in one head length; about 41 medial ventral scales between levels of axilla and groin; 180 scales around midbody; ventral basal caudal scales smooth, all other caudal scales keeled; middorsal caudal scales distinctly enlarged, forming a low crest; lateral caudal scales with whorls of enlarged scales; a pair of greatly enlarged postcloacal scales present, about 1.7 mm wide; no tube-like axillary pocket present; scales on dorsal surface of upper forelimb keeled, imbricate; scales on anterior surface of thigh enlarged, keeled, imbricate; digital pads dilated, dilated pad three times the width of non-dilated distal phalanx; distal phalanx narrower than and raised from dilated pad; 26 lamellae under Phalanges II–IV of Toe IV of hind limbs; 8 scales under distal phalanx of Toe IV of hind limbs.

Geographic distribution. As currently known, *Audantia doris* is restricted to Île de la Gonâve, Haiti, from near sea level to 445 m a. s. l. (Fig. 18).

Natural history notes. Henderson & Powell (2009) provided a summary of the natural history of “*Anolis cybotes*” which under our concept is represented by several species. SBH collected this species in various habitats on Île de la Gonâve, Haiti, including open coastal vegetation with coconut palm trees (Fig. 22).

Conservation. Given that two closely related species of the genus *Audantia* occur on Île de la Gonâve (i.e., *A. doris* and a species described below) it is possible that gene introgression between these two species occurs as indicated by the intermediate morphology of the Gonave specimens of the species described below compared to their mainland conspecifics.

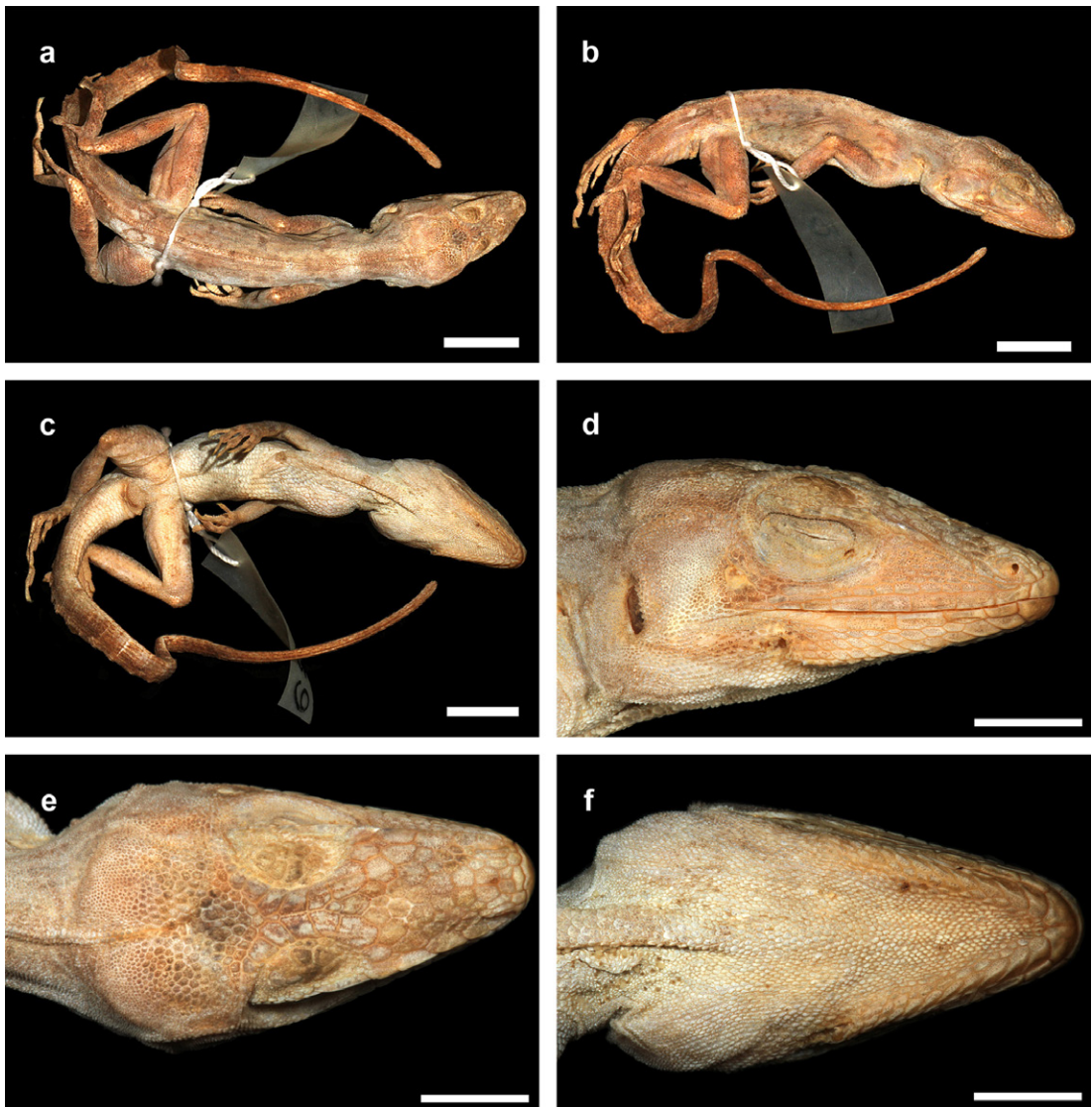


Figure 19. Holotype of *Anolis cybotes doris* Barbour, 1925 (MCZ 13739): (a) dorsal view; (b) lateral view; (c) ventral view; (d) lateral view of head; (e) dorsal view of head; (f) ventral view of head. Scale bars equal 10.0 mm in (a–c) and 5.0 mm in (d–f), respectively. Photos by Gunther Köhler.

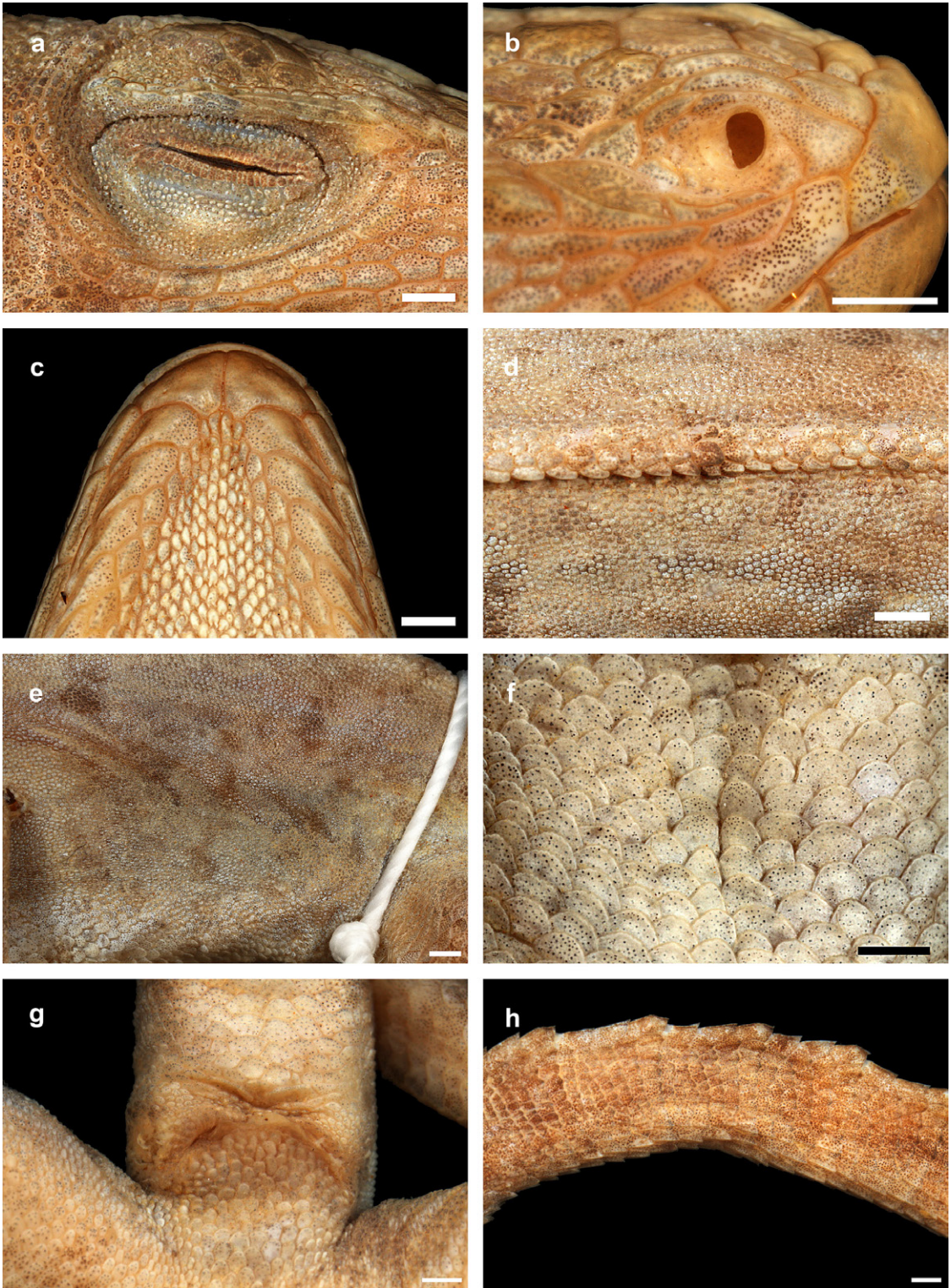


Figure 20. Holotype of *Anolis cybotes doris* Barbour, 1925 (MCZ 13739): (a) superciliary region; (b) nasal region; (c) chin region; (d) dorsal region (e) flank region; (f) midventer; (g) cloacal region; (h) base of tail. Scale bars equal 1.0 mm. Photos by Gunther Köhler.

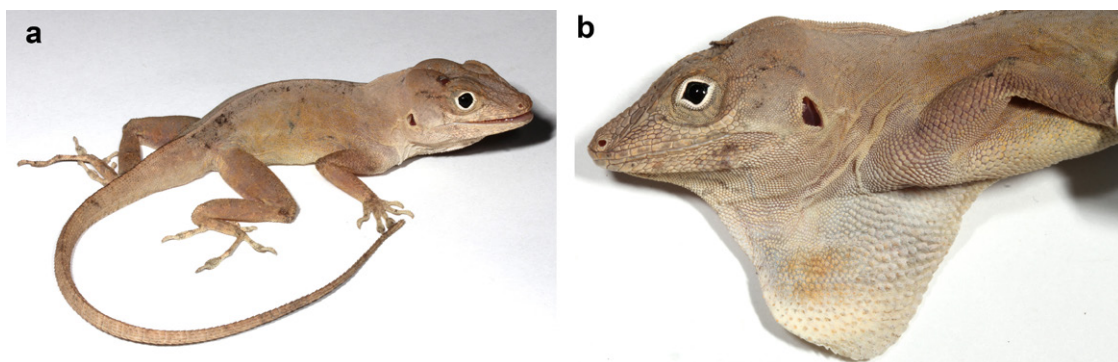


Figure 21. Adult male of *Audantia doris* in life (SBH 269292 to be catalogued at USNM) from Île de la Gonâve, Gran Source, Artibonite, Haiti (3 April 2011). Photos by S. Blair Hedges.



Figure 22. Habitat of *Audantia doris* near Richard on coast road, Île de la Gonâve, Artibonite, Haiti (2 April 2011). Photo by S. Blair Hedges.

***Audantia ravifaux* (Schwartz & Henderson, 1982)**

Saona Stout Anole

Figs. 23–26

Anolis cybotes: Boulenger, 1885 (in part.); Schmidt, 1921 (in part.); Barbour & Loveridge, 1929 (in part.); Barbour, 1930a (in part.); Barbour, 1930b (in part.); Schwartz, 1979 (in part.); Wyles & Gorman, 1980 (in part.); Schwartz, 1980 (in part.); Henderson *et al.*, 1984 (in part.); Schwartz, 1989 (in part.); Burnell & Hedges, 1990 (in part.); Powell *et al.*, 1996 (in part.); Queiroz *et al.*, 1998 (in part.); Poe, 2004 (in part.); Nicholson *et al.*, 2005 (in part.); Henderson & Powell, 2009 (in part.); Boistel *et al.*, 2011 (in part.); Kolbe *et al.*, 2011 (in part.); Poe, 2013 (in part.); Köhler, 2014 (in part.); Muñoz *et al.*, 2014a (in part.); Klaczko *et al.*, 2015 (in part.); Giovannotti *et al.*, 2017 (in part.); Poe *et al.*, 2017 (in part.).

Anolis cybotes ravifaux Schwartz & Henderson, 1982: 3; type locality: environs of Mano Juan, Isla Saona, República Dominicana. Holotype: MCZ 156221. Schwartz *et al.*, 1982; Henderson & Schwartz, 1984; Henderson *et al.*, 1984 (in part.); Schwartz & Henderson, 1991; Powell *et al.*, 1999; Powell & Henderson, 2012.

Anolis cybotes cybotes: Cochran, 1934 (in part.); Barbour, 1935 (in part.); Barbour, 1937 (in part.); Fobes *et al.*, 1993 (in part.); Cochran, 1941 (in part.); MacLean *et al.*, 1977 (in part.).

Audantia cybotes ravifaux: Nicholson *et al.*, 2012; Nicholson *et al.*, 2018.

Audantia cybotes: Nicholson *et al.*, 2014 (in part.).

Ctenonotus cybotes: Savage & Guyer, 1989 (in part.).

Diagnosis. A species of the genus *Audantia* that differs from all congeners by the combination of having (1) smooth ventral scales; (2) male dewlap dirty white with or without yellow suffusions; (3) no dark gular streaks in males; (4) no patch of enlarged scales in nuchal region; (5) a double row of weakly enlarged (usually less than twice the size of adjacent scales), smooth and non-mucronate vertebral scales; (6) two or three sublabial scales in contact with infralabials; (7) 170–204 scales around midbody in males; and (8) enlarged scales on anterior surface of thigh smooth (Fig. 23).

Audantia ravifaux differs from *A. breslini*, *A. cybotes*, *A. saxatilis*, and *A. shrevei* by having smooth enlarged scales on anterior surface of thigh (vs. keeled); and by having smooth ventrals (vs. keeled, some individuals of *A. breslini* and *A. cybotes* with smooth ventrals). *Audantia ravifaux* differs further from *A. shrevei* by lacking a patch of greatly enlarged scales in nuchal region (vs. such a patch present). *Audantia ravifaux* differs from *A. marcanoii* and *A. strahmi* by having smooth enlarged scales on anterior surface of thigh (vs. keeled); and by having a dirty white male dewlap (vs. rose-red at the edge, more orangish anteriorly and posteriorly, but purplish or even bluish toward the center in *A. marcanoii*, and orange with paler center in *A. strahmi*). *Audantia ravifaux* differs from *A. armouri*, *A. doris*, and *A. longitibialis* by having smooth enlarged scales on anterior surface of thigh (vs. keeled). *Audantia ravifaux* differs further from *A. doris* by having a double row of weakly enlarged, usually less than twice the size of adjacent scales, smooth and non-mucronate vertebral scales (vs. greatly enlarged, at least three times the size of adjacent scales, keeled and mucronate vertebral scales). For differences between *A. ravifaux* and the species described below, see the respective accounts of the new species.

Description of holotype. Adult male, as indicated by well-developed dewlap, and presence of a pair of greatly enlarged postcloacal scales (Figs. 24 and 25); SVL 58.0 mm; tail length 83.0 mm (incomplete); tail distinctly compressed in cross section, tail height 3.2 mm and width 1.8 mm; axilla to groin distance 21.7 mm; head length 18.9 mm, head length/SVL ratio 0.33; snout length 8.4 mm; head width 10.5 mm; longest toe of adpressed hind limb reaching to point between eye and nostril; shank length 18.2 mm, shank length/head length ratio 0.96; longest finger of extended forelimb reaching to 3 mm beyond tip of snout; longest finger of adpressed forelimb reaching to 4 mm past anterior insertion of hind limbs. Dorsal head scales smooth or rugose, except weakly keeled scales on snout and supraoculars; 5 postrostrals; 6 scales between nasals; 1 elongate prenasal scale on each side, distinct from circumnasal and in contact with both rostral and first supralabial; circumnasal in contact with first supralabial; scales in deep prefrontal depression smooth or rugose; supraorbital semicircles well-developed, broadly in contact medially; supraorbital disc composed of 5 moderately enlarged, keeled scales arranged in two rows; circumorbital row complete, therefore, enlarged supraorbital scales separated from supraorbital semicircles; a very large elongated superciliary, followed posteriorly by a much smaller, overlapping one, and by three small, keeled scales; 2-3 rows of small keeled scales extending between enlarged supraorbitals and large superciliary; a deep parietal depression present; interparietal scale well-developed, 2.3 x 1.3 mm (length x width), surrounded by scales of moderate size; 2 scales present between interparietal and supraorbital semicircles; canthal ridge distinct, composed of 3 large and 2 small anterior canthal scales; 5 scales present between second canthals; 8 scales present between posterior canthals; 35 (right) mostly keeled loreal scales in a maximum of 7 (right) horizontal rows; 8 keeled subocular scales arranged in a single row; 7 supralabials to level below center of eye; suboculars narrowly in contact with supralabials; ear opening 1.5 x 2.2 mm (length x height); mental distinctly wider than long, almost completely divided medially, bordered posteriorly by 8 postmentals, outer ones much larger than median ones; 6 infralabials to level below center of eye; sublabials greatly enlarged (< four times the size of medial postmental scales), 3 (right)–4 (left) in contact with infralabials; scales in sublabial row much larger than scales medially adjacent to this row; pointed granular scales present on chin and throat; dewlap large, extending from level below anterior margin of eye onto chest; a nuchal crest and a dorsal ridge present; dorsum of body with mostly smooth, some weakly keeled, granular scales; 2 medial rows slightly enlarged, usually less than twice the size of adjacent scales; largest dorsal scales about 0.50 x 0.30 mm (length x width); about 45 medial dorsal scales in one head length; about 61 medial dorsal scales between levels of axilla and groin; lateral scales keeled, granular and more or less homogeneous in size, average size 0.15 mm in diameter; ventrals at midbody smooth, flat, almost cycloid, subimbricate, about 0.40 x 0.60 mm (length x width); about 42 medial ventral scales in one head length; about 49 medial ventral scales between levels of axilla and groin; 170 scales around midbody; ventral basal caudal scales smooth, all other caudal scales keeled; middorsal caudal scales distinctly enlarged, forming a low crest; lateral caudal scales with whorls of enlarged scales; a pair of greatly enlarged postcloacal scales present, about 1.1 mm wide; no tube-like axillary pocket present; scales on dorsal surface of upper forelimb smooth, imbricate; scales on anterior surface of thigh enlarged, smooth, imbricate; digital pads dilated, dilated pad three times the width of non-dilated distal phalanx; distal phalanx narrower than and raised from dilated pad; 30 lamellae under Phalanges II–IV of Toe IV of hind limbs; 9 scales under distal phalanx of Toe IV of hind limbs.

Coloration after 45 years preservation in 70 % ethanol was recorded as follows: Dorsal surfaces of head, body, limbs, and tail Walnut Brown (27); ventral surface of head Clay Color (18) except for Beige (254) dewlap; ventral surface of body Clay Color (18) with a suffusion of Drab (19); ventral surfaces of legs Clay Color (18) with Prout's Brown (47) speckles; ventral surface of tail Clay Color (18).

The completely everted hemipenis (SMF 97873; Fig. 26) is a medium-sized, slightly bilobate organ; sulcus spermaticus bordered by well-developed sulcal lips and opening into a single large apical field void of ornamentation; a low asulcate ridge present; apex strongly calyculate, truncus with transverse folds. The everted hemipenis of another specimen (SMF 97869) agrees well with this description.

Geographic distribution. As currently known, *Audantia ravifaux* is restricted to the extreme southeastern portion of Hispaniola including Isla Saona, all from near sea level (Fig. 18).

Natural history notes. Henderson & Powell (2009) provided a summary of the natural history of “*Anolis cybotes*” which under our concept is represented by several species.

Conservation. More field and lab work is needed to evaluate the geographic area of distribution of *Audantia ravifaux* in order to understand the status of conservation of this species.

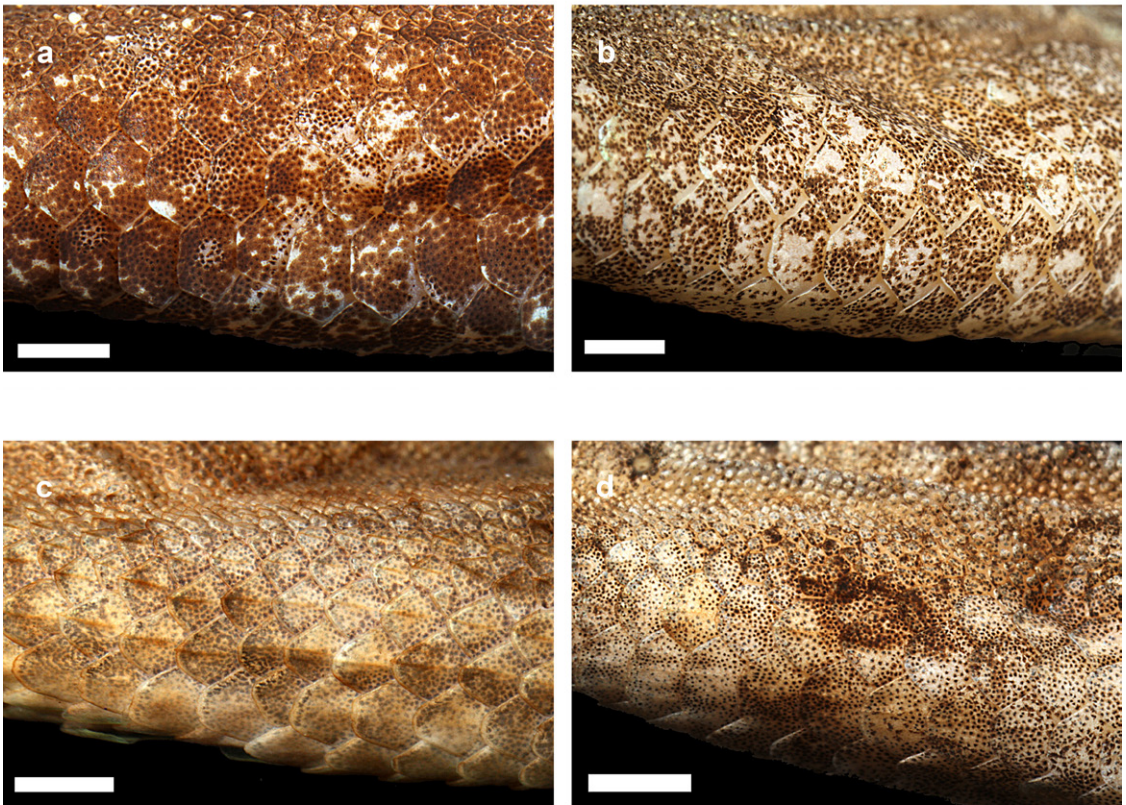


Figure 23. Anterior surface of thigh in (a) *Audantia ravifaux* (MCZ 187416); (b) *A. ravifaux* (MCZ 187412); (c) *A. hispaniolae* (SMF 104237); (d) *A. hispaniolae* (SMF 104236). Scale bars equal 1.0 mm. Photos by Gunther Köhler.

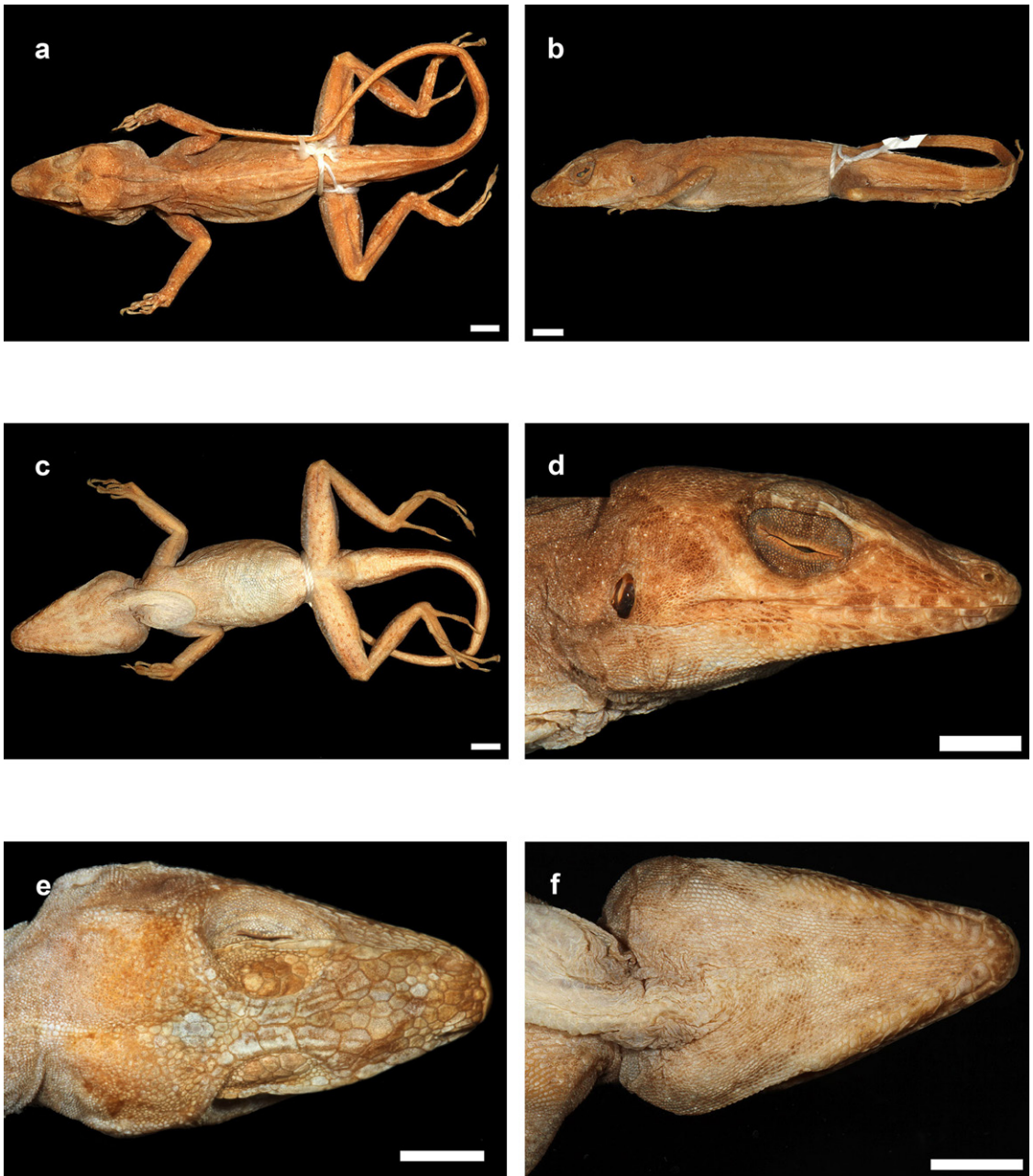


Figure 24. Holotype of *Anolis cybotes ravifaux* Schwartz & Henderson, 1982 (MCZ 156221): (a) dorsal view; (b) lateral view; (c) ventral view; (d) lateral view of head; (e) dorsal view of head; (f) ventral view of head. Scale bars equal 10.0 mm in (a–c) and 5.0 mm in (d–f), respectively. Photos by Gunther Köhler.

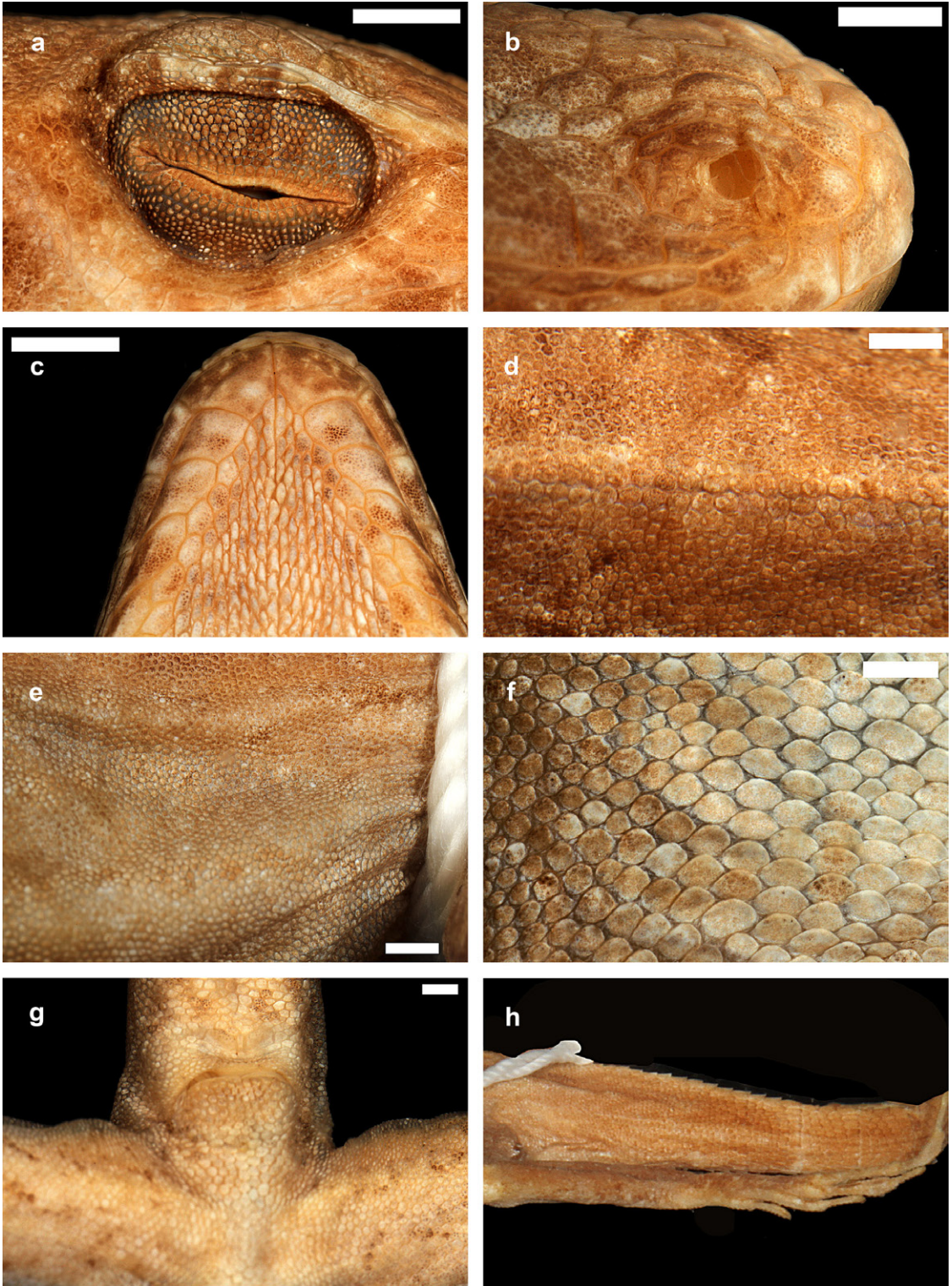


Figure 25. Holotype of *Anolis cybotes ravifaux* Schwartz & Henderson, 1982 (MCZ 156221): (a) superciliary region; (b) nasal region; (c) chin region; (d) dorsal region (e) flank region; (f) midventer; (g) cloacal region; (h) lateral view of tail. Scale bars equal 1.0 mm. Photos by Gunther Köhler.

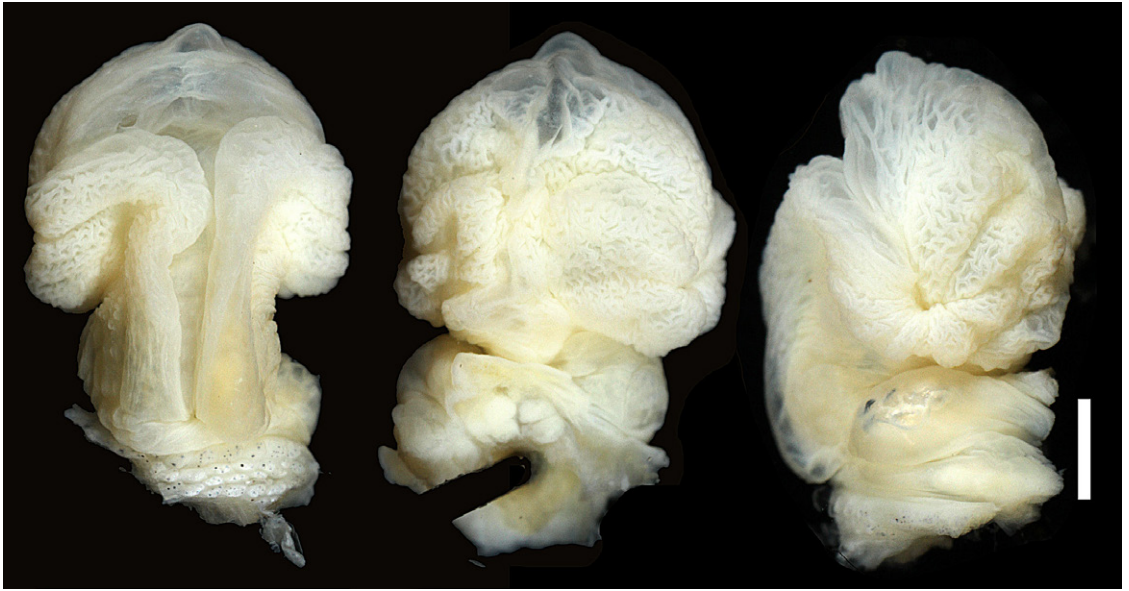


Figure 26. Hemipenis of *Audantia ravifaux* (SMF 97873). Scale bar equals 1.0 mm. Photos by Gunther Köhler.

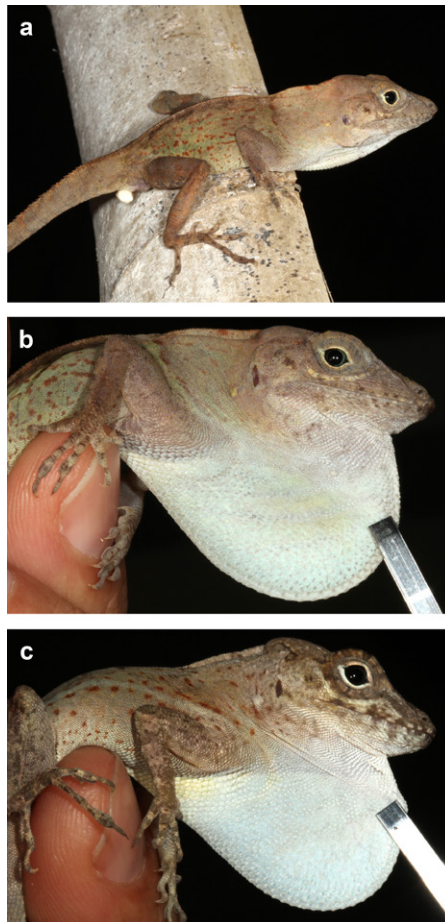


Figure 27. *Audantia ravifaux* in life (all males). (a) SMF 97873; (b) SMF 97873; (c) SMF 97869. Photos by Gunther Köhler.



Figure 28. Habitat of *Audantia ravifaux* near Manatí Park Bávaro, La Altagracia, Dominican Republic (18 October 2013). Photo by Gunther Köhler.

***Audantia hispaniolae* sp. nov.**

Common Stout Anole

ZOOBANK urn: lsid: zoobank.org: act:5FFDB3F3-D7AC-4638-B25F-D493BE1CE80B.

Figs. 29–34

Anolis cybotes: Boulenger, 1885 (in part.); Barbour, 1914 (in part.); Schmidt, 1921 (in part.); Noble, 1923b; Cochran, 1928 (in part.); Barbour & Loveridge, 1929 (in part.); Barbour, 1930a (in part.); Barbour, 1930b (in part.); Rand, 1962 (in part.); Williams, 1963 (in part.); Schwartz & Thomas, 1975 (in part.); Williams, 1975 (in part.); Schwartz, 1979 (in part.); Wyles & Gorman, 1980 (in part.); Schwartz, 1980 (in part.); Schwartz & Henderson, 1982 (in part.); Henderson *et al.*, 1984 (in part.); Henderson & Schwartz, 1984 (in part.); (Losos, 1985) (in part.); Case & Williams, 1987; Schwartz, 1989 (in part.); Burnell & Hedges, 1990 (in part.); Powell *et al.*, 1996 (in part.); Queiroz *et al.*, 1998 (in part.); Powell *et al.*, 1999 (in part.); Poe, 2004 (in part.); Nicholson *et al.*, 2005 (in part.); Henderson & Powell, 2009 (in part.); Boistel *et al.*, 2011 (in part.); Kolbe *et al.*, 2011 (in part.); Poe, 2013 (in part.); Wollenberg *et al.*, 2013 (in part.); Köhler, 2014 (in part.); Muñoz *et al.*, 2014a (in part.); Muñoz *et al.*, 2014b (in part.); Klaczko *et al.*, 2015 (in part.); Giovannotti *et al.*, 2017 (in part.); Poe *et al.*, 2017 (in part.); Boronow *et al.*, 2018 (in part.); Muñoz & Losos, 2018 (in part.).

Anolis cybotes cybotes: Cochran, 1934 (in part.); Barbour, 1935 (in part.); Barbour, 1937 (in part.); Mertens, 1938 (in part.); Mertens, 1939 (in part.); Cochran, 1941 (in part.); Schwartz & Thomas, 1975 (in part.); MacLean *et al.*, 1977 (in part.); Schwartz & Henderson, 1991 (in part.); Fobes *et al.*, 1993 (in part.); Powell *et al.*, 1999 (in part.); Powell & Henderson, 2012 (in part.).

Audantia cybotes: Nicholson *et al.*, 2014 (in part.); Nicholson *et al.*, 2012 (in part.); Nicholson *et al.*, 2018 (in part.).

Ctenonotus cybotes: Savage & Guyer, 1989 (in part.).

Holotype. SMF 97884, an adult male from El Limón, Peninsula Samaná (19.28929, -69.43118), 30 m, Province Samaná, Dominican Republic; collected 21 October 2013 by Gunther Köhler. Field tag number GK-4721.

Paratypes. MNHNSD 23.3602–03, SMF 97878–83, 97885, same collecting data as holotype. All paratypes are adult males except MNHNSD 23.3602, SMF 97878, 97881, 97885 that are adult females.

Diagnosis. A species of the genus *Audantia* (our Species 1 “*hispaniolae*”) that differs from all congeners by the combination of having (1) smooth ventral scales; (2) male dewlap creme white with yellowish, greenish or orange suffusions, and with heterogeneously distributed, moderately spaced gorgetal scales, that are cluttered in groups, and reduced in size in central portion; (3) dark gular streaks in males present; (4) no patch of enlarged scales in nuchal region; (5) a double row of enlarged, keeled and non-mucronate vertebral scales; (6) usually two sublabial scales in contact with infralabials; (7) 214–244 scales around midbody in males; and (8) keeled scales on dorsal surfaces of upper forelimb and anterior surface of thigh.

Audantia hispaniolae differs from *A. breslini*, *A. shrevei*, and *A. saxatilis* by having smooth ventrals (vs. keeled, some individuals of *A. breslini* with smooth ventrals); by having one or two well-defined pale longitudinal lateral stripes, usually edged with orange or olive-green (vs. such stripes absent); by having heterogeneously distributed gorgetals with groups of cluttered scales (vs. homogeneously distributed gorgetals); and by having dark gular streaks on male dewlap (vs. usually absent). *Audantia hispaniolae* differs further from *A. shrevei* by lacking a patch of greatly enlarged scales in nuchal region (vs. such a patch present). *Audantia hispaniolae* differs from *A. armouri* by having dark gular streaks on the male dewlap (vs. usually absent); by having heterogeneously distributed gorgetals with groups of cluttered scales (vs. homogeneously distributed gorgetals); and by having 214–240 scales around midbody in males (vs. 118–172). *Audantia hispaniolae* differs from *A. cybotes* by having smooth ventrals (vs. keeled, smooth in some individuals); by having non-mucronate vertebral scales (vs. vertebral scales mucronate); by having heterogeneously distributed gorgetals with groups of cluttered scales (vs. homogeneously distributed gorgetals); by having moderately spaced gorgetals and scales reduced in size in central portion of dewlap (vs. all scales narrowly spaced and large on posterior half of dewlap); and males having a dirty white dewlap with yellowish, greenish or orange suffusions (vs. those suffusions absent). *Audantia hispaniolae* differs from *A. doris* by having dark gular streaks (vs. absent); by having yellowish, greenish or orange suffusions on male dewlap (vs. no suffusions, but with an orange blotch in center of dewlap); and by having 214–244 scales around midbody in males (vs. 166/184). *Audantia hispaniolae* differs from *A. marcanoi* and *A. strahmi* by having a dirty white male dewlap (vs. rose-red at the edge, more orangish anteriorly and posteriorly, but purplish or even bluish toward the center in *A. marcanoi*, and orange with paler center in *A. strahmi*). *Audantia hispaniolae* differs further from *A. marcanoi* by having a double row of abruptly enlarged vertebral scales (vs. vertebral scales gradually enlarged, not forming a regular double row). *Audantia hispaniolae* differs from *A. longitibialis* by having dark gular streaks on male dewlap (vs. absent); and by having moderately spaced gorgetals and scales reduced in size in central portion of dewlap (vs. all scales widely spaced and small on posterior half of dewlap). *Audantia hispaniolae* differs from *A. ravifaux* by having keeled scales on dorsal surface of upper forelimb and anterior surface of thigh (vs. smooth); by having one or two well-defined pale longitudinal lateral stripes,

usually edged with orange or olive-green (vs. such stripes absent); and by having moderately spaced gorgetals (vs. all scales widely spaced). For differences between *A. hispaniolae* and the species described below, see the respective accounts of the new species.

Description of the holotype. Adult male (Figs. 29 and 30), as indicated by everted hemipenes, well-developed dewlap, and presence of a pair of greatly enlarged postcloacal scales; SVL 62.0 mm; tail length 52.0 mm (incomplete); tail distinctly compressed in cross section, tail height 3.9 mm and width 2.5 mm; axilla to groin distance 22.7 mm; head length 18.6 mm, head length/SVL ratio 0.30; snout length 8.2 mm; head width 10.7 mm; longest toe of adpressed hind limb reaching to anterior margin of eye; shank length 19.1 mm, shank length/head length ratio 1.03; longest finger of extended forelimb reaching to nostril; longest finger of adpressed forelimb reaching to level of anterior insertion of hind limbs. Dorsal head scales smooth or rugose, except weakly keeled scales on snout and supraoculars; 6 postrostrals; 7 scales between nasals; 1 elongate prenasal scale on each side, distinct from circumnasal and in contact with both rostral and first supralabial; circumnasal separated from first supralabial by one scale; scales in deep prefrontal depression smooth or rugose; supraorbital semicircles well-developed, separated medially by one scale row at narrowest point; supraorbital disc composed of 3 moderately enlarged, keeled scales arranged in three rows; circumorbital row complete, therefore, enlarged supraorbital scales separated from supraorbital semicircles; a very large elongated superciliary, followed posteriorly by a much smaller, overlapping one and by several small, keeled scales; three rows of small keeled scales extending between enlarged supraorbitals and large superciliary; a deep parietal depression present; interparietal scale well-developed, 2.5 x 1.4 mm (length x width), surrounded by scales of moderate size; 2 to 3 scales present between interparietal and supraorbital semicircles; canthal ridge distinct, composed of 3 large and 2 small anterior canthal scales; 9 scales present between second canthals; 11 scales present between posterior canthals; 73 (right) – 62 (left) mostly keeled loreal scales in a maximum of 8 horizontal rows; 7 to 8 keeled subocular scales arranged in a single row; 7 supralabials to level below center of eye; suboculars separated from supralabials by a complete scale row; ear opening 1.3 x 2.5 mm (length x height); mental distinctly wider than long, almost completely divided medially, bordered posteriorly by 5 postmentals, outer ones much larger than median ones; 7 infralabials to level below center of eye; sublabials greatly enlarged (< four times the size of medial postmental scales), two in contact with infralabials; scales in sublabial row much larger than scales medially adjacent to this row; pointed granular scales present on chin and throat; dewlap large, extending from level below anterior margin of eye onto chest; gorgetals heterogeneously distributed with groups of cluttered scales, those in central portion reduced in size; a nuchal crest and a dorsal ridge present; dorsum of body with keeled, granular scales; 2 medial rows distinctly enlarged, mostly more than twice the size of adjacent body scales; largest dorsal scales about 0.35 x 0.30 mm (length x width); about 56 medial dorsal scales in one head length; about 77 medial dorsal scales between levels of axilla and groin; lateral scales keeled, granular and more or less homogeneous in size, average size 0.12 mm in diameter; ventrals at midbody smooth, flat, almost cycloid, imbricate, about 0.65 x 0.75 mm (length x width); about 36 medial ventral scales in one head length; about 42 medial ventral scales between levels of axilla and groin; 236 scales around midbody; all caudal scales keeled; middorsal caudal scales distinctly enlarged, forming a low crest; lateral caudal scales with whorls of enlarged scales; a pair of greatly enlarged postcloacal scales present, about 1.2 mm wide; no tube-like axillary pocket present; scales on dorsal surface of upper forelimb strongly keeled, mucronate, imbricate; scales on anterior surface of thigh strongly keeled, mucronate, imbricate;

digital pads dilated, dilated pad three times the width of non-dilated distal phalanx; distal phalanx narrower than and raised from dilated pad; 28 lamellae under Phalanges II-IV of Toe IV of hind limbs; 11 scales under distal phalanx of Toe IV of hind limbs.

Coloration after 5 years preservation in 70% ethanol was recorded as follows: Dorsal ground color Smoke Gray (267) with Vandyke Brown (281) diffuse blotches; ventral surface of head Light Buff (2) with Hair Brown (277) streaks; ventral surface of body Cream White (52); ventral surfaces of legs Pale Pinkish Buff (3) with Hair Brown (277) stipples; ventral surface of fingers and toes Hair Brown (277); dorsal, lateral and ventral surfaces of tail Hair Brown (277).

Variation. The paratypes agree well with the holotype in general appearance; morphometrics and scalation (Table II). In most individuals the longest toe of adpressed hind leg reaching to a point between anterior and posterior level of eye, exceptionally to a point between eye and nostril or between ear and eye.

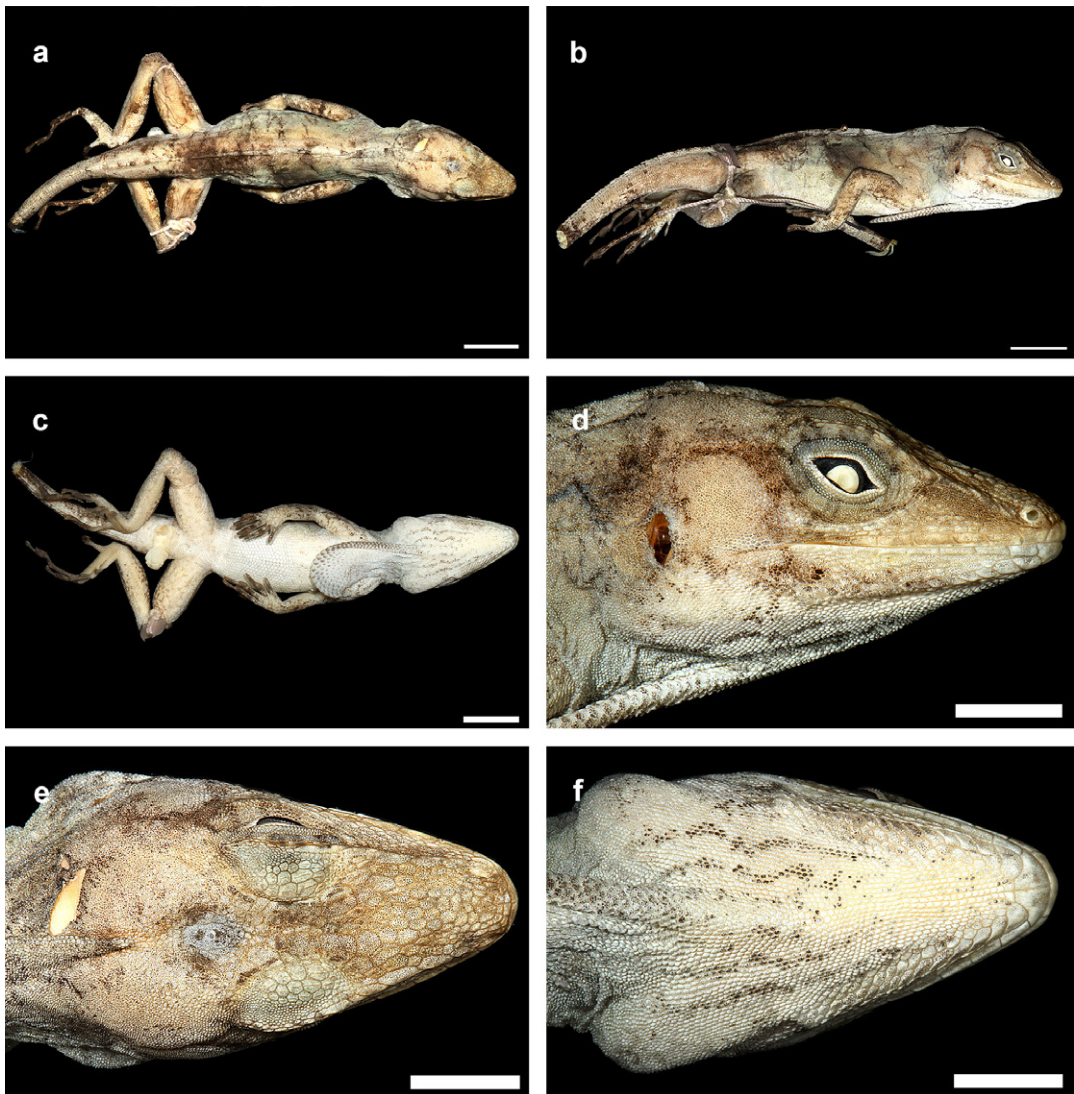


Figure 29. Holotype of *Audantia hispaniolae* (SMF 97884): (a) dorsal view; (b) lateral view; (c) ventral view; (d) lateral view of head; (e) dorsal view of head; (f) ventral view of head. Scale bars equal 10.0 mm in (a–c) and 5.0 mm in (d–f), respectively. Photos by Gunther Köhler.

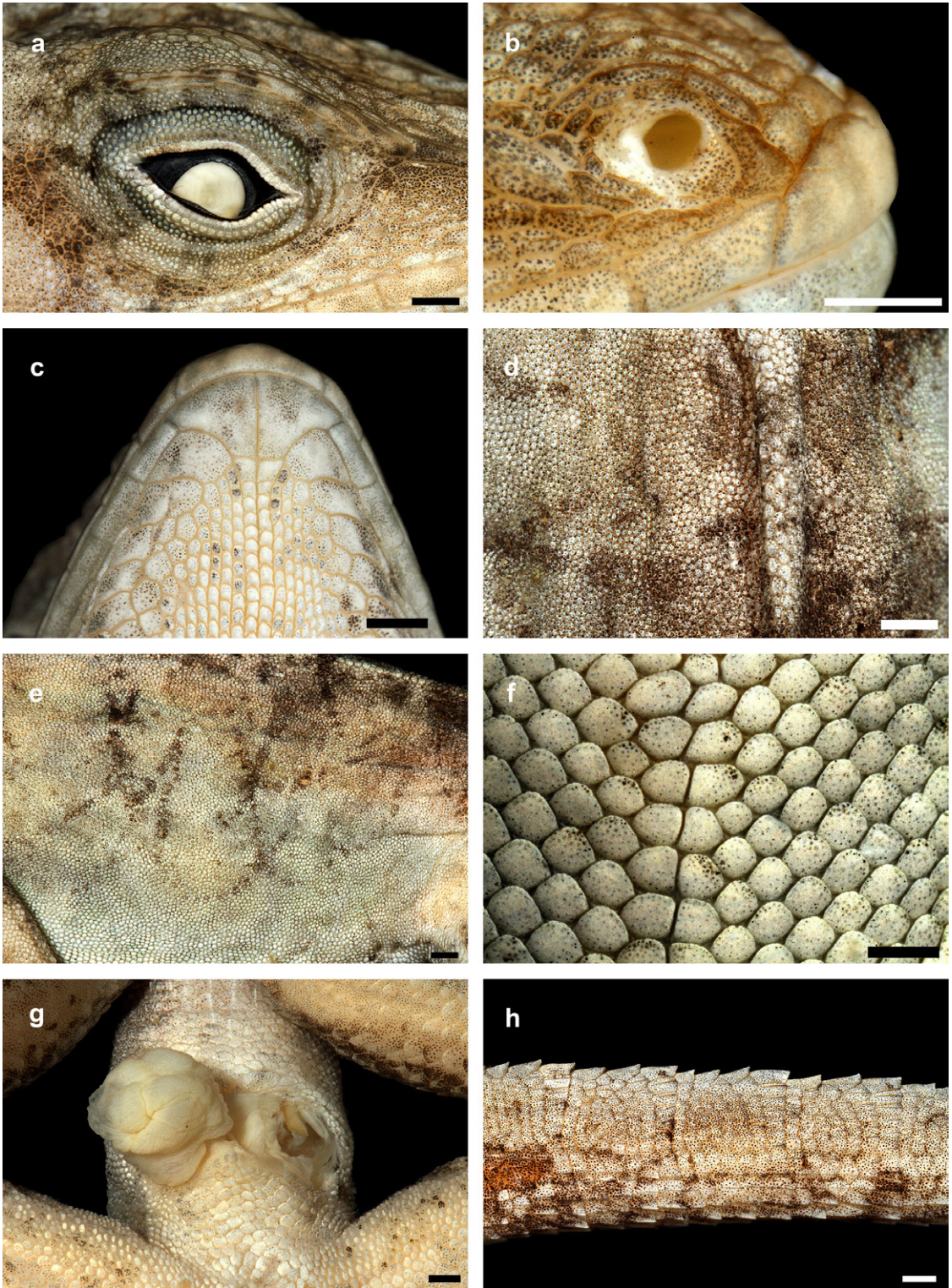


Figure 30. Holotype of *Audantia hispaniolae* (SMF 97884): (a) superciliary region; (b) nasal region; (c) chin region; (d) dorsal region (e) flank region; (f) midventer; (g) cloacal region; (h) lateral view of tail. Scale bars equal 1.0 mm. Photos by Gunther Köhler.



Figure 31. Hemipenis of *Audantia hispaniolae* (SMF 104760). Scale bar equals 1.0 mm. Photos by Gunther Köhler.



Figure 32. *Audantia hispaniolae* in life. (a) MNHNSD 23.3588; (b) SMF 97864; (c) MNHNSD 23.3632; (d) MNHNSD 23.3664. (a–c) are males, (d) is a female. Photos by Gunther Köhler.



Figure 33. Dewlaps of *Audantia hispaniolae* in life. (a) SMF 97863; (b) SMF 97864; (c) SMF 97865; (d) SMF MNHNSD 23.3632; (e) SMF MNHNSD 23.3664; (f) SMF 97866. (a–d) are males, (e–f) are females. Photos by Gunther Köhler.

The coloration in life of an adult male (SMF 97863) was recorded as follows: Dorsum of head Ground Cinnamon (270); dorsum of body and limbs Ground Cinnamon (270), with a Light Smoke Grey (263) stripe edged by True Cinnamon (260); dewlap Whitish Lime Green (111), centrally suffused with Cinnamon (255); underside of head Beige (254) with Dark Drab (45) irregular lines; circum orbitale region Dark Greyish Olive (275) with a Pale Horn Color (11) inner ring; iris Maroon (39); ventral side of body and tail Pale Buff (1); ventral surface of limbs Cinnamon-Drab (50) with Prout's Brown (47) speckles. The coloration in life of an adult female (SMF 97866) was recorded as follows: Dorsum of head Drab (19); dorsal surface of body Drab (19) with Tawny Olive (17) vertebral stripes and diamonds; lateral side of body with a Sayal Brown (41) longitudinal stripe; dorsal surface of limbs Verona Brown (37) with indistinct Drab (19) bands; tail Drab (19) with Clay Color (18) diamonds; iris Raw Umber (22); a Pale Horn Color (1) inner eye ring; ventral surface of head Smokey White (261) with Sepia (279) streaks; ventral surface of body and limbs Light Buff (2); ventral surface of tail Pale Pinkish Buff (3), grading into Cinnamon-Drab (50) distally.



Figure 34. Habitat of *Audantia hispaniolae*. (a) Reserva Científica Ébano Verde, Arroyazo, La Vega, Dominican Republic, 1080 m a.s.l. (3 November 2013); (b) El Limón, Península Samaná, Samaná, Dominican Republic, 30 masl (21 October 2013); (c) El Seibo, El Seibo, Dominican Republic, 110 masl (14 October 2013); (d) 27 Cascadas, ca. 13 km airline WSW Puerto Plata, Puerto Plata; Dominican Republic, 20 m a.s.l. (1 August 2014). Photos by Gunther Köhler.

The completely everted hemipenis (SMF 104760; Fig. 31) is a medium-sized, slightly bilobate organ; sulcus spermaticus bordered by well-developed sulcal lips and opening into a single large apical field void of ornamentation; an asulcate finger-like processus present; apex strongly calyculate, truncus with transverse folds. The everted hemipenis of 19 other specimens (SMF 90421, 97863–65, 97868, 97875–76, 97882–84, 97888, 97900, 97903, 104758–62, 104764) agree well with this description. However, the shape of the asulcal processus varies from ridge-like to finger-like.

Etymology. The species name (*hispaniolae*) is a feminine genitive singular noun, referring to the broad distribution of the species on the island of Hispaniola.

Geographic distribution. As currently known, *Audantia hispaniolae* is widely distributed across the North Island of Hispaniola north of the Sierra de Bahoruco, except for the extreme northwestern portion, from near sea level to 1800 m a.s.l. (Fig. 18).

Natural history notes. We observed this species in a wide range of habitats, ranging from wet cloud forest to degraded, rocky, dry forest, and also very often within human settlements as long as trees were present (Fig. 34). Individuals were collected on rocks, under rocks, low on tree trunks and bush stems, and under among dead agaves during the day. Especially in the morning hours, individuals were seen perching head-down on bushes and trees. At night we saw these lizards sleeping on leaves and twigs of palms, bushes and trees up to 2 m above the ground. In some instances, the same individual was observed on exactly the same sleeping place on several successive nights. The flight distance was usually in the range of 1–2 m. Both males and females often emitted a high-pitched distress call when caught. Henderson & Powell (2009) provided a summary of the natural history of “*Anolis cybotes*” which under our concept is represented by several species.

Conservation. Given its broad range and usual abundance wherever this species occurs, we consider the conservation status of *Audantia hispaniolae* as Least Concern based on the IUCN Red List Categories and Criteria (IUCN, 2012).

***Audantia higuey* sp. nov.**

Cordillera Oriental Stout Anole

ZOOBANK urn:lsid:zoobank.org: act:F025F86B-79C4-41C2-A828-78C89317DFCC.

Figs. 35–39

Anolis cybotes: Boulenger, 1885 (in part.); Schmidt, 1921 (in part.); Barbour & Loveridge, 1929 (in part.); Barbour, 1930a (in part.); Barbour, 1930b (in part.); Rand, 1962 (in part.); Schwartz & Thomas, 1975 (in part.); Schwartz, 1979 (in part.); Wyles & Gorman, 1980 (in part.); Schwartz, 1980 (in part.); Schwartz & Henderson, 1982 (in part.); Henderson *et al.*, 1984 (in part.); Henderson & Schwartz, 1984 (in part.); Schwartz, 1989 (in part.); Burnell & Hedges, 1990 (in part.); Powell *et al.*, 1996 (in part.); Queiroz *et al.*, 1998 (in part.); Powell *et al.*, 1999 (in part.); Poe, 2004 (in part.); Nicholson *et al.*, 2005 (in part.); Henderson & Powell, 2009 (in part.); Boistel *et al.*, 2011 (in part.); Kolbe *et al.*, 2011 (in part.); Poe, 2013 (in part.); Köhler, 2014 (in part.); Muñoz *et al.*, 2014 (in part.); Klaczko *et al.*, 2015 (in part.); Giovannotti *et al.*, 2017 (in part.); Poe *et al.*, 2017 (in part.).

Anolis cybotes cybotes: Cochran, 1934 (in part.); Barbour, 1935 (in part.); Barbour, 1937 (in part.); Mertens, 1938 (in part.); Mertens, 1939 (in part.); Cochran, 1941 (in part.); Schwartz & Thomas, 1975 (in part.); MacLean *et al.*, 1977 (in part.); Schwartz & Henderson, 1991 (in part.); Fobes *et al.*, 1993 (in part.); Powell *et al.*, 1999 (in part.); Powell & Henderson, 2012 (in part.).

Audantia cybotes: Nicholson *et al.*, 2014 (in part.); Nicholson *et al.*, 2012 (in part.); Nicholson *et al.*, 2018 (in part.).

Ctenonotus cybotes: Savage & Guyer, 1989 (in part.).

Holotype. SMF 97872, an adult male from Manatí Park Bávaro (18.64735, -68.42858), 20 m, Province La Altagracia, Dominican Republic; collected 19 October 2013 by Gunther Köhler. Field tag number GK-4693.

Paratypes. SMF 97870 (adult male), 97874 (adult female), same collecting data as holotype.

Diagnosis. A species of the genus *Audantia* (our Species 2 “*higuey*”) that differs from all congeners by the combination of having (1) smooth ventral scales; (2) male dewlap dirty white with yellowish, greenish or orange suffusions, and with homogeneously distributed, upper portion of dewlap mostly covered by gorgetals with little free skin, and gorgetals reduced in size in central portion; (3) no dark gular streaks in males; (4) no patch of enlarged scales in nuchal region; (5) a double row of enlarged, keeled and non-mucronate vertebral scales; (6) usually two sublabial scales in contact with infralabials; (7) 166–212 scales around midbody in males; and (8) keeled scales on dorsal surfaces of upper forelimb and anterior surface of thigh.

Audantia higuey differs from *A. armouri* by having the upper portion of dewlap mostly covered by gorgetals with little free skin and gorgetals reduced in size in central portion (vs. moderately spaced gorgetals, and all scales medium-sized on posterior half of dewlap); and by having 166–212 scales around midbody in males (vs. 118–172). *Audantia higuey* differs from

A. breslini and *A. cybotes* by having smooth ventrals (vs. keeled, some individuals of *A. breslini* and *A. cybotes* with smooth ventrals); and by having gorgetals reduced in size in central portion (vs. all scales large on posterior half of dewlap). *Audantia higuey* differs further from *A. cybotes* by lacking dark gular streaks (vs. present); and by having moderately enlarged, non-mucronate vertebral scales (vs. greatly enlarged, at least three times the size of adjacent scales, mucronate vertebral scales). *Audantia higuey* differs from *A. doris* by having yellowish or orange suffusions on male dewlap (vs. no suffusions, but with an orange blotch in center of dewlap); by having enlarged, non-mucronate vertebral scales (vs. greatly enlarged, at least three times the size of adjacent scales, mucronate vertebral scales); by having one or two well-defined pale longitudinal lateral stripes, usually edged with orange or olive-green (vs. such stripes absent); and by having homogeneously distributed gorgetals (vs. heterogeneously distributed gorgetals with groups of cluttered scales). *Audantia higuey* differs from *A. longitibialis* by having yellowish or orange suffusions on male dewlap (vs. no suffusions); and by only having the upper portion of dewlap mostly covered by gorgetals with little free skin, and scales reduced in size in central portion of dewlap (vs. all scales widely spaced and small on posterior half of dewlap). *Audantia higuey* differs from *A. marcanoi* and *A. strahmi* by having a dirty white male dewlap with yellowish or orange suffusions (vs. rose-red at the edge, more orangish anteriorly and posteriorly, but purplish or even bluish toward the center in *A. marcanoi*, and orange with paler center in *A. strahmi*). *Audantia higuey* differs further from *A. marcanoi* by having a double row of abruptly enlarged vertebral scales (vs. vertebral scales gradually enlarged, not forming a regular double row). *Audantia higuey* differs from *A. hispaniolae* by lacking dark gular streaks (vs. present); and by having homogeneously distributed gorgetals (vs. heterogeneously distributed with groups of cluttered scales). *Audantia higuey* differs from *A. ravifaux* by having keeled scales on dorsal surface of upper forelimb and anterior surface of thigh (vs. smooth); by having homogeneously distributed gorgetals and the upper portion of dewlap mostly covered by scales with little free skin (vs. heterogeneously distributed gorgetals with groups of cluttered scales, widely spaced); and by having one or two well-defined pale longitudinal lateral stripes, usually edged with orange or olive-green (vs. such stripes absent). *Audantia higuey* differs from *A. shrevei* and *A. saxatilis* by having smooth ventrals (vs. keeled); and by having one or two well-defined pale longitudinal lateral stripes, usually edged with orange or olive-green (vs. such stripes absent). *Audantia higuey* differs further from *A. shrevei* by lacking a patch of greatly enlarged scales in nuchal region (vs. such a patch present). *Audantia higuey* differs further from *A. saxatilis* by having the upper portion of dewlap mostly covered by gorgetals with little free skin and gorgetals reduced in size in central portion (vs. widely spaced, more scales uncovered than covered by gorgetals; all scales small on posterior half of dewlap). For differences between *A. higuey* and the species described below, see the respective accounts of the new species.

Description of the holotype. Adult male (Figs. 35–36), as indicated by well-developed dewlap, and presence of a pair of greatly enlarged postcloacal scales; SVL 53.5 mm; tail length 51.0 mm (incomplete); tail distinctly compressed in cross section, tail height 3.7 mm and width 2.3 mm; axilla to groin distance 18.0 mm; head length 16.8 mm, head length/SVL ratio 0.31; snout length 7.4 mm; head width 9.7 mm; longest toe of adpressed hind limb reaching to level of anterior margin of eye; shank length 17.1 mm, shank length/head length ratio 1.02; longest finger of extended forelimb reaching to tip of snout; longest finger of adpressed forelimb reaching to 5 mm past anterior insertion of hind limbs. Dorsal head scales smooth or rugose, except weakly keeled scales on snout and supraoculars; 7 postrostrals; 6 scales between nasals; 1 elongate prenasal scale on each side, distinct from circumnasal and in contact with both rostral and first supralabial; circumnasal separated from first supralabial by one scale; scales in deep prefrontal

depression smooth or rugose; supraorbital semicircles well-developed, broadly in contact medially; supraorbital disc composed of 4 to 5 moderately enlarged, keeled scales arranged in three rows; circumorbital row complete, therefore, enlarged supraorbital scales separated from supraorbital semicircles; a very large elongated superciliary, followed posteriorly by a much smaller, overlapping one and by several small, keeled scales; 2–4 rows of small keeled scales extending between enlarged supraorbitals and large superciliary; a deep parietal depression present; interparietal scale well-developed, 2.5 x 1.6 mm (length x width), surrounded by scales of moderate size; 2 scales present between interparietal and supraorbital semicircles; canthal ridge distinct, composed of 3 large and 1 small anterior canthal scales; 8 scales present between second canthals; 8 scales present between posterior canthals; 49 (right)–48 (left) mostly keeled loreal scales in a maximum of 7 (right)–8 (left) horizontal rows; 8 keeled subocular scales arranged in a single row; 6 supralabials to level below center of eye; suboculars separated from supralabials by a complete scale row; ear opening 1.4 x 2.0 mm (length x height); mental distinctly wider than long, almost completely divided medially, bordered posteriorly by 7 postmentals, outer ones much larger than median ones; 6 infralabials to level below center of eye; sublabials greatly enlarged (< four times the size of medial postmental scales), one in contact with infralabials; scales in sublabial row much larger than scales medially adjacent to this row; pointed granular scales present on chin and throat; dewlap large, extending from level below anterior margin of eye onto chest; gorgetals homogeneously, those in central portion reduced in size; a nuchal crest and a dorsal ridge present; dorsum of body with keeled, granular scales; 2 medial rows distinctly enlarged, mostly more than twice the size of adjacent body scales; largest dorsal scales about 0.35 x 0.30 mm (length x width); about 50 medial dorsal scales in one head length; about 67 medial dorsal scales between levels of axilla and groin; lateral scales keeled, granular and more or less homogeneous in size, average size 0.12 mm in diameter; ventrals at midbody smooth, flat, almost cycloid, imbricate, about 0.65 x 0.75 mm (length x width); about 40 medial ventral scales in one head length; about 43 medial ventral scales between levels of axilla and groin; 212 scales around midbody; all caudal scales keeled; middorsal caudal scales distinctly enlarged, forming a low crest; lateral caudal scales without whorls of enlarged scales, although an indistinct division in segments is discernible; a pair of greatly enlarged postcloacal scales present, about 1.6 mm wide; no tube-like axillary pocket present; scales on dorsal surface of upper forelimb strongly keeled, mucronate, imbricate; scales on anterior surface of thigh strongly keeled, mucronate, imbricate; digital pads dilated, dilated pad three times the width of non-dilated distal phalanx; distal phalanx narrower than and raised from dilated pad; 31 lamellae under Phalanges II–IV of Toe IV of hind limbs; 10 scales under distal phalanx of Toe IV of hind limbs.

The completely everted hemipenis (Fig. 37) is a medium-sized, slightly bilobate organ; sulcus spermaticus bordered by well-developed sulcal lips and opening into a single large apical field void of ornamentation; an asulcate finger-like process present; apex strongly calyculate, truncus with transverse folds.

The coloration in life was recorded as follows: dorsal surface Beige (254) with Warm Sepia (40) chevrons on dorsal body; lateral side of body Drab-Gray (256) with a Cyan White (156) longitudinal stripe bordered by Mahogany Red (34) flecks; dorsal surface of limbs Verona Brown (37) with ill-defined Medium Neutral Gray (298) bands; edge of eye lid Pale Horn Color (11); iris Parrot Green (121); dewlap Pale Greenish White (97) with Light Yellow Ocher (13) suffusions; ventral surface of head Smoky White (261); ventral surface of body Pale Buff (1).

Coloration after almost five years preservation in 70 % ethanol was recorded as follows: Dorsal ground color Smoke Gray (267) with Vandyke Brown (281) chevrons; ventral surface of head Cream White (52) with Pale Neutral Gray (296) stipples; ventral surface of body Smoky White (261); ventral surfaces of legs Light Buff (2); ventral surfaces of fingers and toes Dark Brownish Olive (127); surfaces of tail Pale Buff (1) ventrally and Pale Neutral Gray (296) dorsally.

Variation. The paratypes agree well with the holotype in general appearance; morphometrics and scalation (see Table II). In most individuals the longest toe of adpressed hind leg reaching to a point between anterior and posterior level of eye, exceptionally to a point between eye and nostril.

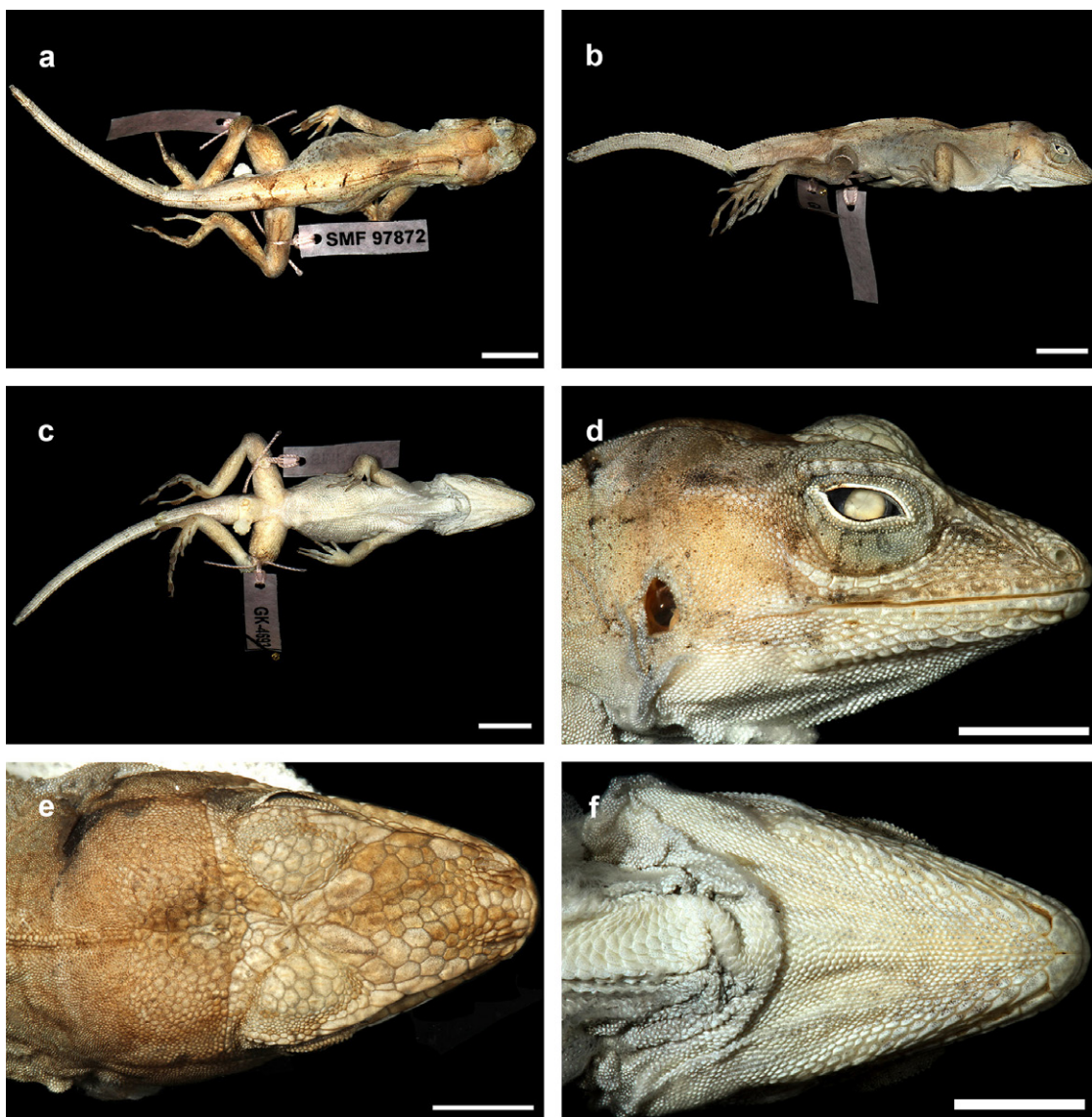


Figure 35. Holotype of *Audantia higuey* (SMF 97872): (a) dorsal view; (b) lateral view; (c) ventral view; (d) lateral view of head; (e) dorsal view of head; (f) ventral view of head. Scale bars equal 10.0 mm in (a–c) and 5.0 mm in (d–f), respectively. Photos by Gunther Köhler.

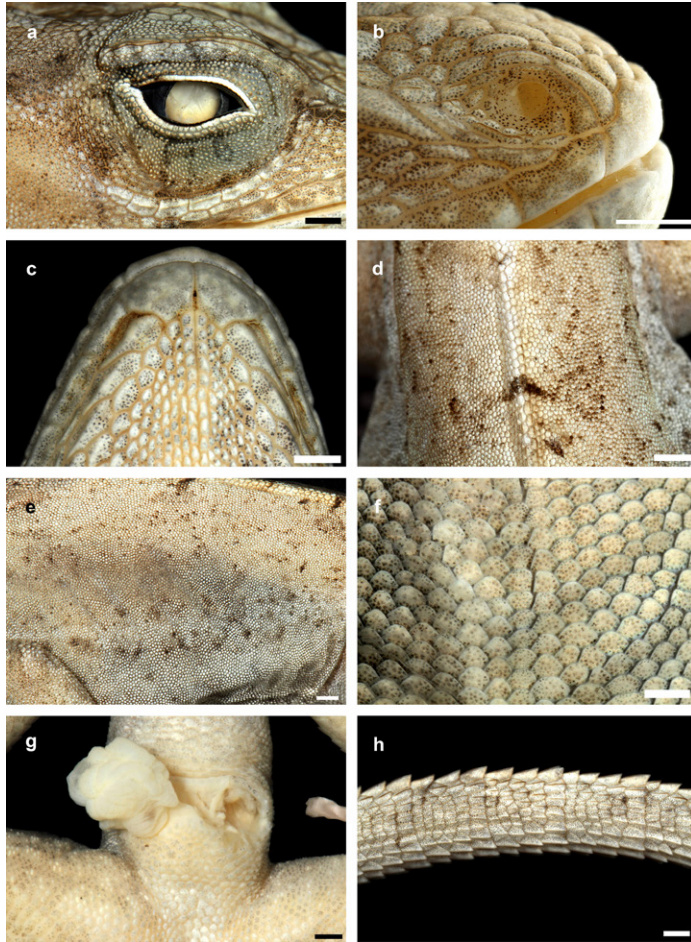


Figure 36. Holotype of *Audantia higuey* (SMF 97872): (a) superciliary region; (b) nasal region; (c) chin region; (d) dorsal region; (e) flank region; (f) midventer; (g) cloacal region; (h) lateral view of tail. Scale bars equal 1.0 mm. Photos by Gunther Köhler.



Figure 37. Hemipenis of *Audantia higuey* (SMF 97872). Scale bar equals 1.0 mm. Photos by Gunther Köhler.



Figure 38. *Audantia higuey* in life. (a) GK-4694, uncatalogued specimen from Manatí Park Bávaro, La Altagracia, Dominican Republic; (b) SMF 97872; (c) MNHNSD 23.3599; (d) SMF 97874. (a) and (b) are males, (c) and (d) are females. Photos by Gunther Köhler.

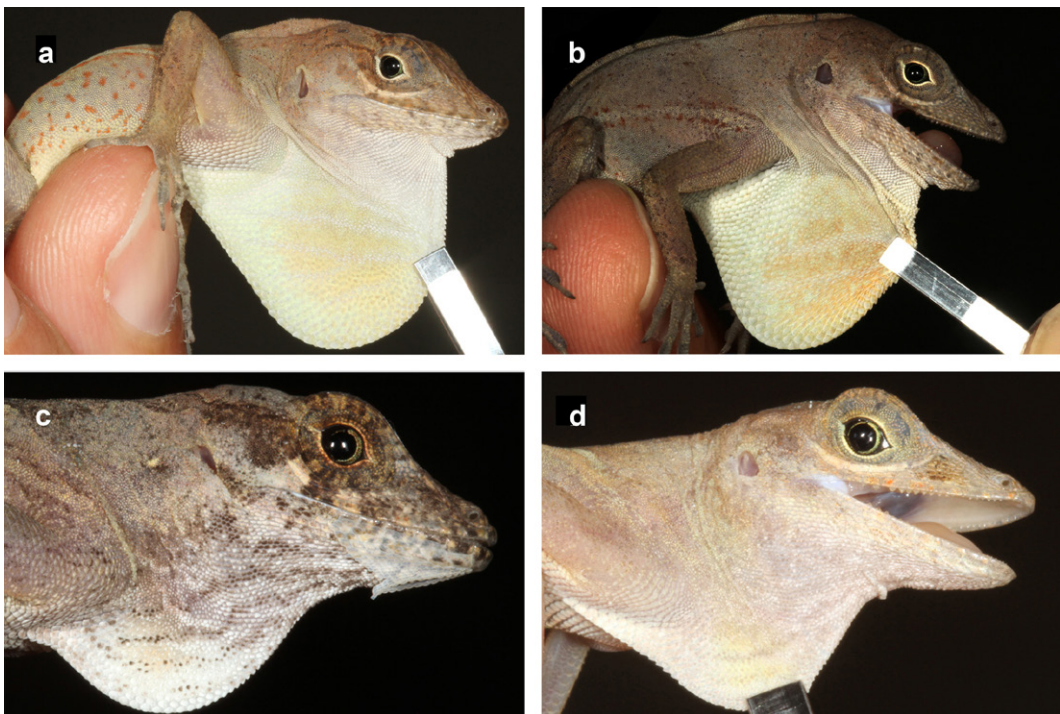


Figure 39. Dewlaps of *Audantia higuey* in life. (a) GK-4694, uncatalogued specimen from Manatí Park Bávaro, La Altagracia, Dominican Republic; (b) SMF 97872; (c) MNHNSD 23.3599; (d) SMF 97874. (a) and (b) are males, (c) and (d) are females. Photos by Gunther Köhler.



Figure 40. Habitat of *Audantia higuey* at 22 km WNW Valle (16 km to Trepada Alta, ca. 6 km by trail to Montebonito), Hato Mayor, Dominican Republic, 75 m a.s.l. (29 June 1985). Photo by S. Blair Hedges.

The coloration in life of an adult female (MNHNSD 23.3599) was recorded as follows: dorsum of head Drab (19); lateral side of body Beige (254) with Medium Plumbeous (294) suffusions posteriorly, and with a Tawny Olive (17) longitudinal stripe and an ill-defined Pratt's Payne's Gray (293) stripe edged by Sepia (279) flecks; dorsal surface of limbs Walnut Brown (27) with indistinct Maroon (39) crossbars; edge of eye lid Light Chrome Orange (76); iris Olive-Green (124); Sepia (279) streaks radiating out from eye; ventral surface of head Smoky White (261) with irregular Olive-Brown (278) streaks; ventral surface of body Light Buff (2).

Etymology. The species name (*higuey*) is a noun in apposition referring to the distribution of the species in eastern Hispaniola, the region of the former Taino kingdom of Higüey.

Geographic distribution. As currently known, *Audantia higuey* is distributed across the eastern portion of the Dominican Republic, from near sea level to 290 m a. s. l. (Fig. 18).

Natural history notes. As typical for most species of this genus, *Audantia higuey* is found in a wide range of environments, and often in disturbed habitats (Fig. 40). There these lizards can be observed perching head-down on bushes and trees. Sleeps at night on leaves of bushes. Henderson & Powell (2009) provided a summary of the natural history of "*Anolis cybotes*" which under our concept is represented by several species.

Conservation. Given its geographic range and capability to live in anthropogenically disturbed habitats, we consider the conservation status of *Audantia higuey* to be Least Concern based on the IUCN Red List Categories and Criteria (IUCN, 2012).

***Audantia australis* sp. nov.**

Southern Stout Anole

ZOOBANK urn:lsid:zoobank.org: act:95668B57-FEB7-465F-A34E-9465545C5362.

Figs. 41–43

Anolis cybotes: Boulenger, 1885 (in part.); Schmidt, 1921 (in part.); Cochran, 1928 (in part.); Barbour & Loveridge, 1929 (in part.); Barbour, 1930a (in part.); Barbour, 1930b (in part.); Schwartz & Thomas, 1975 (in part.); Schwartz, 1979 (in part.); Wyles & Gorman, 1980 (in part.); Schwartz, 1980 (in part.); Henderson *et al.*, 1984 (in part.); Henderson & Schwartz, 1984 (in part.); Schwartz, 1989 (in part.); Burnell & Hedges, 1990 (in part.); Powell *et al.*, 1996 (in part.); Queiroz *et al.*, 1998 (in part.); Powell *et al.*, 1999 (in part.); Poe, 2004 (in part.); Nicholson *et al.*, 2005 (in part.); Henderson & Powell, 2009 (in part.); Boistel *et al.*, 2011 (in part.); Kolbe *et al.*, 2011 (in part.); Poe, 2013 (in part.); Köhler, 2014 (in part.); Muñoz *et al.*, 2014a (in part.); Klaczko *et al.*, 2015 (in part.); Giovannotti *et al.*, 2017 (in part.); Poe *et al.*, 2017 (in part.).

Anolis cybotes cybotes: Cochran, 1934 (in part.); Barbour, 1935 (in part.); Barbour, 1937 (in part.); Cochran, 1941 (in part.); Schwartz & Thomas, 1975 (in part.); MacLean *et al.*, 1977 (in part.); Schwartz & Henderson, 1991 (in part.); Fobes *et al.*, 1993 (in part.); Powell *et al.*, 1999 (in part.); Powell & Henderson, 2012 (in part.).

Audantia cybotes: Nicholson *et al.*, 2014 (in part.); Nicholson *et al.*, 2012 (in part.); Nicholson *et al.*, 2018 (in part.).

Ctenonotus cybotes: Savage & Guyer, 1989 (in part.).

Holotype. SMF 104272, an adult male from 9.4 km S of Aceitillar (26.6 km N of Cabo Rojo) (18.1083, -71.6200), 710 m, Province Pedernales, Dominican Republic; collected 26 July 1991 by S. Blair Hedges, Nicholas Plummer, and Richard Thomas. Field tag number SBH-192576.

Paratypes. SMF 104273, USNM 575285–86, same collecting data as holotype; SMF 104274–75, USNM 575287, from 18.2 km N. Pedernales at stream (Los Arroyos border road) (18.155; -71.75), 200 m, Province Pedernales, Dominican Republic; collected 20 August 2015 by S. Blair Hedges, Matthew Heinicke, and Nicolás Corona; SMF 104276, near Altagracia (18.19389; -71.73306), 670 m, Province Pedernales, Dominican Republic; collected 20 August 2015 by S. Blair Hedges, Matthew Heinicke, and Nicolás Corona; SMF 104277, Mencia-Altagracia road, 1 km S Altagracia (18.1781; -71.72965), 700 m, collected 20 August 2015 by S. Blair Hedges, Matthew Heinicke, and Nicolás Corona. All paratypes are adult males except SMF 104274–75, USNM 575287, 575285 that are adult females, and USNM 575286 in which the sex was not determined.

Diagnosis. A species of the genus *Audantia* (our Species 3 “*australis*”) that differs from all congeners by the combination of having (1) smooth ventral scales; (2) male dewlap dirty white with yellowish or orange suffusions, and with homogeneously distributed gorgetal scales, reduced in size in central portion of dewlap; (3) dark gular streaks present in males; (4) no patch of enlarged scales in nuchal region; (5) a double row of weakly enlarged, usually less than twice the size of adjacent scales, non-mucronate vertebral scales; (6) usually one sublabbial scale in contact with infralabials; (7) 206–240 scales around midbody in males; and (8) keeled scales on dorsal surfaces of upper forelimb and anterior surface of thigh.

Audantia australis differs from *A. armouri*, *A. breslini*, *A. shrevei*, and *A. saxatilis* by having dark gular streaks (usually absent); and by having one or two well-defined pale longitudinal lateral stripes, usually edged with orange or olive-green (vs. such stripes absent).

Audantia australis differs further from *A. armouri* by having 206–240 scales around midbody in males (vs. 118–172). *Audantia australis* differs further from *A. shrevei* by lacking a patch of greatly enlarged scales in nuchal region (vs. such a patch present). *Audantia australis* differs from *A. cybotes* by having smooth ventral scales (vs. keeled, smooth in some individuals); by having a double row of only weakly enlarged, usually less than twice the size of adjacent scales, non-mucronate vertebral scales (vs. greatly enlarged, at least three times the size of adjacent scales, and mucronate); by having a dirty white male dewlap with yellowish or orange suffusions (vs. suffusions absent); and by having smaller gorgetal scales in central region of dewlap (vs. all large). *Audantia australis* differs from *A. doris* by having dark gular streaks (usually absent); by having a male dewlap with homogeneously distributed, narrowly spaced gorgetal scales (vs. heterogeneously distributed with groups of cluttered scales); and by having 206–240 scales around midbody in males (vs. 166–184). *Audantia australis* differs from *A. marcanoi* and *A. strahmi* by having a dirty white male dewlap with yellowish or orange suffusions (vs. rose-red at the edge, more orangish anteriorly and posteriorly, but purplish or even bluish toward the center in *A. marcanoi*, and orange with paler center in *A. strahmi*). *Audantia australis* differs further from *A. marcanoi* by having a well-defined double row of enlarged vertebral scales (vs. vertebral scales gradually enlarged, not forming a regular double row). *Audantia australis* differs from *A. hispaniolae* and *A. longitibialis* by having a male dewlap with homogeneously distributed gorgetal scales, all large on posterior half of dewlap (vs. heterogeneously distributed, somewhat spaced, and with groups of cluttered scales, scales smaller in central region of dewlap or all gorgetals small). *Audantia australis* differs further from *A. hispaniolae* by having 180–222 scales around midbody in males (vs. 214–244); and by lacking yellowish or orange suffusions on male dewlap (vs. often present). *Audantia australis* differs from *A. higuey* by having dark gular streaks (vs. absent); by having a weakly keeled double row of only weakly enlarged, usually less than twice the size of adjacent scales vertebrals scales (vs. strongly keeled and greatly enlarged, at least three times the size of adjacent scales); and by having 206–240 scales around midbody in males (vs. 166–212). *Audantia australis* differs from *A. ravifaux* by having keeled scales on dorsal surface of upper forelimb and anterior surface of thigh (vs. smooth); by having homogeneously distributed gorgetals and the upper portion of dewlap mostly covered by scales with little free skin (vs. heterogeneously distributed gorgetals with groups of cluttered scales, widely spaced); and by having one or two well-defined pale longitudinal lateral stripes, usually edged with orange or olive-green (vs. such stripes absent). For differences between *A. australis* and the species described below, see the respective accounts of the new species.

Description of the holotype. Adult male (Figs. 41–42), as indicated by well-developed dewlap, and presence of a pair of greatly enlarged postcloacal scales; SVL 69.0 mm; tail length 128.0 mm (complete); tail distinctly compressed in cross section, tail height 4.2 mm and width 2.5 mm; axilla to groin distance 26.6 mm; head length 21.3 mm, head length/SVL ratio 0.31; snout length 9.2 mm; head width 12.3 mm; longest toe of adpressed hind limb reaching to level of anterior margin of eye; shank length 20.2 mm, shank length/head length ratio 0.95; longest finger of extended forelimb reaching to tip of snout; longest finger of adpressed forelimb reaching to 5 mm past anterior insertion of hind limbs. Dorsal head scales smooth or rugose, except weakly keeled scales on snout and supraoculars; 7 postrostrals; 6 scales between nasals; 1 elongate prenasal scale on each side, distinct from circumnasal and in contact with both rostral and first supralabial; circumnasal separated from first supralabial by one scale; scales in deep prefrontal depression smooth or rugose; supraorbital semicircles well-developed, narrowly in contact medially; supraorbital disc composed of 2 to 3 moderately enlarged, keeled scales arranged in three rows; circumorbital row complete, therefore, enlarged supraorbital scales separated from supraorbital semicircles; a very large elongated superciliary,

followed posteriorly by a much smaller, overlapping one and by several small, keeled scales; three rows of small keeled scales extending between enlarged supraorbitals and large superciliary; a deep parietal depression present; interparietal scale well-developed, 2.9 x 1.4 mm (length x width), surrounded by scales of moderate size; 2 scales present between interparietal and supraorbital semicircles; canthal ridge distinct, composed of 3 large and 3 small anterior canthal scales; 8 scales present between second canthals; 12 scales present between posterior canthals; 53 (right)–57 (left) mostly keeled loreal scales in a maximum of 7(right)–8 (left) horizontal rows; 7 to 8 keeled subocular scales arranged in a single row; 6 supralabials to level below center of eye; suboculars separated from supralabials by a complete scale row; ear opening 2.0 x 2.6 mm (length x height); mental distinctly wider than long, almost completely divided medially, bordered posteriorly by 6 postmentals, outer ones much larger than median ones; 6 infralabials to level below center of eye; sublabials greatly enlarged (< four times the size of medial postmental scales), one in contact with infralabials; scales in sublabial row much larger than scales medially adjacent to this row; pointed granular scales present on chin and throat; dewlap large, extending from level below anterior margin of eye onto chest; gorgetals heterogeneously distributed with groups of cluttered scales, those in central portion reduced in size; a nuchal crest and a dorsal ridge present; dorsum of body with keeled, granular scales; 2 medial rows distinctly enlarged, mostly more than twice the size of adjacent body scales; largest dorsal scales about 0.35 x 0.30 mm (length x width); about 52 medial dorsal scales in one head length; about 81 medial dorsal scales between levels of axilla and groin; lateral scales keeled, granular and more or less homogeneous in size, average size 0.12 mm in diameter; ventrals at midbody smooth, flat, almost cycloid, imbricate, about 0.65 x 0.75 mm (length x width); about 42 medial ventral scales in one head length; about 56 medial ventral scales between levels of axilla and groin; 240 scales around midbody; ventral basal caudal scales smooth, all other caudal scales keeled; middorsal caudal scales distinctly enlarged, forming a low crest; lateral caudal scales with whorls of enlarged scales; a pair of greatly enlarged postcloacal scales present, about 1.7 mm wide; no tube-like axillary pocket present; scales on dorsal surface of upper forelimb strongly keeled, mucronate, imbricate; scales on anterior surface of thigh strongly keeled, mucronate, imbricate; digital pads dilated, dilated pad three times the width of non-dilated distal phalanx; distal phalanx narrower than and raised from dilated pad; 32 lamellae under Phalanges II–IV of Toe IV of hind limbs; 9 scales under distal phalanx of Toe IV of hind limbs.

The coloration in life was recorded as follows: dorsum of head Cinnamon Drab (259); lateral side of body Cinnamon Drab (50) with a Pale Emerald Green (141) longitudinal stripe bordered by Mahogany Red (34) lines, and an indistinct dorsolateral Yellowish Olive-Green (118) stripe; dorsal surface of limbs Verona Brown (37) with indistinct Maroon (39) crossbars on hind limbs; edge of eye lid Whitish Lime Green (111); iris Hooker's Green; dewlap Light Flesh Color (250) with weak Sepia (279) streaks; ventral surface of head Smoky White (261) with irregular, weak Sepia (279) streaks; ventral surface of body Light Flesh Color (250).

Coloration after 27 years preservation in 70 % ethanol was recorded as follows: Dorsal ground color Hair Brown (277) with a Fuscous (283) vertebral line; ventral surface of head Smoke Gray (266); ventral surface of body Glaucous (289) with Brownish Olive (276) speckles; ventral surfaces of legs Cinnamon-Drab (50) with Prout's Brown (47) speckles; ventral surfaces of fingers and toes Grayish Horn Color (268); dorsal, lateral and ventral surfaces of tail Raw Umber (280).

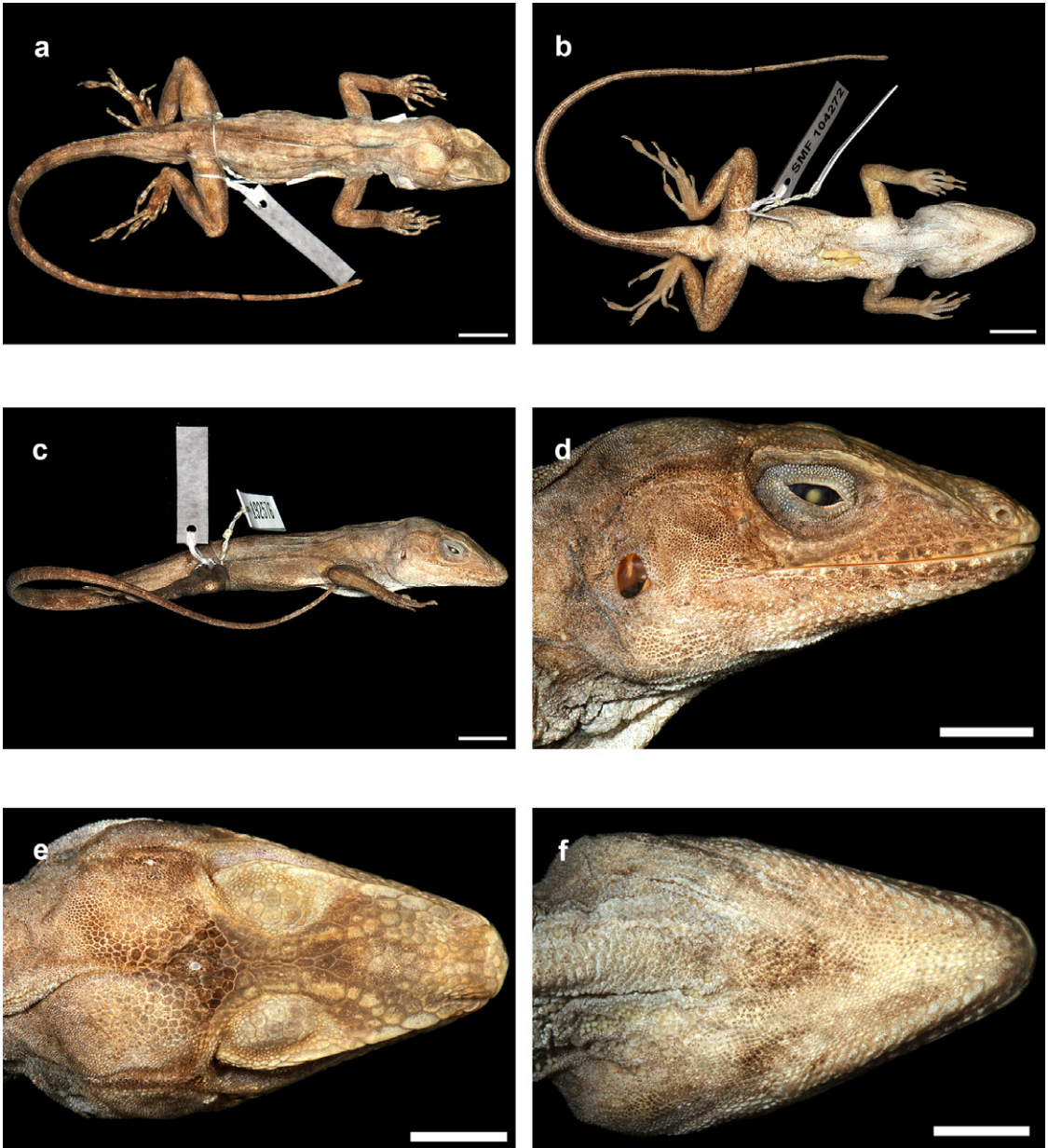


Figure 41. Holotype of *Audantia australis* (SMF 104272): (a) dorsal view; (b) lateral view; (c) ventral view; (d) lateral view of head; (e) dorsal view of head; (f) ventral view of head. Scale bars equal 10.0 mm in (a–c) and 5.0 mm in (d–f), respectively. Photos by Gunther Köhler.

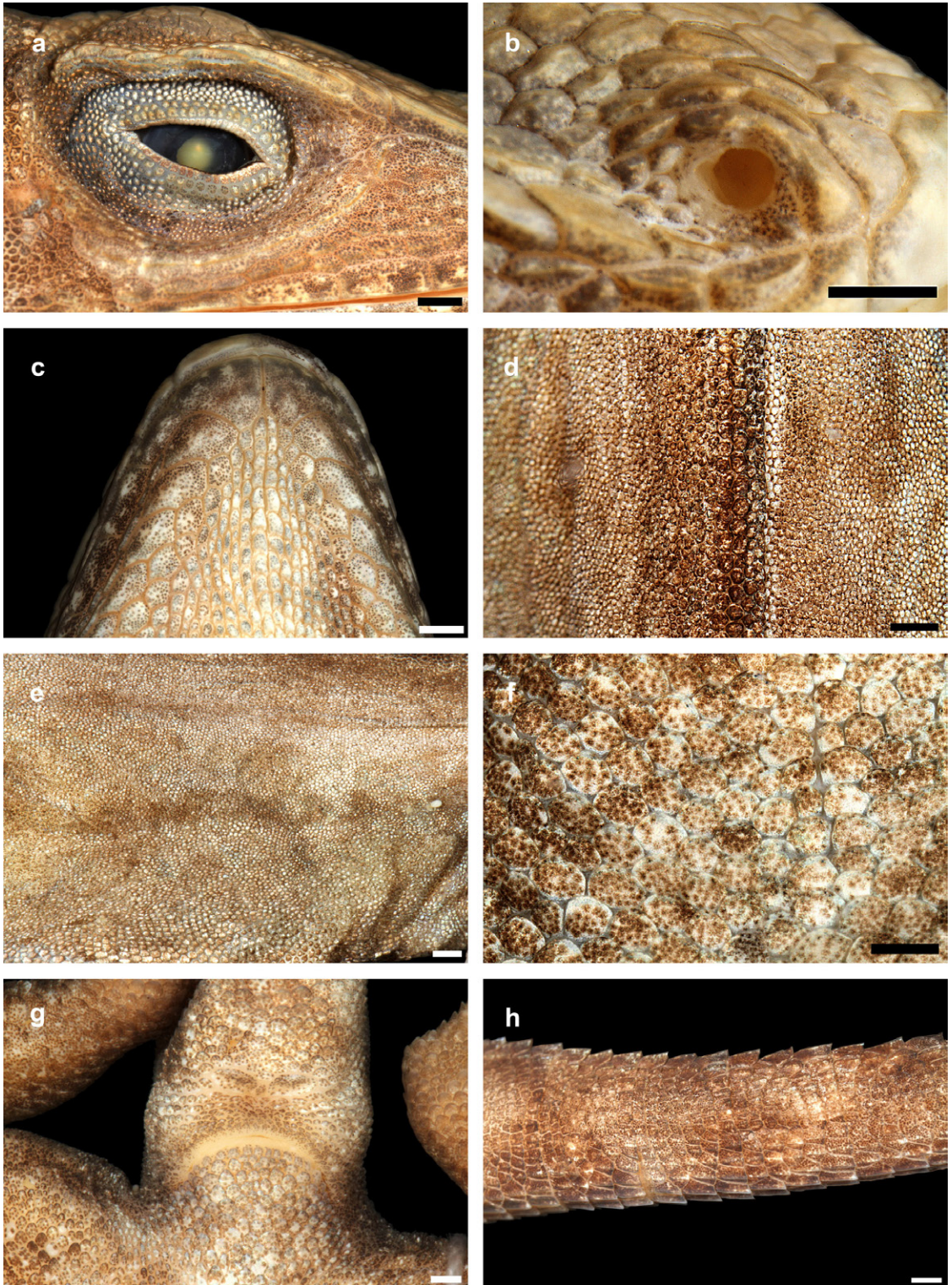


Figure 42. Holotype of *Audantia australis* (SMF 104272): (a) superciliary region; (b) nasal region; (c) chin region; (d) dorsal region; (e) flank region; (f) midventer; (g) cloacal region; (h) lateral view of tail. Scale bars equal 1.0 mm. Photos by Gunther Köhler.

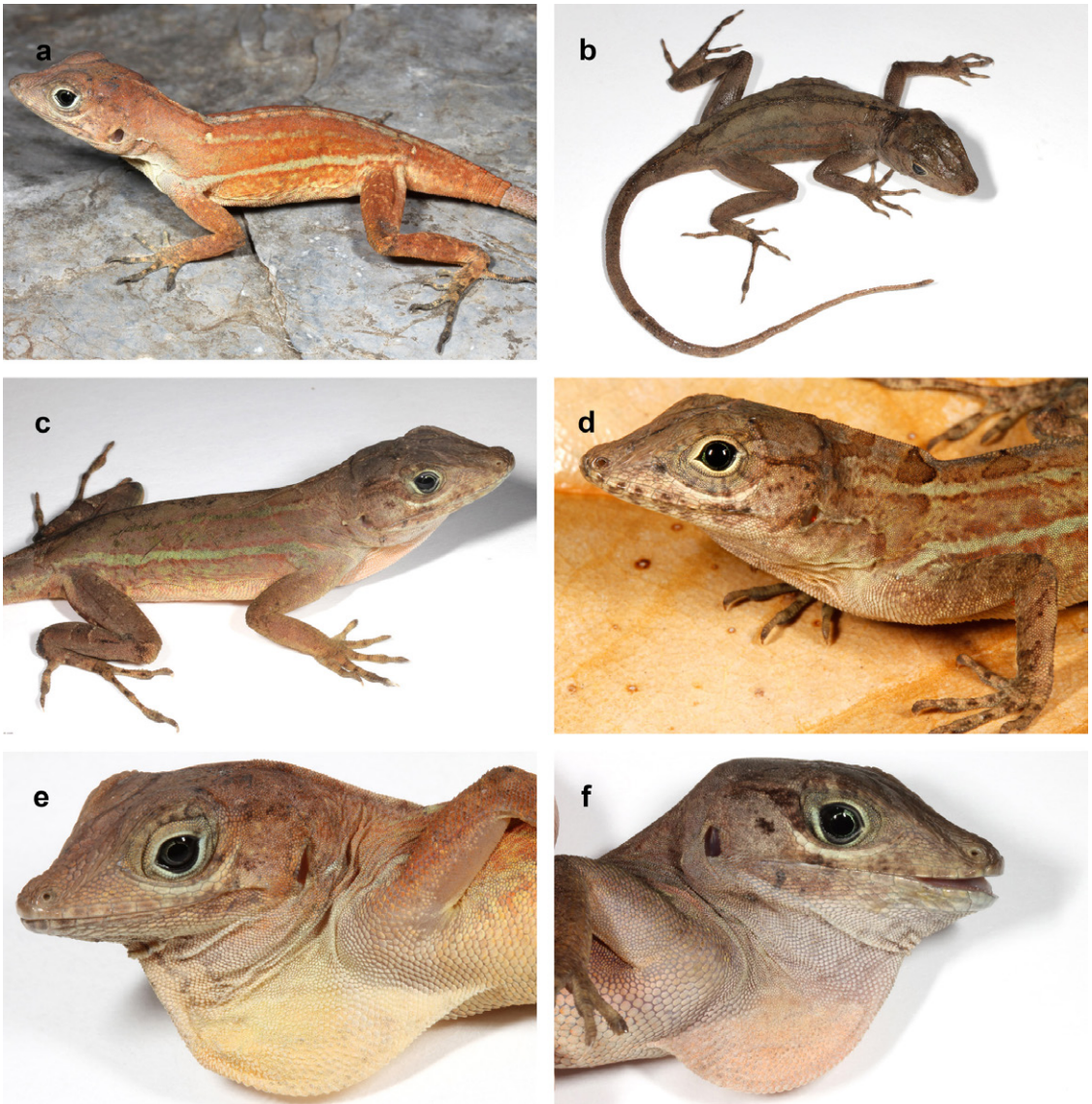


Figure 43. *Audantia australis* in life (all males). (a) SMF 104285; (b) SMF 104287; (c) SMF 104291; (d) SMF 104293; (e) SMF 104285; (f) SMF 104291. Photos by S. Blair Hedges.



Figure 44. Habitat of *Audantia australis*. (a, b) Los Arroyos, Pedernales, Dominican Republic, 1 265 m a.s.l. (31 October 2013); (c, d) road to Pelempito, Pedernales, Dominican Republic, 755 m a.s.l. (27 October 2013). Photos by Gunther Köhler.

Variation. The paratypes agree well with the holotype in general appearance (see also Fig. 43); morphometrics and scalation (see Table II). In most individuals the longest toe of adpressed hind leg reaching to a point between anterior and posterior level of eye, exceptionally to a point between eye and nostril or ear and eye.

Etymology. The species name (*australis*) is an adjective meaning “southern,” referring to the distribution of the species on the southern paleo-island of Hispaniola.

Geographic distribution. As currently known, *Audantia australis* is restricted to the central and eastern portions of the Tiburón Peninsula, Haiti and adjacent areas in the Dominican Republic south of the Sierra de Bahoruco from near sea level to 1630 m a. s. l. (Fig. 18).

Natural history notes. As typical for the species in this genus, *Audantia australis* occurs in a wide array of habitats including secondary forest and within villages (Fig. 44). It was found sleeping at night on leaves of bushes about 1 m above ground.

Conservation. Given its geographic range and capability to live in anthropogenically disturbed habitats, we consider the conservation status of *Audantia australis* to be Least Concern based on the IUCN Red List Categories and Criteria (IUCN, 2012).

***Audantia aridius* sp. nov.**

Desert Stout Anole

ZOOBANK urn:lsid:zoobank.org: act:D83E799C-483C-4A66-8F9E-AC83A9A40743.

Figs. 46–48

Anolis cybotes: Boulenger, 1885 (in part.); Schmidt, 1921 (in part.); Barbour & Loveridge, 1929 (in part.); Barbour, 1930a (in part.); Barbour, 1930b (in part.); Schwartz & Thomas, 1975 (in part.); Schwartz, 1979 (in part.); Wyles & Gorman, 1980 (in part.); Schwartz, 1980 (in part.); Henderson *et al.*, 1984 (in part.); Henderson & Schwartz, 1984 (in part.); Schwartz, 1989 (in part.); Burnell & Hedges, 1990 (in part.); Powell *et al.*, 1996 (in part.); Queiroz *et al.*, 1998 (in part.); Cast *et al.*, 2000; Sifers *et al.*, 2001 (in part.); Poe, 2004 (in part.); Nicholson *et al.*, 2005 (in part.); Henderson & Powell, 2009 (in part.); Boistel *et al.*, 2011 (in part.); Kolbe *et al.*, 2011 (in part.); Poe, 2013 (in part.); Wollenberg *et al.*, 2013 (in part.); Köhler, 2014 (in part.); Muñoz *et al.*, 2014a (in part.); Muñoz *et al.*, 2014b (in part.); Klaczko *et al.*, 2015 (in part.); Conover *et al.*, 2015 (in part.); Giovannotti *et al.*, 2017 (in part.); Poe *et al.*, 2017 (in part.); Boronow *et al.*, 2018 (in part.); Kahrl *et al.*, 2018 (in part.).

Anolis cybotes cybotes: Cochran, 1934 (in part.); Barbour, 1935 (in part.); Barbour, 1937 (in part.); Mertens, 1938 (in part.); Mertens, 1939 (in part.); Cochran, 1941 (in part.); Schwartz & Thomas, 1975 (in part.); MacLean *et al.*, 1977 (in part.); Schwartz & Henderson, 1991 (in part.); Fobes *et al.*, 1993 (in part.); Powell & Henderson, 2012 (in part.).

Audantia cybotes: Nicholson *et al.*, 2014 (in part.); Nicholson *et al.*, 2012 (in part.); Nicholson *et al.*, 2018 (in part.).

Ctenonotus cybotes: Savage & Guyer, 1989 (in part.)

Holotype. SMF 97896, an adult male from near Cortico (18.11163, -71.22293), 1340 m, Province Barahona, Dominican Republic; collected 31 October 2013 by Gunther Köhler. Field tag number GK-4823.

Paratypes. All from Barahona Province, Dominican Republic: SMF 97895, Barahona, Hotel Costa Larimar (18.199622; -71.086953), 10 m, collected 29 October 2013 by Gunther Köhler; SMF 97892–94, Los Lirios (18.11345; -71.2617), 1110 m, collected 29 October 2013 by Gunther Köhler; MNHNSD 23.3620, near Polo (18.1135; -71.26964), 855 m, collected 31 October 2013 by Gunther Köhler; SMF 104162-63, 2.9 miles NW La Ciénaga (18.07022; -71.12332), 355 m, collected 30 July 1999 by locals; USNM 329093 11.3 km S Barahona (measured from Hotel Caribe) (18.1172; -71.0717), 20 m, collected 20 August 1984 by S. Blair Hedges and Richard Thomas; USNM 329090-92, 20.8 km S Cabral (18.0964; -71.2819), 975 m, collected 19 August 1984 by S. Blair Hedges and Richard Thomas; USNM 329089, ca. 6–7 km NW Paraíso (18.0274; -71.1920), 180 m, collected 13 August 1983 by S. Blair Hedges. All paratypes are adult males except MNHNSD 23.3620 and USNM 329090 which are adult females, and USNM 329089 and 329093 in which the sex was not determined.

Diagnosis. A species of the genus *Audantia* (our Species 4 “*aridius*”) that differs from all congeners by the combination of having (1) smooth ventral scales; (2) male dewlap dirty white with yellowish or orange suffusions, and with homogeneously distributed gorgetal scales, reduced in size in central portion of dewlap; (3) no dark gular streaks in males; (4) no patch of enlarged scales in nuchal region; (5) a double row of greatly enlarged, at least three times the size of adjacent scales, non-mucronate vertebral scales; (6) usually two to three sublabial scale in contact with infralabials; (7) 186–234 scales around midbody in males; and (8) keeled scales on dorsal surfaces of upper forelimb and anterior surface of thigh.

Audantia aridius differs from *A. armouri* by having one or two well-defined pale longitudinal lateral stripes, usually edged with orange or olive-green (vs. such stripes absent); by having widely spaced gorgetals (vs. moderately spaced gorgetals); by having a double row of greatly enlarged vertebral scales, at least three times the size of adjacent scales (vs. those scales only weakly enlarged, usually less than twice the size of adjacent scales); and by having 184–234 scales around midbody in males (vs. 118–172).

Audantia aridius differs from *A. breslini* and *A. shrevei* by having smooth ventral scales (vs. usually keeled); by having dark gular streaks (usually absent); by having one or two well-defined pale longitudinal lateral stripes, usually edged with orange or olive-green (vs. such stripes absent); and by having a double row of greatly enlarged vertebral scales, at least three times the size of adjacent scales (vs. those scales only weakly enlarged, usually less than twice the size of adjacent scales). *Audantia aridius* differs further from *A. shrevei* by lacking a patch of greatly enlarged scales in nuchal region (vs. such a patch present). *Audantia aridius* differs from *A. cybotes* by having smooth ventral scales (vs. keeled, some individuals of *A. cybotes* with smooth ventrals); by lacking dark gular streaks on male dewlap (vs. those present); by having yellowish or orange suffusions (vs. absent); by having widely spaced gorgetals and scales reduced in size in central portion of dewlap (vs. all scales narrowly spaced and large on posterior half of dewlap); and by having non-mucronate vertebral scales (vs. mucronate). *Audantia aridius* differs from *A. doris* and *A. hispaniolae* by having homogeneously distributed gorgetals (vs. heterogeneously distributed with groups of cluttered scales). *Audantia aridius* differs further from *A. doris* by having one or two well-defined pale longitudinal lateral stripes, usually edged with orange or olive-green (vs. such stripes absent); by having yellowish or orange suffusions on male dewlap (vs. no suffusions, but with an orange blotch in center of dewlap); by having 186–234 scales around midbody in males (vs. 166–184); and by having non-mucronate vertebral scales (vs. mucronate). *Audantia aridius* differs further from *A. hispaniolae* by lacking dark gular streaks (vs. present). *Audantia aridius* differs from *A. marcanoi* and *A. strahmi* by having a dirty white male dewlap with yellowish or orange suffusions (vs. rose-red at the edge, more orangish anteriorly and posteriorly, but purplish or even bluish toward the center in *A. marcanoi*, and orange with paler center in *A. strahmi*). *Audantia aridius* differs further from *A. marcanoi* by having a well-defined double row of enlarged vertebral scales (vs. vertebral scales gradually enlarged, not forming a regular double row). *Audantia aridius* differs from *A. longitibialis* by having a male dewlap with homogeneously distributed gorgetal scales, that are smaller in central region of dewlap (vs. heterogeneously distributed with groups of cluttered scales, all gorgetals small); and by having yellowish or orange suffusions (vs. absent). *Audantia aridius* differs from *A. ravifaux* by having keeled scales on dorsal surface of upper forelimb and anterior surface of thigh (vs. smooth); by having homogeneously distributed gorgetals (vs. heterogeneously distributed with groups of cluttered scales); by having a double row of greatly enlarged vertebral scales, at least three times the size of adjacent scales (vs. those scales only weakly enlarged, usually less than twice the size of adjacent scales); and by having one or two well-defined pale longitudinal lateral stripes, usually edged with orange or olive-green (vs. such stripes absent). *Audantia aridius* differs from *A. saxatilis* by having smooth ventral scales (vs. keeled); by having yellowish or orange suffusions (vs. absent); and by having a male dewlap with gorgetal scales, that are smaller in central region of dewlap (vs. all gorgetals small). *Audantia aridius* differs from *A. australis* and *A. higuey* by having widely spaced gorgetals, so more skin is more uncovered than covered by gorgetals (vs. upper portion of dewlap mostly covered by gorgetals with little free skin). *Audantia aridius* differs further from *A. australis* by lacking dark gular streaks (vs. present); and by having a double row of greatly enlarged, at least three times the size of adjacent scales, vertebral scales (vs. weakly enlarged, usually less than twice the size of adjacent scales). For differences between *A. aridius* and the species described below, see the respective accounts of the new species.

Description of the holotype. Adult male (Figs. 46–47), as indicated by everted hemipenes, well-developed dewlap, and presence of a pair of greatly enlarged postcloacal scales; SVL 70.0 mm; tail length 78.0 mm (incomplete); tail distinctly compressed in cross section, tail height 4.5 mm and width 3.3 mm; axilla to groin distance 24.3 mm; head length 21.8 mm, head length/SVL ratio 0.31; snout length 9.2 mm; head width 12.6 mm; longest toe of adpressed hind limb reaching to a point between eye and nostril; shank length 22.2 mm, shank length/head length ratio 1.02; longest finger of extended forelimb reaching to a point 1.0 mm in front of tip of snout; longest finger of adpressed forelimb reaching to a point 6.6 mm past level of anterior insertion of hind limbs. Dorsal head scales smooth or rugose, except weakly keeled supraoculars; 6 postrostrals; 6 scales between nasals; 1 elongate prenasal scale on each side, fused with circumnasal and in contact with both rostral and first supralabial; circumnasal separated from first supralabial by one scale; scales in deep prefrontal depression smooth or rugose; supraorbital semicircles well-developed, broadly in contact medially; supraorbital disc composed of 4 to 5 moderately enlarged, keeled scales arranged in three rows; circumorbital row incomplete, therefore, some enlarged supraorbital scales in contact with supraorbital semicircles; a very large elongated superciliary, followed posteriorly by a much smaller, overlapping one and by six small, keeled scales; three rows of small keeled scales extending between enlarged supraorbitals and large superciliary; a deep parietal depression present; interparietal scale well-developed, 2.1 x 1.3 mm (length x width), T-shaped, surrounded by scales of moderate size; 2 scales present between interparietal and supraorbital semicircles; canthal ridge distinct, composed of 3 large and 3 small anterior canthal scales; 8 scales present between second canthals; 8 scales present between posterior canthals; 34 (right)–32 (left) mostly keeled loreal scales in a maximum of 6 horizontal rows; 7 to 8 keeled subocular scales arranged in a single row; 7 supralabials to level below center of eye; suboculars separated from supralabials by a complete scale row; ear opening 1.6 x 2.2 mm (length x height); mental distinctly wider than long, almost completely divided medially, bordered posteriorly by 6 postmentals, outer ones much larger than median ones; 6 (right)–7 (left) infralabials to level below center of eye; sublabials greatly enlarged (< four times the size of medial postmental scales), two in contact with infralabials; scales in sublabial row much larger than scales medially adjacent to this row; pointed granular scales present on chin and throat; dewlap large, extending from level below anterior margin of eye onto chest; dewlap more or less homogeneously covered with moderate-sized, widely spaced gorgetal scales, those in central portion reduced in size; a nuchal crest and a dorsal ridge present; dorsum of body with keeled, granular scales; 2 medial rows distinctly enlarged, more than twice the size of adjacent body scales; largest dorsal scales about 0.60 x 0.50 mm (length x width); about 48 medial dorsal scales in one head length; about 62 medial dorsal scales between levels of axilla and groin; lateral scales keeled, granular and more or less homogeneous in size, average size 0.18 mm in diameter; ventrals at midbody smooth, flat, almost cycloid, imbricate, about 0.70 x 0.70 mm (length x width); about 38 medial ventral scales in one head length; about 50 medial ventral scales between levels of axilla and groin; 220 scales around midbody; all caudal scales keeled; middorsal caudal scales distinctly enlarged, forming a low crest; lateral caudal scales with whorls of enlarged scales; a pair of greatly enlarged postcloacal scales present, about 2.0 mm wide; no tube-like axillary pocket present; scales on dorsal surface of upper forelimb strongly keeled, mucronate, imbricate; scales on anterior surface of thigh strongly keeled, mucronate, imbricate; digital pads dilated, dilated pad twice the width of non-dilated distal phalanx; distal phalanx narrower than and raised from dilated pad; 28 lamellae under Phalanges II–IV of Toe IV of hind limbs; 10 (right; missing distal phalanx left) scales under distal phalanx of Toe IV of hind limbs.

Coloration after 5 years preservation in 70 % ethanol was recorded as follows: Dorsal ground color Glauous (272) with Hair Brown (277) chevrons; ventral surface of head Pale Greenish White (97); dewlap Cream White (52) with Light Neutral Gray (297) stipples; ventral surface of body Paris White (139); ventral surfaces of legs Light Buff (2) with Beige (254) stipples; ventral surfaces of fingers and toes Glauous (289) with Hair Brown (277) tips; surfaces of tail Pale Buff (1) ventrally and Pale Neutral (296) dorsally.

Variation. The paratypes agree well with the holotype in general appearance; morphometrics and scalation (Table II). In most individuals the longest toe of adpressed hind leg reaching to a level of anterior margin of eye, exceptionally to a point between eye and nostril.

The coloration in life of an adult male (SMF 97894) was recorded as follows: lateral side of body Cinnamon Drab (259) with Vinaceous (247) suffusions edging an Olive Horn Color (16) longitudinal stripe; dorsal surface of limbs Verona Brown (37) with indistinct Mars Brown (25) cross bars; edge of eye lid Cream Color (12); iris Dark Brownish Olive (127); dewlap Smoky White (261) with Light Buff (2) suffusions; ventral surface of head Smoky White (261); ventral surface of body Pale Buff (1).

The completely everted hemipenis (SMF 97896; Fig. 48) is a medium-sized, slightly bilobate organ; sulcus spermaticus bordered by well-developed sulcal lips and opening into a single large apical field void of ornamentation; an asulcate ridge present; apex strongly calyculate, truncus with transverse folds. The everted hemipenis of two other specimens (SMF 97892–93) agree well with this description

Etymology. The species name (*aridius*) is a noun in apposition derived from the Latin adjective *aridus* (“dry”), in allusion to the arid habitats where this species occurs.

Geographic distribution. As currently known, *Audantia aridius* is restricted to the eastern portion of the Barahona Peninsula, Dominican Republic, from near sea level to 1340 m a. s. l. (Fig. 18).

Natural history notes. The habitat near the type locality of *Audantia aridius* is disturbed broadleaf forest (Fig. 49). We observed and collected this species mostly perched on rocks and low vegetation during daytime.

Also, it was commonly found on and under rocks, or on tree trunks low to the ground, during the day. At night these lizards can be found sleeping on branches and on the upper surface of leaves as it is typical for most anoles.

Conservation. Given its geographic range and capability to live in anthropogenically disturbed habitats, we consider the conservation status of *Audantia aridius* to be Least Concern based on the IUCN Red List Categories and Criteria (IUCN, 2012).

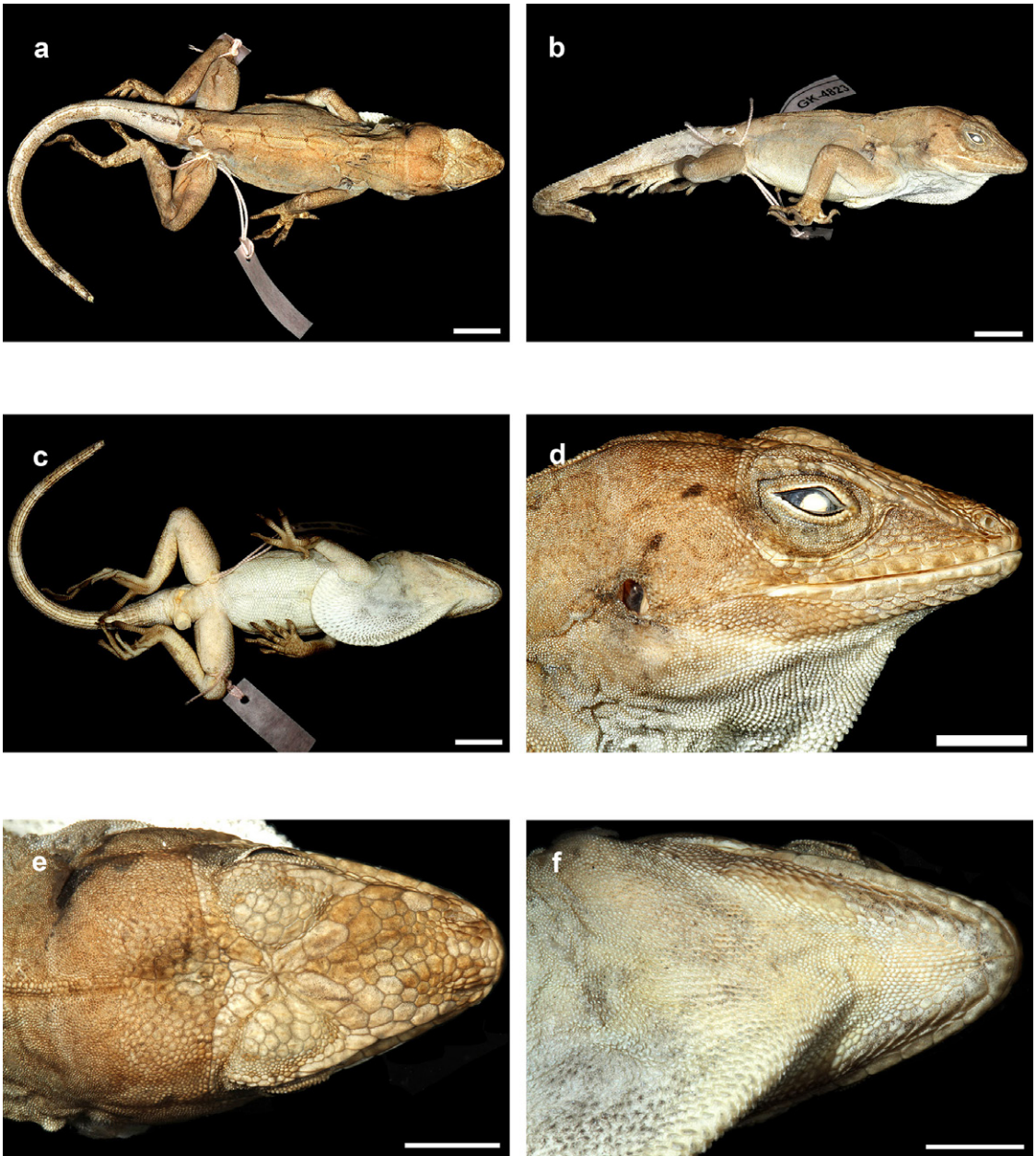


Figure 45. Holotype of *Audantia aridius* (SMF 97896): (a) dorsal view; (b) lateral view; (c) ventral view; (d) lateral view of head; (e) dorsal view of head; (f) ventral view of head. Scale bars equal 10.0 mm in (a–c) and 5.0 mm in (d–f), respectively. Photos by Gunther Köhler.

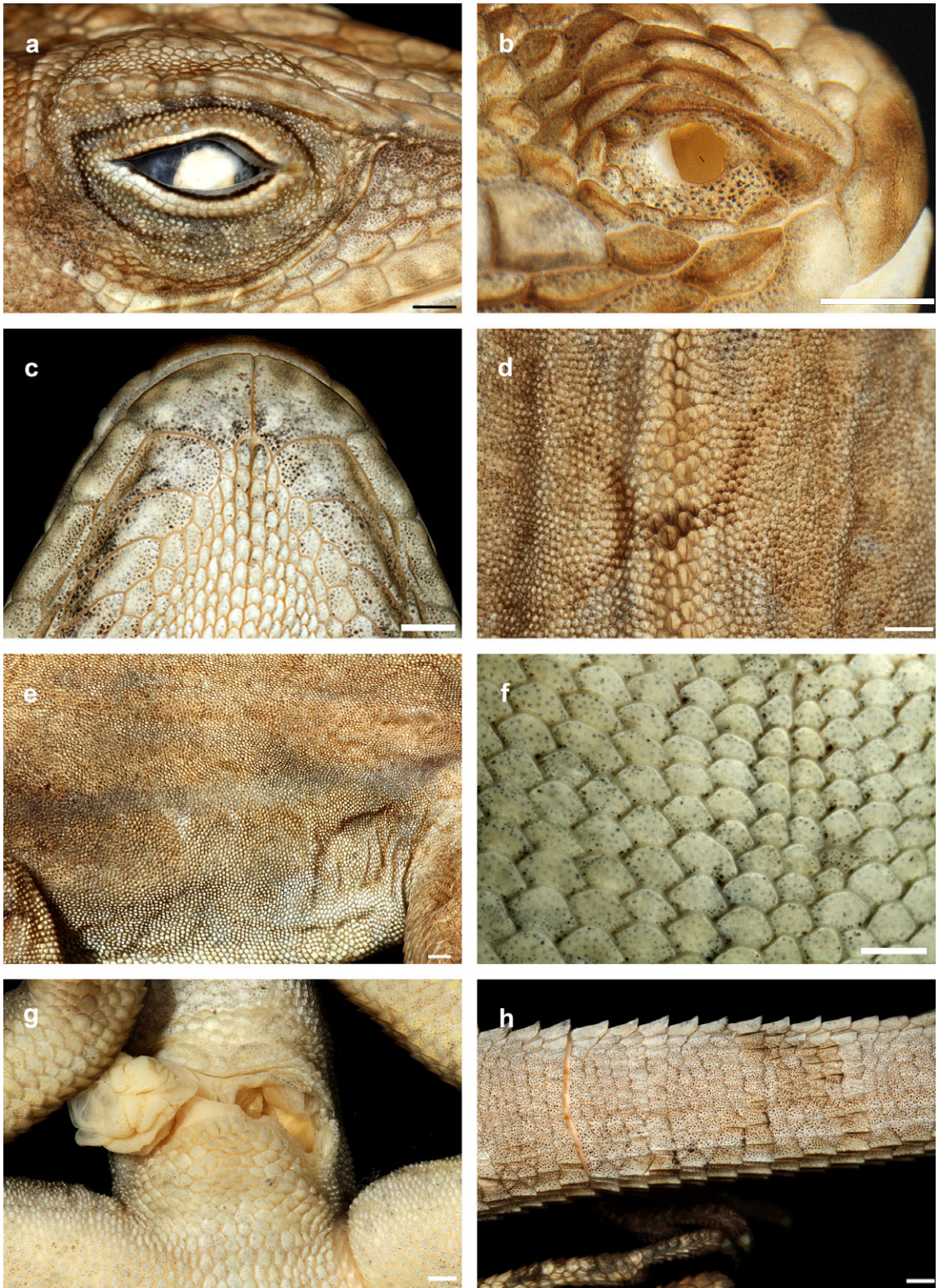


Figure 46. Holotype of *Audantia aridius* (SMF 97896): (a) superciliary region; (b) nasal region; (c) chin region; (d) dorsal region; (e) flank region; (f) midventer; (g) cloacal region; (h) lateral view of tail. Scale bars equal 1.0 mm. Photos by Gunther Köhler.

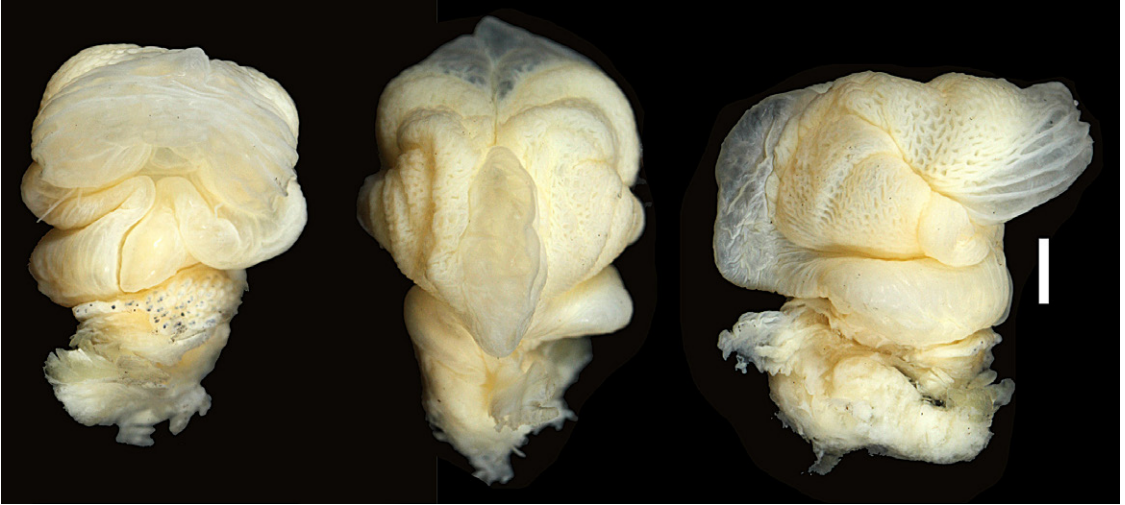


Figure 47. Hemipenis of *Audantia aridius* (SMF 97896). Scale bar equals 1.0 mm. Photos by Gunther Köhler.

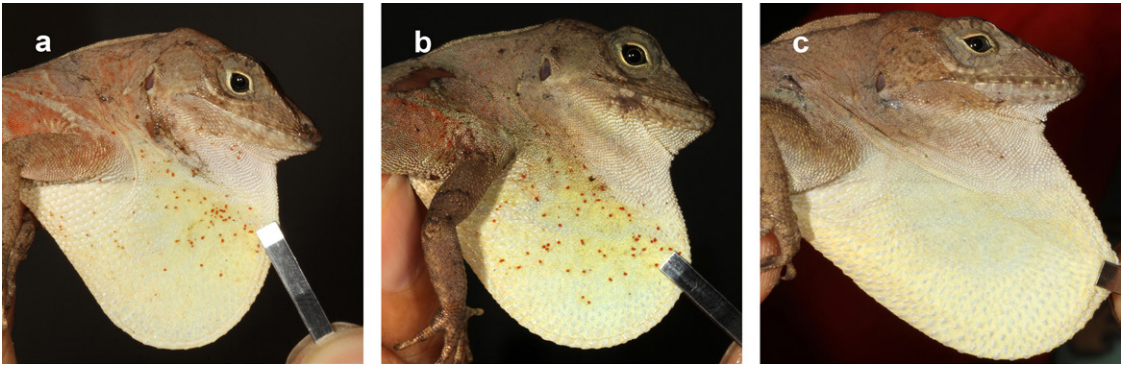


Figure 48. Dewlaps of adult males of *Audantia aridius* in life. (a) SMF 97894; (b) SMF 97893; (c) SMF 97896. Photos by Gunther Köhler.



Figure 49. Habitat of *Audantia aridius* near Cortico, Laguna, Barahona, Dominican Republic, 1340 m a.s.l. (31 October 2013). Photo by Gunther Köhler.

Table IV. Overview of the taxonomic revision of the genus *Audantia*

Original name	Old taxonomy	New taxonomy
<i>Anolis whitemani breslini</i> Schwartz, 1980	<i>Anolis breslini</i>	<i>Audantia breslini</i>
<i>Anolis citrinellus</i> Cope, 1864	<i>Anolis cybotes</i>	<i>Audantia distichus</i>
<i>Anolis cybotes</i> Cope, 1862	<i>Anolis cybotes</i>	<i>Audantia cybotes</i>
<i>Anolis cybotes ravifaux</i> Schwartz & Henderson, 1982	<i>Anolis cybotes ravifaux</i>	<i>Audantia ravifaux</i>
<i>Anolis cybotes saxatilis</i> Mertens, 1938	<i>Anolis cybotes</i>	<i>Audantia saxatilis</i>
<i>Anolis doris</i> Barbour, 1925	<i>Anolis cybotes doris</i>	<i>Audantia doris</i>
<i>Anolis heatianus</i> Garman, 1887	<i>Anolis heatianus</i>	<i>Audantia cybotes</i>
<i>Anolis longitibialis</i> Noble, 1923	<i>Anolis longitibialis</i>	<i>Audantia longitibialis</i>
<i>Anolis marcanoi</i> Williams, 1975	<i>Anolis marcanoi</i>	<i>Audantia marcanoi</i>
<i>Anolis riisei</i> Reinhardt & Lütken, 1862	<i>Anolis cybotes</i>	<i>Audantia cybotes</i>
<i>Anolis strahmi</i> Schwartz, 1979	<i>Anolis strahmi</i>	<i>Audantia strahmi</i>
<i>Anolis whitemani</i> Williams, 1963	<i>Anolis whitemani</i>	<i>Audantia saxatilis</i>
<i>Audantia armouri</i> Cochran, 1934	<i>Anolis armouri</i>	<i>Audantia armouri</i>
<i>Audantia shrevei</i> Cochran, 1939	<i>Anolis shrevei</i>	<i>Audantia shrevei</i>
<i>Audantia aridius</i> in this study	<i>Anolis cybotes</i> in part.	<i>Audantia aridius</i>
<i>Audantia australis</i> in this study	<i>Anolis cybotes</i> in part.	<i>Audantia australis</i>
<i>Audantia higuey</i> in this study	<i>Anolis cybotes</i> in part.	<i>Audantia higuey</i>
<i>Audantia hispaniolae</i> in this study	<i>Anolis cybotes</i> in part.	<i>Audantia hispaniolae</i>

KEY TO THE SPECIES OF THE GENUS AUDANTIA

- 1a. Ventral scales keeled..... 2
- 1b. Ventral scales smooth.....5
- 2a. Several rows of scales in nuchal region much enlarged, same size or larger than those in vertebral double row..... *Audantia shrevei*
- 2b. Only two rows of scales in nuchal region slightly enlarged, larger than adjacent scales..... 3
- 3a. All gorgetals on posterior portion of male dewlap large, only slightly reduced towards base, all narrowly spaced..... *Audantia cybotes* (in part)
- 3b. All gorgetals on male dewlap small and widely spaced..... 4
- 4a. Neck and dorsum with clearly defined blackish, very dark gray, or dark brown crossbands; SVL in males to 67 mm, in females to 54 mm.....*Audantia saxatilis*

- 4b. Dorsal crossbands blurred to absent, never clearly delineated, usually no dark band on neck; SVL in males to 60 mm, in females to 45 mm.....*Audantia breslini*
- 5a. Male dewlap red or orange in life.....6
- 5b. Male dewlap white or pale gray in life, with or without suffusions of yellow, green, or orange.....7
- 6a. A double row of distinctly and abruptly enlarged vertebral scales..... *Audantia strahmi*
- 6b. Scales in vertebral area gradually and slightly enlarged, not forming a distinct double row.....*Audantia marcanoii*
- 7a. Habitus very stout; usually <170 scales around midbody; restricted to the highlands of the Sierra de Bahoruco, Dominican Republic, and Massif de La Selle, Haiti.....*Audantia armouri*
- 7b. Habitus not particularly stout; usually >170 scales around midbody; distributed in the lowlands of Hispaniola..... 8
- 8a. Scales on anterior surface of thigh greatly enlarged and smooth.....*Audantia ravifaux*
- 8b. Scales on anterior surface of thigh only slightly enlarged and usually keeled..... 9
- 9a. All gorgetals on posterior portion of male dewlap large, only slightly reduced towards base, all narrowly spaced..... *Audantia cybotes* (in part)
- 9b. Gorgetals in central portion of male dewlap much reduced in size and widely spaced, or all gorgetals small and widely spaced.....10
- 10a. Gorgetals on male dewlap heterogeneously distributed with groups of cluttered scales..... 11
- 10b. Gorgetals on male dewlap more or less homogeneously distributed.....12
- 11a. Gorgetals on male dewlap in central portion of male dewlap much reduced in size; dark streaks present on anterior base of male dewlap.....*Audantia hispaniolae*
- 11b. All gorgetals on male dewlap small and widely spaced; no dark streaks on anterior base of male dewlap.....*Audantia longitibialis*
- 12a. Male dewlap with a central orange blotch in life; usually <185 scales around midbody; restricted to Île de la Gonâve, Haiti.....*Audantia doris*
- 12b. Male dewlap without a central orange blotch in life; usually >185 scales around midbody; distributed on the main island of Hispaniola.....13
- 13a. Usually one enlarged sublabial scale in contact with infralabials; dark streaks present on anterior base of male dewlap; scales in vertebral double row weakly enlarged, about twice the size of adjacent scales.....*Audantia australis*

- 13b. Usually two or three enlarged sublabial scales in contact with infralabials; no dark streaks on anterior base of male dewlap; scales in vertebral double row greatly enlarged, more than twice the size of adjacent scales.....14
- 14a. 214–270 scales around midbody in males; all gorgetals widely spaced, more skin uncovered than covered by scales; hemipenis with an asulcate ridge.....*Audantia aridius*
- 14b. 166–212 scales around midbody in males; upper portion of male dewlap mostly covered by gorgetals with little free skin; hemipenis with an asulcate finger-like processus.....*Audantia higuey*

DISCUSSION

This study shows more diversity among the anoles of the genus *Audantia* of Hispaniola than reflected in the current literature. In this study, we recognize 14 species—four of which we describe as new species—and it is likely that more, undescribed, species are present. Table IV summarizes the taxonomic changes as a result of this study. Our phylogenetic tree (Fig. 1) shows that there is considerable genetic divergence among geographically isolated populations, indicating a lack of or reduced gene flow. Some of the species we recognize (e.g., *A. aridius*, *A. armouri*, *A. australis*, *A. higuey*, and *A. ravifaux*) exhibit considerable genetic structure, to a point that most of these subclades qualify as candidate species *sensu* Vieites *et al.* (2009). To test whether these 19 candidate species could be differentiated in external morphology, we scored the available specimens for a set of 39 characters of scalation and morphometrics. However, no prominent differentiation in morphology could be uncovered within the larger clades that we recognize as species level units, and therefore we tentatively consider the respective genetic subclades to be conspecific. More field and lab studies are needed in order to test the hypothesis that these diverging allopatric populations indeed are conspecific. Species delimitation methods using molecular data often generate a large number of putative (undescribed) species. However, many of the putative species so delimited are simply isolated populations that do not represent biological species (Sukumaran & Knowles, 2017). For this reason, and because our study includes a more comprehensive (systematic) delimitation of species, considering molecular, morphological, and geographic information, we did not use molecular (only) delimitation methods.

At first glance, many of the species of the genus *Audantia* are not easy to differentiate and depict a high degree of visual resemblance, mostly being morphologically conservative to a point that they can be called cryptic species. Glor *et al.* (2003:2393) had called this phenomenon in this group of lizards “Morphological evolutionary stasis”. Nonetheless, a detailed morphological analysis allows uncovering distinct although subtle morphological differences among the species of *Audantia*, the differentiating characters varying between species pairs.

The clade with specimens from the extreme western portion of the Tiburón Peninsula, Haiti, is assigned to *Audantia cybotes* *sensu stricto*, since the type locality of *A. cybotes* is “Western Hayti; from near Jeremie”. The specimens from the sister-clade could not only be differentiated by the genetic divergence shown in the phylogenetic tree, but also by morphology: For instance, specimens of *A. cybotes* from the western portion of the Tiburón Peninsula have keeled ventral scales, a double row of greatly enlarged mucronate vertebral scales and a male dewlap with no suffusions whereas the specimens from the central and eastern Tiburón Peninsula have smooth ventrals, only weakly enlarged non-mucronate vertebrae and a male dewlap with yellowish or orange suffusions. Therefore, the latter populations is recognized

as a distinct species, *A. australis*. The two species are sympatric at two locations, Morne Grand Bois and Morne Bois Pangnol, where they may be hybridizing (see below). In the case of *A. higuey* and *A. hispaniolae*, the DFAs (Figs. 4-5) show no overlapping polygons, indicating a high degree of differentiation in the morphological characters that were compared. *Audantia hispaniolae* and *A. higuey* are widely sympatric across the eastern portion of the Dominican Republic. Some of the recognized species are more readily differentiated in morphology, such as *A. ravifaux* (e.g., having smooth enlarged scales on anterior surface of thigh).

We examined all extant primary types of all nominal taxa previously recognized as synonyms of *Anolis cybotes* Cope, 1863. As mentioned in the introduction, the type material of *Audantia heatianus* is in poor condition. Nevertheless, these three specimens mostly resemble *A. cybotes* and given its type locality “Tiburón, Hayti” (Garman, 1887), *A. heatianus* is assigned to the synonymy of *A. cybotes*. Our genetic and morphological data support the recognition of *ravifaux* and *doris* as distinct species and therefore these two former subspecies of *A. cybotes* were elevated to species level. Barbour (1914) recognized *A. citrinellus* as a valid “beautiful little species, confined to Haiti,” citing MCZ 1326 as a representative of this species. The online database of MCZ indicates that this specimen (from “Port au Prince, Hayti”) was reidentified as “*Anolis cristatellus cristatellus*”. In his list of the anoles “known to occur on the Neotropical islands” Barbour (1930b) states that the “type in Brit. Mus. ... is a young *A. cybotes*”. The nominal species *A. citrinellus* has remained in the synonymy of *A. cybotes* ever since (e.g., Cochran, 1934; Schwartz, 1989). However, the examination of the holotype of *A. citrinellus* clearly revealed that in external morphology it has the characteristics of *Ctenonotus distichus* rather than of any species of the genus *Audantia*.

Most of the species treated in this work are distributed across the lowlands and but some reach the mid elevations of the Hispaniolan mountains. In contrast, *A. armouri* and *A. shrevei* occur primarily in the highlands above 1650 masl. They both “occupy high-altitude pine forests in the Sierra de Bahoruco and Cordillera Central, respectively” (Schwartz & Henderson, 1991). Specimens assigned to *A. shrevei* are easily identified by having a patch of enlarged nuchal scales (Cochran, 1939), a morphological characteristic not found in the other species. Also supported by our genetic data, both nominal taxa are therefore confirmed as distinct species. Furthermore, our genetic data support the recognition of the nominal taxa *A. breslini*, *A. longitibialis*, *A. marcanoi*, *A. strahmi*, and *A. saxatilis* as distinct species.

Some aspects of the evolutionary history of the genus *Audantia* are revealed by the relationships (Fig. 1), distribution (Fig. 18), and habitat preferences of the species. Six of the 14 species are endemic to the North Island: *A. breslini*, *A. higuey*, *A. marcanoi*, *A. ravifaux*, *A. saxatilis*, and *A. shrevei*. We would add a seventh species, *A. hispaniolae*, to that list because of its broad distribution across the North Island, even though it encroaches the South Island in a portion of the Massif de la Selle. It also occurs on Gonave, an island that is intermediate between the North and South islands of Hispaniola and has received faunal elements from both areas (Schwartz, 1978). Six species are endemic to the South Island: *A. aridius*, *A. armouri*, *A. australis*, *A. cybotes*, *A. longitibialis*, and *A. strahmi*. *Audantia doris* is endemic to Gonave. The North Island is older (late Eocene), in terms of the earliest exposed land (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999), than the South Island (late Miocene, ~10 mya), and the most basal branching species (*A. marcanoi*) occurs on the North Island. During the evolution of the genus, there were three invasions of the South Island: (1) The *longitibialis* species group (*A. longitibialis* and *A. strahmi*), the cybotes species group (*A. aridius*, *A. australis*, and *A. cybotes*), and *A. armouri*. Although we did not construct a timetree, it can be inferred that the crown ages (basal node times) of the two endemic South Island clades of multiple species (*cybotes* and *longitibialis* species groups) are younger than 10 mya. This infers a Miocene/

Pliocene evolution of the genus, in contrast to a previous estimate (Nicholson *et al.*, 2012) of an early Eocene (54 mya) crown age, and also younger than estimates in Poe *et al.*, (2017). In terms of habitat preferences, there is a trend in that the earliest-diverging species (*A. aridius*, *A. breslini*, *A. longitibialis*, *A. marcanoi*, *A. saxatilis*, *A. strahmi*) are xerophilic and the later-diverging species are mesophilic. This trend could be explained by global climate change during the evolution of *Audantia*, starting with late Miocene cooling (and drying) followed by Pliocene warming.

Although hybridization among anoles is rather rare (Losos, 2009), it is a possibility in areas where closely related species are sympatric (and possibly syntopic). For the species of *Audantia*, this phenomenon of hybridization is most likely for the species pairs *A. australis* / *A. cybotes*, *A. doris* / *A. hispaniolae*, *A. higuey* / *A. hispaniolae*, and *A. higuey* / *A. ravifaux*. Through alterations of distribution of the respective species and/or anthropogenic habitat changes (e.g., habitat fragmentation, land use change, and displacement of species), (Allendorf *et al.*, 2001) but also abiotic (e.g., climatic) effects, secondary contact zones and areas of sympatry may occur. In those areas of contact, hybridization can occur (Harrison, 1993). In the case of *A. australis* / *A. cybotes* overlapping polygons in the DFAs indicate specimens with intermediate characters in this group (Figs. 6–7). Also, the genetically assigned *A. cybotes* occurring sympatrically with *A. australis* have smooth ventrals (like *A. australis*), whereas the allopatric *A. cybotes* have strongly keeled ventral scales. These observations possibly indicate genetic introgression, which could be studied in the future with methods that sample nuclear genes. The hypothesis of hybridization between the other named species could not be supported by the evaluated data. Further research is needed to confirm hybridization in some of these species pairs. The large amount of deforestation in Hispaniola, and especially in Haiti (Hedges *et al.*, 2018), has greatly disrupted habitats and might provide an explanation for hybridization, if it exists.

Finally, since we have taken the liberty to suggest common names for the seven species of *Audantia* treated in detail in this work, we would also like to point out common names for the remaining species of this genus, already coined (Hedges *et al.*, 2019): *Audantia armouri* (Black-throated Stout Anole), *A. breslini* (Northwestern Stout Anole; modified), *A. longitibialis* (Barahona Stout Anole), *A. marcanoi* (Red-fanned Stout Anole), *A. saxatilis* (Banded Stout Anole), *A. shrevei* (Cordillera Central Stout Anole), and *A. strahmi* (Bahoruco Stout Anole).

ZooBank registration. This published work and the nomenclatural acts it contains have been registered in ZooBank, the online registration system for the International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). The ZooBank LSIDs (Life Science Identifiers) can be resolved and the associated information can be viewed through any standard web browser by appending the LSID to the prefix <http://zoobank.org>. The LSID for this publication is as follows: [urn:lsid:zoobank.org:pub:63E5E7E8-754C-45C7-B34A-36A262C2C7C2](http://zoobank.org/pub:63E5E7E8-754C-45C7-B34A-36A262C2C7C2).

ACKNOWLEDGMENTS

Collecting and exportation permits to GK were issued by Bautista Roja Gómez and José ML. Mateo Feliz, Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Santo Domingo, Dominican Republic. For the loan of and/or access and/or providing information on specimens, we thank Patrick Campbell, The Natural History Museum (BMNH), London; James Hanken, Jonathan Losos, and José P. Rosado, Museum of Comparative Zoology, Harvard University (MCZ), Cambridge; Cristian Marte and Eveling Gabot, Museo Nacional de Historia Natural “Prof. Eugenio de Jesús Marcano” (MNHNSD), Santo Domingo, Dominican Republic; Peter Rask Møller and Daniel Klingberg Johansson, Natural History Museum of

Denmark, University of Copenhagen, Zoological Museum (NHMD), Copenhagen; Jeremy Jacobs, Esther Langan, Ron W. McDiarmid, Robert Wilson, W. Ronald Heyer, and Addison Wynn, National Museum of Natural History (USNM), Washington, D.C. We thank Laura Bruce, who completed her honors thesis work at Pennsylvania State University, under the guidance of S. Blair Hedges, for generating some of the DNA sequences used in the present work. We are grateful to Claus Bo Petersen who shared valuable information and thoughts with us about the original publications of *Anolis riisei* and *A. cybotes*, respectively. Also, Claus helped CZ during her stay in Copenhagen with logistics and assisted her during her visit to the Natural History Museum of Denmark, University of Copenhagen, Zoological Museum (NHMD). For field assistance, Gunther Köhler thanks Eladio Fernandez, Cristian Marte, Eveling Gabot and Marcos Rodríguez. S. Blair Hedges thanks many of his students, staff, and colleagues for assistance on expeditions over three decades, including Yvonne Arias, Philippe Bayard, Tiffany Cloud, Arnaud Dupuy, Eladio Fernandez, Sarah Hanson, Jessie Haspil, Matthew Heinicke, Sixto Inchaustegui, Anderson Jean, Miguel Landestoy, Manuel Leal, Allison Loveless, Einar Madsen, Carlos Martinez, Nicholas Plummer, Jennifer Pramuk, Jessica Preston, Elisabeth Rochel, Florence Sergile, Joel Timyan, Michael Tracy, and especially Richard Thomas; Laura Bruce, Matthew Heinicke, Angela Marion; and Allison Loveless and Elisabeth Rochel for laboratory assistance; and the governments of the Republic of Haiti and the Dominican Republic for collecting and export permits. This research was supported by grants from the United States National Science Foundation (8307115, 8906325, 9123556, 9525775, 9615643, and 0918891) and the Critical Ecosystems Partnership Fund (HAI/62132) to S. Blair Hedges. We thank the anonymous reviewers of the manuscript for valuable corrections and comments that improved the work. Finally, we want to thank Carlos Suriel and Sixto Inchaustegui, Editors of *Novitates Caribaea*, for their invaluable support in the preparation of this article for publication.

LITERATURE CITED

- Allendorf, F. W., R. F. Leary, P. Spruell, & J. K. Wenburg. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 613–622.
- Barbour, T. 1914. A contribution to the zoogeography of the West Indies with special reference to amphibians and reptiles. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology*, 44 (2): 209–359.
- Barbour, T. 1925. New Neotropical lizards. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 38: 101–102.
- Barbour, T. 1930a. A list of Antillean reptiles and amphibians. *Zoologica* (New York), 11: 61–116.
- Barbour, T. 1930b. The anoles. I. The forms known to occur on the Neotropical islands. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 70: 105–143.
- Barbour, T. 1935. A second list of Antillean reptiles and amphibians. *Zoologica* (New York), 19: 77–142.
- Barbour, T. 1937. Third list of Antillean reptiles and amphibians. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 82: 77–166.
- Barbour, T. & A. Loveridge. 1929. Typical reptiles and amphibians in the Museum of Comparative Zoology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 69: 206–360.

- Boistel, R., A. Herrel, R. Lebrun, G. Daghfous, P. Tafforeau, J. B. Losos & B. Vanhooydonck. 2011. Shake rattle and roll: the bony labyrinth and aerial descent in squamates. *Integrative and Comparative Biology*, 51: 957–968.
- Boronow, K. E., I. H. Shields & M. M. Muñoz. 2018. Parallel Behavioral Divergence with Macrohabitat in *Anolis* (Squamata: Dactyloidae) lizards from the Dominican Republic. *Breviora*, 561: 1–17.
- Boulenger, G. A. 1885. *Catalogue of the Lizards in the British Museum*. Taylor & Francis, London, 497 pp.
- Burnell, K. L. & S. B. Hedges. 1990. Relationships of West Indian *Anolis* (Sauria: Iguanidae): an approach using slow-evolving protein loci. *Caribbean Journal of Science*, 6: 7–30.
- Case, S. & E. E. Williams. 1987. The cybotoid anoles and *Chamaelinorops* lizards (Reptilia: Iguanidae): evidence of mosaic evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 91: 325–341.
- Cast, E. E., M. E. Gifford, K. R. Schneider, A. J. Hardwick, Parmerlee, J. S., Jr. & R. Powell. 2000. Natural history of an anoline lizard community in the Sierra de Bahoruco, Dominican Republic. *Caribbean Journal of Science*, 36: 258–266.
- Cochran, D. M. 1928. The herpetological collections made in Haiti and its adjoining islands by Walter J. Eyerdam. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 41: 53–59.
- Cochran, D. M. 1934. Herpetological collections made in Hispaniola by the Utowana Expedition, 1934. *Occasional Papers of the Boston Society of Natural History*, 8: 163–188.
- Cochran, D. M. 1939. Diagnoses of three new lizards and a frog from the Dominican Republic. *Proceedings of the New England Zoological Club*, 18: 1–3.
- Cochran, D. M. 1941. The herpetology of Hispaniola. *United States National Museum Bulletin*, 177: 1–398.
- Conover, A. E., E. G. Cook, K. E. Boronow & M. M. Muñoz. 2015. Effects of ectoparasitism on behavioral thermoregulation in the tropical lizards *Anolis cybotes* (Squamata: Dactyloidae) and *Anolis armouri* (Squamata: Dactyloidae). *Breviora*, 545, 1–13.
- Cope, E. D. 1861. Notes and descriptions of anoles. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1861: 208–215.
- Cope, E. D. 1863. Contributions to Neotropical saurology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 14: 176–188.
- Cope, E. D. 1864. Contributions to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 16: 166–181.
- Etheridge, R. 1960. *The relationships of the anoles (Reptilia: Sauria: Iguanidae): An interpretation based on skeletal morphology*. Ph.D. Dissertation, Univ. Michigan, Ann Arbor.
- Fobes, T. M., J. S. Parmerlee, Jr. & R. Powell. 1993. *Anolis cybotes* Cope. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 564: 1–5.

- Garman, S. 1887. On West Indian Reptiles. Iguanidae. *Bulletin of the Essex Institute*, 19: 25–50.
- Giovannotti, M., V. A. Trifonov, A. Paoletti, I. G. Kichigin, P. C. M. O'Brien, F. Kasai, G. Giovagnoli, B. L. Ng, P. Ruggeri, P. Nisi Cerioni, A. Splendiani, J. C. Pereira, E. Olmo, W. Rens, V. Caputo Barucchi, & M. A. Ferguson-Smith. 2017. New insights into sex chromosome evolution in anole lizards (Reptilia, Dactyloidae). *Chromosoma*, 126: 245–260.
- Glor, R. E., J. J. Kolbe, R. Powell, A. Larson, & J. Losos. 2003. Phylogenetic analysis of ecological and morphological diversification in Hispaniolan trunk-ground anoles (*Anolis cybotes* group). *Evolution*, 57: 2383–2397.
- Harrison, R. G. 1993. *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*. Oxford University Press, New York, 364 pp.
- Hedges, S. B. 1996. Historical biogeography of West Indian vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 27: 163–196.
- Hedges, S. B. 2018. CaribHerp. West Indian amphibians and reptiles. Available from <http://www.caribherp.org/> (Accessed 5 September, 2018).
- Hedges, S. B., R. Powell, R. W. Henderson, S. Hanson, & J. C. Murphy. 2019. Definition of the Caribbean Islands biogeographic region, with checklist and recommendations for standardized common names of amphibians and reptiles. *Caribbean Herpetology*, 67: 1–53.
- Hedges, S. B., W. B. Cohen, J. Timyan, & Z. Yang. 2018. Haiti's biodiversity threatened by nearly complete loss of primary forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115: 11850–11855.
- Hedges, S. B., W. E. Duellman, & M. P. Heinicke. 2008. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*, 1737: 1–182.
- Henderson, R. W., & A. Schwartz. 1984. A guide to the identification of the amphibians and reptiles of Hispaniola. *Special Publications in Biology and Geology*, 4: 1–70.
- Henderson, R. W., A. Schwartz, & S. J. Incháustegui. 1984. *Guía para la identificación de los anfibios y reptiles de la Hispaniola*. Ser. Mon. 1, Taller, Santo Domingo, RD.
- Henderson, R. W., & R. Powell. 2009. *Natural History of West Indian Reptiles and Amphibians*. University Press of Florida, Gainesville, USA, 520 pp.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN) 2012. IUCN Red List Categories and Criteria, Version 3.1. Second edition. IUCN Species Survival Commission, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. accessible at <https://portals.iucn.org/library/node/10315> (accessed 17 November 2018).
- Iturralde-Vinent, M. A., & R. D. E. MacPhee. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 238: 1–95.

- Kahrl, A. F., M. Brittny, K. Ivanov, C. Wollenberg Valero, & M. A. Johnson. 2018. Ecomorphological variation in three species of cybotoid anoles. *Herpetologica*, 74: 29–37.
- Katoh, K. & D. M. Standley, 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 772–780.
- Klaczko, J., T. Ingram, & J. Losos. 2015. Genitals evolve faster than other traits in *Anolis* lizards. *Journal of Zoology*, 295: 44–48.
- Köhler, G. 2012. *Color Catalogue for Field Biologists*. Herpeton, Offenbach, Germany, 49 pp.
- Köhler, G. 2014. Characters of external morphology used in *Anolis* taxonomy - Definition of terms, advice on usage, and illustrated examples. *Zootaxa*, 3774: 201–257.
- Kolbe, J. J., L. J. Revell, B. Szekely, E. D. Brodie & J. B. Losos. 2011. Convergent evolution of phenotypic integration and its alignment with morphological diversification in Caribbean *Anolis* ecomorphs. *Evolution*, 65: 3608–3624.
- Kumar, S., G. Stecher, M. Li, C. Knyaz, & K. Tamura. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35: 1547–1549.
- Losos, J. B. 1985. Male aggressive behaviour in a pair of sympatric sibling species. *Breviora*, 484: 1–30.
- Losos, J. B. 2009. *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles*. University of California Press, Oakland, California, 528 pp.
- MacLean, W. P., R. Kellner, & H. Dennis. 1977. Island lists of West Indian amphibians and reptiles. Smithsonian Herpetological Information Service, 40: 1–147.
- Mertens, R. 1938. Amphibien und Reptilien aus Santo Domingo, gesammelt von Prof Dr. H. Böker. *Senckenbergiana*, 20: 332–342.
- Mertens, R. 1939. Herpetologische Ergebnisse einer Reise nach der Insel Hispaniola, Westindien. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 449: 1–84.
- Muñoz, M. M., & J. B. Losos. 2018. Thermoregulatory behavior simultaneously promotes and forestalls evolution in a tropical lizard. *The American Naturalist*, 191: E15–E26.
- Muñoz, M. M., M. A. Stimola, A. C. Algar, A. Conover, A. J. Rodríguez, M. A. Landestoy, G. S. Bakken, & J. B. Losos. 2014a. Evolutionary stasis and lability in thermal physiology in a group of tropical lizards. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences*, 281: 2013–2433.
- Muñoz, M. M., J. E. Wegener, & A. C. Algar. 2014b. Untangling intra- and interspecific effects on body size clines reveals divergent processes structuring convergent patterns in *Anolis* lizards. *The American Naturalist*, 184: 636–646.
- Nicholson, K. E., B. I. Crother, C. Guyer, & J. M. Savage. 2012. It is time for a new classification of anoles (Squamata: Dactyloidae). *Zootaxa*, 3477: 1–108.

- Nicholson, K. E., B. I. Crother, C. Guyer, & J. M. Savage. 2014. Anole classification. A response to Poe. *Zootaxa*, 3814: 109–120.
- Nicholson, K. E., B. I. Crother, C. Guyer, & J. M. Savage. 2018. Translating a clade based classification into one that is valid under the international code of zoological nomenclature: the case of the lizards of the family Dactyloidae (Order Squamata). *Zootaxa*, 4461: 573–586.
- Nicholson, K. E., R. E. Glor, J. J. Kolbe, A. Larson, S. Blair Hedges, & J. B. Losos. 2005. Mainland colonization by island lizards. *Journal of Biogeography*, 32: 929–938.
- Noble, G. K. 1923a. Four new lizards from Beata Island, Dominican Republic. *American Museum Novitates*, 64: 1–5.
- Noble, G. K. 1923b. In pursuit of the giant tree frog. *Natural History*, 23: 105–116.
- Olson, R. E. 1990. Herpetological observations on Tiburon Peninsula, Haiti, West Indies. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 26: 135–152.
- Poe, S. 2004. Phylogeny of anoles. *Herpetological Monographs*, 18: 37–89.
- Poe, S. 2013. 1986 Redux: New genera of anoles (Squamata: Dactyloidae) are unwarranted. *Zootaxa*, 3626: 295–299.
- Poe, S., A. Nieto-Montes de Oca, O. Torres-Carvajal, K. de Queiroz, J. A. Velasco, B. Truett, L. N. Gray, M. J. Ryan, G. Köhler, F. Ayala-Varela, & I. Latella. 2017. A phylogenetic, biogeographic, and taxonomic study of all extant species of *Anolis* (Squamata; Iguanidae). *Systematic Biology*, 66: 663–697.
- Powell, R., & R. W. Henderson. 2012. *Island lists of West Indian amphibians and reptiles*. Univ. of Florida, Gainesville, Fla., 86166 pp.
- Powell, R., R. W. Henderson, K. Adler, & H. A. Dundee. 1996. An annotated checklist of West Indian amphibians and reptiles. In: Powell, R. & Henderson, R. (Eds.). *Contributions to West Indian Herpetology: a Tribute to Albert Schwartz*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York, 51–93 pp.
- Powell, R., J. A. Ottenwalder, & S. J. Incháustegui. 1999. The Hispaniolan Herpetofauna. Diversity, Endemism, and Historical Perspectives, with comments on Navassa Island. In: Crother, B. (Ed.). *Caribbean amphibians and reptiles*. Academic Press, San Diego, pp. 93–168.
- Queiroz, K. de, L.-R. Chu, & J. B. Losos. 1998. A second *Anolis* lizard in Dominican Amber and the systematics and ecological morphology of Dominican Amber anoles. *American Museum Novitates*, 3249: 1–23.
- Rand, A. S. 1962. Notes on Hispaniolan herpetology 5. The natural history of three sympatric species of *Anolis*. *Breviora*, 154: 1–15.
- Reinhardt, J., & C. F. Lütken. 1863. Bidrag til det vestindiske Öriges og navnlig til de dansk-vestindiske Öers Herpetologie. *Videnskabernes Meddelingen Naturhistorik Forening Kjöbenhavn*, 24: 153–291.

- Sabaj, M. H. 2016. Standard Symbolic Codes for Institutional Resource Collections in Herpetology and Ichthyology Version 6.5. Available from http://www.asih.org/sites/default/files/documents/symbolic_codes_for_collections_v6.5.pdf. Accessed 30 November 2018.
- Savage, J. M. & C. Guyer. 1989. *Infrageneric classification and species composition of the anole genera, Anolis, Ctenonotus, Dactyloa, Norops, and Semiurus* (Sauria: Iguanidae). *Amphibia-Reptilia*, 10: 105–116.
- Schmidt, K. P. 1921. Notes on the herpetology of Santo Domingo. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 44: 7–20.
- Schwartz, A. 1978. Some aspects of the herpetogeography of the West Indies. *Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Special Publication*, 13: 31–51.
- Schwartz, A. 1979. A new species of cybotoid anole (Sauria, Iguanidae) from Hispaniola. *Breviora*, 451: 1–27.
- Schwartz, A. 1980. Variation in Hispaniolan *Anolis whitemani* Williams. *Journal of Herpetology*, 14: 399–406.
- Schwartz, A. 1989. A review of the cybotoid anoles (Reptilia: Sauria: Iguanidae) from Hispaniola. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology*, 78: 1–32.
- Schwartz, A. & R. W. Henderson. 1982. *Anolis cybotes* (Reptilia, Iguanidae). *The eastern Hispaniolan populations*. Milwaukee Public Museum Press, Milwaukee, 8 pp.
- Schwartz, A. & R. W. Henderson. 1988. *West Indian amphibians and reptiles. A check-list*, Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology, 74: 1–264.
- Schwartz, A. & R. W. Henderson. 1991. *Amphibians and reptiles of the West Indies. Descriptions, distributions, and natural history*. University of Florida Press, Gainesville, USA, 720 pp.
- Schwartz, A. & R. Thomas. 1975. A check-list of West Indian amphibians and reptiles. Carnegie Museum of Natural History Special Publication, 1: 1–216.
- Sifers, S. M., M. L. Yeska, Y. M. Ramos, R. Powell, & J. S. Parmerlee, jr, 2001. *Anolis* lizards restricted to altered edge habitats in a Hispaniolan cloud forest. *Caribbean Journal of Science*, 37: 55–62.
- Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* (Oxford, England), 30: 1312–1313.
- Sukumaran, J. & L. L. Knowles. 2017. Multispecies coalescent delimits structure, not species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114: 1607–1612.
- Uetz P., P. Freed, & J. Hošek, (eds.) 2019. *The Reptile Database*, <http://www.reptile-database.org>, (Accessed 22 November 2018).
- Vieites, D. R., K. C. Wollenberg, F. Andreone, J. Köhler, F. Glaw, & M. Vences. 2009. Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 8267–8272.

- Williams, E. E. 1963. *Anolis whitemani*, new species from Hispaniola (Sauria, Iguanidae). *Breviora*, 197: 1–8.
- Williams, E. E. 1975. *Anolis marcanoii* new species: sibling to *Anolis cybotes*: description and field evidence. *Breviora*, 430: 1–9.
- Williams, E. E. 1976. West Indian anoles. A taxonomic and evolutionary summary. 1. Introduction and a species list. *Breviora*, 440: 1–21.
- Wollenberg, K. C., I. J. Wang, R. E. Glor, & J. B. Losos. 2013. Determinism in the diversification of Hispaniolan trunk-ground anoles (*Anolis cybotes* species complex). *Evolution*, 67: 3175–3190.
- Wyles, J. S., & G. C. Gorman. 1980. The Classification of *Anolis*: Conflict between genetic and osteological interpretation as exemplified by *Anolis cybotes*. *Journal of Herpetology*, 14: 149–153.

[Recibido: 11 de diciembre, 2018. Aceptado para publicación: 30 de mayo, 2019]

Appendix 1. Specimens examined

***Audantia aridius*: Dominican Republic:** Barahona: 2.9 miles NW La Ciénaga, 355 m: SMF 104162–63; Barahona: SMF 26145–48; Barahona, on ground of Hotel Riviera, 12 m: SMF 104910; 11.3 km S Barahona (measured from Hotel Caribe), 21 m: USNM 329093; 20.8 km S Cabral, 975 m: USNM 329090–92; Paraíso, ca. 6–7 km NW, 180 m: USNM 329089; Barahona, Hotel Costa Larimar, 10 m: SMF 97895; Los Lirios, 1110 m: SMF 97892–94; near Cortico, Laguna, 1340 m: SMF 97896; near Polo, 855 m: MNHNSD (GK–4838); Pedernales: 6.1 km S Los Tres Charcos, 5 m: SMF 104160–61.

***Audantia armouri*: Dominican Republic:** Independencia: 16.7 km SE Puerto Escondido, 1690 m: USNM 575279; 23.1 km SE Puerto Escondido, 1690 m: SMF 104167; 23.9 km SE Puerto Escondido, 1690 m: SMF 104164–66, 104747–48, 104774, USNM 575275–78; Pedernales: Sierra de Bahoruco, El Gruce del Chucho, 2030 m: SMF 104751–56; Parque Nacional Sierra de Bahoruco, Canote – El Alcajé road, 1925 m: MNHNSD 23.3617, SMF 97820–23; 8.6 km NW Aceitillar (44.6 km N of Cabo Rojo), 1480 m: SMF 104731, 104749; Casetta Dos, ca. 22 km N Aceitillar by road, on ridge of Sierra de Bahoruco, 1750 m: SMF 104750, 104775, USNM 575280–81; 15 km SW El Aguacate, 2195 m: USNM 329119; 9.4 km S Aceitillar (26.6 km N Cabo Rojo), 710 m: SMF 104171. **Haiti:** Ouest: Morne Cardineau, 2060 m: SMF 104168–70, USNM 575282–83; Pic La Selle, 1927 m: SMF 104172–75, USNM 575284; Sud-Est: Gros Cheval, ca. 15 km W via logging roads (NE slope of Pic La Salle), 2020 m: USNM 286896; Gros Cheval, ca. 15 km W via logging roads (NE slope of Pic La Salle), 2020 m: USNM 329127–34.

***Audantia australis*: Dominican Republic:** Pedernales: 18.2 km N. Pedernales at stream (Los Arroyos border road), 200 m: SMF 104274–75, USNM 575287; 9.4 km S Aceitillar (26.6 km N of Cabo Rojo), 710 m: SMF 104272–73, USNM 575285–86; Altigracia, 670 m: SMF 104276; Los Arroyos, 1265 m: SMF 97897; Mencía–Altigracia road, 1 km S Altigracia, 700 m: SMF 104277; road to Pelempito, 755 m: SMF 99003–08. **Haiti:** Grand’Anse: 8.0 km SSW Baradères, 420 m: SMF 104270, 104913; Bourdon, 9.2 km E Anse-d’Hainault, 277 m: SMF 104914; Ouest: Berry, 1630 m: SMF 104278; Poye, 1285 m: SMF 104294, USNM 575291; Nippes: Morne Bois Pangnol, 1170 m: SMF 104291–92, USNM 575288; NW slope Morne Tête Boeuf, 1176 m: SMF 104287–88, USNM 575289–90; Sud: 11.6 km NW Les Anglais,

on Morne Grand Bois, 1208 m: SMF 104285; Caye Michel, previously called Caye Paul (10.7 km WNW Les Platons Citadel), 1120 m: SMF 104269, USNM 575297; 2.4 km N Ducis, 50 m: SMF 104265–66, 104909, USNM 575292–94; 5.8 km S Ducis, 50 m: SMF 104267–68, USNM 575295–96; Île-à-Vache, 15 m: SMF 104284, USNM 575301–04; Île-à-Vache, Port Morgan Hotel, 16 m: SMF 104289–90, USNM 575305–07; Mme Verette, 1369 m: SMF 104293; near Cabalice, St. Jean, 107 m: SMF 104283; near Côteaux, 30 m: SMF 104281; ca. 12 km NE Port Salut, 189 m: SMF 104279–80, USNM 575298–300; Port Salut, Darbouze, 93 m: SMF 104282; Sud-Est: Jacmel (grounds of Hotel Jacmelian), 0 m: SMF 104271; Morne D'Enfer, 1433 m: SMF 104286, USNM 575308–09.

***Audantia breslini*: Haiti:** Grand'Anse: 8.0 km SSW Baradères, 420 m: SMF 104194–95; Nord'Ouest: Bombardopolis, 490 m: SMF 104178–79, USNM 575310–13; Mole Saint-Nicolas at Rivière Côtes de Fer, 9.10 mi NE, 30 m: SMF 104177; 10.5 mi NE Mole Saint-Nicolas, 70 m: SMF 104176.

***Audantia cybotes*: Haiti:** no further data: NHMD R3793, R3796; Grand'Anse: Jérémie: MCZ 14346–47; 1.8 km E Anse-d'Hainault, 130 m: SMF 104190–92, USNM 575314; 0.8 km E Dame-Marie, 40 m: SMF 104188–89, 104208; 4.8 km N Les Irois, 100 m: SMF 104193; 8.0 km SSW Baradères, 420 m: SMF 104194–95; 5.8 km S Pestel, 375 m: SMF 104187; 3.95 km WSW Annete, on Morne Desbarrières, 1623 m: SMF 104198; 1.5 km N Carcasse, 35 m: SMF 104197; Grande Cayemite (helipad-camp), 74 m: SMF 104201–03; Nippes: Morne Bois Pagnol, 1170 m: SMF 104204–05; Sud: 11.6 km NW Les Anglais, on Morne Grand Bois, 1208 m: SMF 104200; east slope Morne Grand Bois, 1100 m: SMF 104206–07, USNM 575320–21; near Côteaux: 7 m, SMF 104196; 5 km NW Duplantin, on Morne Léopard, Grande Colline, 1777 m: SMF 104199.

***Audantia doris*: Haiti:** Artibonite: Gonave, Gran Source, 10 m: USNM 575322–23; Gonave, Nan Café spring area, 443 m: SMF 104210; Gonave: MCZ 13734–40; Gonave, near Richard on coast road, 7 m: SMF 104209.

***Audantia higuey*: Dominican Republic:** Hato Mayor: 22 km WNW El Valle (16 km to Trepada Alta, ca. 6 km by trail to Montebonito), 76 m: USNM 329101–06; Sabana de La Mar, ca 10 km W (airline) in Los Haitises, 5 m: USNM 329107–10; La Altagracia: Hotel Catalonia Bávaro, 10 m: MNHNSD (GK-4670), SMF 97869; Loma El Peñon (García), ca. 5 km airline N Bejucal, 100–290 m: SMF 104257; Manatí Park Bávaro, 20 m: MNHNSD (GK-4694–95), SMF 97870–72, 97874; San Cristóbal: vicinity of La Altagracia, W Santo Domingo, 40 m: SMF 99025.

***Audantia hispaniolae*: Dominican Republic:** Azua: Playa Chiquita, 14.1 km NW Cruce de Ocoa on Baní–Azua road, then 4.8 km S, 9 m: SMF 104951, USNM 575324; Bahoruco: Apolinar Perdomo, 900 m: SMF 104226–27, USNM 575328–29; Loma Monte Bonito, 1800 m: SMF 104228–29, 104917–26, USNM 575325–27; Barahona: Barahona; Loma del Curro, at crest of Sierra Martín García, 1061 m: SMF 104230–31, 104970–73, USNM 575330–32; Duarte: San Francisco de Macorís: SMF 22938; southern slopes of Loma Quita Espuela, 700–850 m: SMF 104221, 104959 60, USNM 575333–34; Batey Monati on east side of Río Payabo, 30 m: SMF 104915 16; El Seibo: El Seibo, 110 m: SMF 97867–68; Loma Herradura (3 km NE of Pedro Sánchez, airline), 520–560 m: SMF 104220; 5.3 km SW Miches, 100 m: SMF104218; 1.7 km W Sabana de La Mar, 11 m: USNM 329094–95; Elías Piña: 0.5 km N. Calimete, 1560 m: SMF 104237; Elías Piña: 0.6 km NE Rosa de la Piedra, 1340 m: SMF 104236, USNM 575335; 1.1 mi. NE Rosa de la Piedra, 1220 m: SMF 104238, USNM 575336; Río Limpio (CREAR), 700 m: USNM 329100; 13 km N Cacique Enriquillo (27 km N Los Pinos),

1870 m: USNM 329096–98; 17 km N Cacique Enriquillo (31 km N of Los Pinos), 1450 m: USNM 329099; Espailat: 23.2 km N Tenares, thence 4.5 km W (= 0.2 km E Jaiba), 350 m: SMF 104222; Moca: SMF 25925–26, 25928, 26341; Hato Mayor: Las Pajas: SMF 25826; Sabana de la Mar: SMF 26024, 26073; ca. 4 km S Sabana de la Mar, 36 m: SMF 104239, 104240, 104927–31, USNM 575337–39); Hermanas Mirabal: Tenares, 23.2 km N of, thence 4.5 km W (= 0.2 km E Jaiba): 350: SMF 104961; Independencia: ca. 7 km W Los Pinos by road, 365 m: SMF 104242; Cacique Enriquillo, 5.1 km N of, 1576 m: SMF 104232; west of Puerto Escondido, 490 m: SMF 104241; La Altagracia: Loma El Peñón (García), ca. 5 km airline N Bejucal: 100–290 m: SMF 104219; La Vega: below Paso Bajito: SMF 25662, 25981–87; between Moca and SMF 25903; Constanza: SMF 22935–36; Jarabacoa: SMF 25625, 25645–54, 25660–61, 25973–74; 10.5 km W Jayaco, 1000 m: USNM 329111; 11 km W Jayaco on road to Constanza, 657 m: USNM 329118; 7 km W Jayaco on road to Constanza, 760 m: USNM 329113–17; Paso Bajito: SMF 34439; Reserva Científica Ébano Verde, Arroyazo, 1105 m: SMF 97898; Monte Cristi: Cayo Pablillo: SMF 25827–30; Monte Cristi: SMF 25841–42; Puerto Plata: 11 km from Puerto Plata: SMF 25929; 9 km from SMF 25927; 8.5 km NNE of Villa Elisa, 190 m: SMF 104964; above La Isabela, Río Isabela: SMF 25741; Balneario Colón, SMF 25871–80; Río Muñoz, 7 km from SMF 25898; 27 Cascadas, ca. 13 km airline WSW Puerto Plata, 165 m: MNHNSD 23.3630, 23.3632–33; Hotel Riu Bachata, ca. 6 km airline WNW Puerto Plata, 10 m: MNHNSD 23.3625; Loma Teleférico, ca. 1 km S Puerto Plata, 280–295 m: SMF 104758–60; near Yásica Arriba, 130 m: SMF 104761–64; 1.2–1.6 km SW Maimón, just west of mouth of the Río Maimón, 5 m: SMF 104223, USNM 575340; Punta Burén, 6.4 km NW Estero Hondo, 6 m: SMF 104224–25, 104962–63; Samaná: Bahía Príncipe El Portillo, Península Samaná, 10 m: MNHNSD (GK–4705), (GK–5087), SMF 97875–77; El Limón, Península Samaná, 30 m: MNHNSD (GK–4709), (GK–4713), SMF 97878–85; Samaná: SMF 26048 54; Sánchez Ramírez: 8.6 km N of, thence, 8.6 km E of Cotuí (beyond Aguacate), 109 m: SMF 104978; 8.6 km NE of, thence 8.1 km E Cotuí (= El Aguacate), 35 m: SMF 104955 57; San José de Ocoa: Cruce de Ocoa, 14.8 N of, thence 7.8 km SE on dirt road; at Martínez, near La Palma, 675 m: SMF 104952–54; San Juan: 3.2 km NNE El Azul, 1000 m: SMF 104234–35, USNM 575341; San Pedro de Macorís: Consuelo: SMF 25716–24; Gran Bahía Principe La Romana, 10 km E San Pedro de Macorís, 10 m: MNHNSD (GK–4636), SMF 97863–66; San Pedro de Macorís: SMF 25697, 25709–10; Santiago: Pass between Santiago and Puerto Plata: SMF 25868–69; Paso de Bao, 1300 m: USNM 575342; Guácara, 1169 m: SMF 104965–69; Monción: SMF 25759–65, 25785–94, 25798–801; Santo Domingo: Engombe at Río Haina: SMF 26125–27; Fortaleza at lower Río Haina: SMF 25525–27; Hotel Be Live Hamaca, Boca Chica, 10 m: SMF 97903; Hotel Don Juan, Boca Chica, 10 m: MNHNSD (GK–4739–40), (GK–4750), SMF 97886–91; Hotel Oasis Hamaca, Boca Chica, SMF 90421; km 17 Autopista Duarte, north of Santo Domingo, 55 m: SMF 97899–902; Mündung des Río Haina: SMF 25530–33; Río Haina: SMF 22937; Santa Ana, SMF 25547; Santo Domingo: SMF 22939–44; Santo Domingo Deutsch-Dominikanisches Tropenforschungsinstitut: SMF 25511–12, 25518, 25610–11, 30009; Tres Ojos, SMF 25557. Haiti: Artibonite: 13.0 km N Ca Soleil (on road to Terre Neuve), 460 m: USNM 575344; 19.5 km N Ca Soleil, 620 m: SMF 104216–17, USNM 575343; Anse-a-Galets, Sunshine Hotel, 10 m: SMF 104248–50, USNM 575348–50; Gonave, Ravine Picme, near Platon Balais, 205 m: SMF 104245–47, 104977, USNM 575345–46; Morne Basile, 1424 m: SMF 104253–55, USNM 575352–54; Morne Boeuf, 1760 m: SMF 104256, USNM 575351; Saint-Marc: SMF 26239–40; Centre: 16 km N Croix-des-Bouquets, 510 m: SMF 104215; Bonga, 1263 m: SMF 104244; ca. 4 km NW Ca Pierre by road, 1200 m: SMF 104251, 104975, USNM 575363; Chinchiron,

1154 m: SMF 104252, 104976; Kenskoff: SMF 26245–47; Nord: Cap-Haïtien: SMF 10867–913, 26249–50; Nord'Ouest: 1.1 miles S Douceur (8 mi E Port-de-Paix), 20 m: SMF 104233, USNM 575359; Ouest: Furcy (at The Lodge), 1575 m: SMF 104243, 104932–45, 104974, USNM 575360–62; Port-au-Prince: SMF 10919–30; Bernard (east of Robin and Furcy), 1300 m: SMF 104213–14, 104772, 104947, USNM 575357–58; 12.0 km ENE Petionville, 165 m: SMF 104950; 4.2 km E Carisse, by road, 210–260 m: SMF 104211, 104949, USNM 575356; 18.1 km E Thomazeau, 800 m: SMF 104212, 104948, USNM 575355.

***Audantia longitibialis*: Dominican Republic: Pedernales:** Bucan Detwi, 10 m: USNM 575370; 25.2 SE Pedernales, 180 m: SMF 104979; Isla Beata, ca. 2 km SE Punta Beata, 10 m: SMF 104263–64, USNM 575366–69; ca. 5 km SW Los Tres Charcos (ca. 0.5 km NW Fondo de Paraíso), 85 m: SMF 104258–59, USNM 575371.

***Audantia ravifaux*: Dominican Republic: La Altagracia:** Hotel Catalonia Bávaro, 10 m: SMF 97869; Manatí Park Bávaro, 20 m: SMF 97873; La Romana: Isla Saona: MCZ R-37468–69, 187412–17; Isla Saona, environs of Mano Juan: MCZ R-156221.

***Audantia saxatilis*: Dominican Republic: Azua:** Manantiales, 485 m: SMF 104303; Barahona: south of Fondo Negro, region of lower Río Yaque: SMF 25032; Independencia: N of La Descubierta, 134 m: SMF 104300. Haiti: Nord'Ouest: Mole Saint-Nicolas at Rivière Côtes de Fer, 9.10 mi NE, 30 m: USNM 575374; 1.5 mi WSW Mole Saint-Nicolas (along coast), 35 m: SMF 104302, USNM 575373; 6.3 mi W Port-de-Paix, 32 m: SMF 104301, USNM 575372.

***Audantia shrevei*: Dominican Republic: La Vega:** 13 km NW La Horma, 1770 m: USNM 329112; Santiago: Valle de Bao, 1800 m: SMF 104295–97, USNM 575375–76.

***Audantia strahmi*: Dominican Republic: Independencia:** west of Puerto Escondido, 490 m: SMF 104299, USNM 575377–78; Pedernales: Hoyo de Pelempito (H. de Aceitillar on topo map) east edge, 355 m: SMF 104298, 104773; road to Pelempito, 315 m: SMF 97997–99, MNHNSD 23.3615–16.

Appendix 2. GenBank accession numbers for all sequences included in the study. The specimen ID is shown in the tree (Fig. 1) and is the laboratory sample number (SBH), previously published Genbank number (AY), or museum number: KU, Museum of Natural History, Kansas University; MVZ, Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley; USNM, U. S. National Museum, Smithsonian; SMF, Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum, Frankfurt. Corresponding Museum IDs are given. N/A = not applicable (no sequence).

Sample Name	Specimen ID	Museum ID	Abbreviated locality	Cyt b	ND2
<i>Audantia aridius</i>	SBH192670	SMF104160	DO Los Tres Charcos	MK444022	MK443765
<i>Audantia aridius</i>	SBH192671	SMF104161	DO Los Tres Charcos	MK444023	MK443766
<i>Audantia aridius</i>	SBH266256	SMF104162	DO La Ciénaga	MK444077	MK443813
<i>Audantia aridius</i>	SBH266257	SMF104163	DO La Ciénaga	MK444078	MK443814
<i>Audantia aridius</i>	SBH101296	N/A	DO Barahona	MK443961	MK443710
<i>Audantia aridius</i>	SBH275004	SMF97892	DO Los Lirios	MK444198	MK443927
<i>Audantia aridius</i>	SBH275005	SMF97893	DO Los Lirios	N/A	MK443928
<i>Audantia aridius</i>	SBH275006	SMF97894	DO Los Lirios	N/A	MK443929

Sample Name	Specimen ID	Museum ID	Abbreviated locality	Cyt b	ND2
<i>Audantia aridius</i>	SBH275007	SMF97895	DO Barahona Hotel	MK444199	N/A
<i>Audantia aridius</i>	SBH275008	SMF97896	DO Cortico Laguna	MK444200	MK443930
<i>Audantia aridius</i>	SBH275009	N/A	DO Polo	MK444201	MK443931
<i>Audantia aridius</i>	KU316497	KU316497	DO S of Cabral	N/A	AY263144
<i>Audantia aridius</i>	KU316585	KU316585	DO Barahona	N/A	AY263138
<i>Audantia aridius</i>	KU316641	KU316641	DO Loma Remigio	N/A	AY263139
<i>Audantia aridius</i>	KU316889	KU316889	DO Laguna de Oviedo	N/A	AY263140
<i>Audantia aridius</i>	USNM 329090	USNM 329090	DO Cabral	MK444206	MK443939
<i>Audantia aridius</i>	USNM 329091	USNM 329091	DO Cabral	MK444207	MK443940
<i>Audantia aridius</i>	USNM 329092	USNM 329092	DO Cabral	MK444208	MK443941
<i>Audantia aridius</i>	USNM 329121	USNM 329121	DO Oviedo	MK444222	MK443955
<i>Audantia aridius</i>	USNM 329122	USNM 329122	DO Oviedo	MK444223	MK443956
<i>Audantia aridius</i>	USNM 329123	USNM 329123	DO Oviedo	MK444224	MK443957
<i>Audantia armouri</i>	SBH192580	SMF104171	DO Aceitillar	MK444020	MK443764
<i>Audantia armouri</i>	SBH269789	SMF104174	HT Pic La Selle	N/A	MK443887
<i>Audantia armouri</i>	SBH269881	SMF104172	HT Pic La Selle	MK444155	MK443888
<i>Audantia armouri</i>	SBH269882	SMF104175	HT Pic La Selle	MK444156	MK443889
<i>Audantia armouri</i>	SBH269939	SMF104173	HT Pic La Selle	N/A	MK443892
<i>Audantia armouri</i>	SBH269940	USNM 575284	HT Pic La Selle	N/A	MK443690
<i>Audantia armouri</i>	AY263011	N/A	DO Sierra de Bahoruco	N/A	AY263011
<i>Audantia armouri</i>	AY263012	N/A	DO Sierra de Bahoruco	N/A	AY263012
<i>Audantia armouri</i>	AY263013	N/A	DO Sierra de Bahoruco	N/A	AY263013
<i>Audantia armouri</i>	AY263014	N/A	DO Sierra de Bahoruco	N/A	AY263014
<i>Audantia armouri</i>	AY263015	N/A	DO Sierra de Bahoruco	N/A	AY263015
<i>Audantia armouri</i>	USNM 329127	USNM 329127	HT Gros Cheval	MK443965	MK443714
<i>Audantia armouri</i>	USNM 329128	USNM 329128	HT Gros Cheval	MK443966	MK443715
<i>Audantia armouri</i>	USNM 329129	USNM 329129	HT Gros Cheval	MK443967	MK443716
<i>Audantia armouri</i>	USNM 329130	USNM 329130	HT Gros Cheval	N/A	MK443717
<i>Audantia australis</i>	SBH191727	SMF104265	HT Ducis	MK443979	AY263120
<i>Audantia australis</i>	SBH191728	SMF104266	HT Ducis	MK443980	MK443728
<i>Audantia australis</i>	SBH191735	SMF104267	HT Ducis	MK443984	MK443732
<i>Audantia australis</i>	SBH191736	SMF104268	HT Ducis	MK443985	MK443733
<i>Audantia australis</i>	SBH192257	N/A	HT Caye Michel	MK443999	MK443745
<i>Audantia australis</i>	SBH192258	SMF104269	HT Caye Michel	N/A	MK443746
<i>Audantia australis</i>	SBH192278	N/A	HT 8KM SSW Baradères	MK444001	MK443748
<i>Audantia australis</i>	SBH192281	SMF104270	HT 8KM SSW Baradères	MK444004	MK443751
<i>Audantia australis</i>	SBH192330	N/A	HT Morne Rouge Peninsula	MK444005	MK443752
<i>Audantia australis</i>	SBH192359	SMF104271	HT Jacmel	MK444006	MK443706

Sample Name	Specimen ID	Museum ID	Abbreviated locality	Cyt b	ND2
<i>Audantia australis</i>	SBH192576	N/A	DO Aceitillar	MK444016	MK443760
<i>Audantia australis</i>	SBH192577	SMF104273	DO Aceitillar	MK444017	MK443761
<i>Audantia australis</i>	SBH266722	N/A	DO Los Arroyos	MK444090	MK443826
<i>Audantia australis</i>	SBH266723	N/A	DO Los Arroyos	MK444091	MK443827
<i>Audantia australis</i>	SBH267519	SMF104274	DO Pedernales	MK444098	MK443833
<i>Audantia australis</i>	SBH267533	SMF104275	DO Pedernales	MK444100	MK443835
<i>Audantia australis</i>	SBH267536	SMF104277	DO Altagracia	MK444101	MK443836
<i>Audantia australis</i>	SBH267543	SMF104276	DO Altagracia	MK444102	MK443837
<i>Audantia australis</i>	SBH268594	SMF104278	HT Berry	N/A	MK443680
<i>Audantia australis</i>	SBH268980	SMF104279	HT Port Salut	MK444115	MK443850
<i>Audantia australis</i>	SBH268981	SMF104280	HT Port Salut	MK444116	MK443851
<i>Audantia australis</i>	SBH269007	N/A	HT Côteaux	MK444120	MK443855
<i>Audantia australis</i>	SBH269008	N/A	HT Côteaux	MK444121	MK443856
<i>Audantia australis</i>	SBH269012	SMF104281	HT Côteaux	MK444122	MK443857
<i>Audantia australis</i>	SBH269015	SMF104282	HT Port Salut	MK444123	MK443681
<i>Audantia australis</i>	SBH269018	SMF104283	HT Cabalice Saint Jean	MK444124	MK443858
<i>Audantia australis</i>	SBH269468	SMF104284	HT Île-à-Vache	MK444147	MK443879
<i>Audantia australis</i>	SBH269763	SMF104285	HT Morne Grand Bois	MK444153	MK443689
<i>Audantia australis</i>	SBH269942	SMF104286	HT Morne D'Enfer	N/A	MK443691
<i>Audantia australis</i>	SBH274230	SMF104287	HT Morne Tête Boeuf	MK444167	MK443694
<i>Audantia australis</i>	SBH274250	SMF104291	HT Morne Bois Pangnol	MK444169	MK443901
<i>Audantia australis</i>	SBH274261	SMF104289	HT Île-à-Vache	MK444171	MK443697
<i>Audantia australis</i>	SBH274262	SMF104290	HT Île-à-Vache	MK444172	MK443698
<i>Audantia australis</i>	SBH274325	SMF104292	HT Morne Bois Pangnol	N/A	MK443701
<i>Audantia australis</i>	SBH274330	SMF104288	HT Morne Tête Boeuf	MK444178	MK443704
<i>Audantia australis</i>	SBH274879	SMF104293	HT Verettes	MK444183	MK443909
<i>Audantia australis</i>	SBH274893	SMF104294	HT Poye	MK444184	MK443910
<i>Audantia australis</i>	SBH191729	USNM 575292	HT Ducis	MK443981	MK443729
<i>Audantia australis</i>	SBH191730	USNM 575293	HT Ducis	MK443982	MK443730
<i>Audantia australis</i>	SBH191731	USNM 575294	HT Ducis	MK443983	MK443731
<i>Audantia australis</i>	SBH191737	USNM 575295	HT Ducis	MK443986	MK443734
<i>Audantia australis</i>	SBH191738	USNM 575296	HT Ducis	MK443987	MK443735
<i>Audantia australis</i>	SBH192259	USNM 575297	HT Caye Michel	MK444000	MK443747
<i>Audantia australis</i>	SBH192578	USNM 575285	DO Aceitillar	MK444018	MK443762
<i>Audantia australis</i>	SBH192579	USNM 575286	DO Aceitillar	MK444019	MK443763
<i>Audantia australis</i>	SBH267529	USNM 575287	DO Pedernales	MK444099	MK443834
<i>Audantia australis</i>	SBH268982	USNM 575298	HT Port Salut	MK444117	MK443852
<i>Audantia australis</i>	SBH268983	USNM 575299	HT Port Salut	MK444118	MK443853
<i>Audantia australis</i>	SBH268984	USNM 575300	HT Port Salut	MK444119	MK443854

Sample Name	Specimen ID	Museum ID	Abbreviated locality	Cyt b	ND2
<i>Audantia australis</i>	SBH269745	USNM 575301	HT Île-à-Vache	MK444149	MK443882
<i>Audantia australis</i>	SBH269747	USNM 575302	HT Île-à-Vache	MK444151	MK443688
<i>Audantia australis</i>	SBH269749	USNM 575303	HT Île-à-Vache	N/A	MK443884
<i>Audantia australis</i>	SBH269750	USNM 575304	HT Île-à-Vache	MK444152	MK443885
<i>Audantia australis</i>	SBH269943	USNM 575308	HT Morne D'Enfer	N/A	MK443692
<i>Audantia australis</i>	SBH269944	USNM 575309	HT Morne D'Enfer	N/A	MK443893
<i>Audantia australis</i>	SBH274263	USNM 575305	HT Île-à-Vache	MK444173	MK443699
<i>Audantia australis</i>	SBH274264	USNM 575306	HT Île-à-Vache	MK444174	MK443700
<i>Audantia australis</i>	SBH274265	USNM 575307	HT Île-à-Vache	N/A	MK443902
<i>Audantia australis</i>	SBH274326	USNM 575288	HT Morne Bois Pangnol	MK444175	MK443702
<i>Audantia australis</i>	SBH274328	USNM 575289	HT Morne Tête Boeuf	MK444176	MK443703
<i>Audantia australis</i>	SBH274329	USNM 575290	HT Morne Tête Boeuf	MK444177	MK443904
<i>Audantia australis</i>	SBH274894	USNM 575291	HT Poye	MK444185	MK443911
<i>Audantia australis</i>	SBH275000	SMF99004	DO Road to Pelempito	MK444196	MK443923
<i>Audantia australis</i>	SBH275001	SMF99005	DO Road to Pelempito	N/A	MK443924
<i>Audantia australis</i>	SBH275002	SMF99007	DO Road to Pelempito	N/A	MK443925
<i>Audantia australis</i>	SBH275003	SMF99008	DO Road to Pelempito	MK444197	MK443926
<i>Audantia australis</i>	SBH275010	SMF97897	DO Los Arroyos	MK444202	MK443932
<i>Audantia australis</i>	AY263121	N/A	DO N of Pedernales	N/A	AY263121
<i>Audantia australis</i>	AY263122	N/A	DO Alcoa Rd Pedernales	N/A	AY263122
<i>Audantia breslini</i>	SBH194550	N/A	HT Mole Saint-Nicolas	N/A	AY263018
<i>Audantia breslini</i>	SBH194564	SMF104176	HT Mole Saint-Nicolas	N/A	MK443809
<i>Audantia breslini</i>	SBH194591	SMF104178	HT Bombardopolis	MK444071	MK443809
<i>Audantia breslini</i>	SBH194592	SMF104179	HT Bombardopolis	MK444072	MK443810
<i>Audantia breslini</i>	SBH194602	N/A	HT Bombardopolis	N/A	AY263019
<i>Audantia breslini</i>	SBH194593	USNM 575310	HT Bombardopolis	MK444073	MK443811
<i>Audantia breslini</i>	SBH194594	USNM 575311	HT Bombardopolis	MK444074	MK443812
<i>Audantia breslini</i>	SBH194595	USNM 575312	HT Bombardopolis	MK444075	N/A
<i>Audantia breslini</i>	SBH194625	USNM 575313	HT Bombardopolis	MK444076	AY263020
<i>Audantia breslini</i>	AY263016	N/A	HT Port-de-Paix	N/A	AY263016
<i>Audantia caudalis</i>	SBH269255	SMF104912	HT Gonave	MK444133	MK443683
<i>Audantia cybotes</i>	SBH191752	SMF104187	HT Pestel	MK443988	AY263119
<i>Audantia cybotes</i>	SBH191956	SMF104188	HT Dame Marie	MK443989	AY263042
<i>Audantia cybotes</i>	SBH192018	SMF104190	HT Anse d'Hainault	MK443990	MK443736
<i>Audantia cybotes</i>	SBH192019	SMF104191	HT Anse d'Hainault	MK443991	MK443737
<i>Audantia cybotes</i>	SBH192020	N/A	HT Anse d'Hainault	MK443992	MK443738
<i>Audantia cybotes</i>	SBH192021	N/A	HT Anse d'Hainault	MK443993	MK443739
<i>Audantia cybotes</i>	SBH192022	SMF104192	HT Anse d'Hainault	MK443994	MK443740
<i>Audantia cybotes</i>	SBH192035	SMF104189	HT Dame Marie	MK443995	MK443741

Sample Name	Specimen ID	Museum ID	Abbreviated locality	Cyt b	ND2
<i>Audantia cybotes</i>	SBH192042	N/A	HT Les Irios	MK443996	MK443742
<i>Audantia cybotes</i>	SBH192043	SMF104193	HT Les Irios	MK443997	MK443743
<i>Audantia cybotes</i>	SBH192044	N/A	HT Les Irios	MK443998	MK443744
<i>Audantia cybotes</i>	SBH192279	SMF104194	HT 8KM SSW Baradères	MK444002	MK443749
<i>Audantia cybotes</i>	SBH192280	SMF104195	HT 8KM SSW Baradères	MK444003	MK443750
<i>Audantia cybotes</i>	SBH269030	SMF104196	HT Côteaux	MK444125	MK443859
<i>Audantia cybotes</i>	SBH269046	N/A	HT Bourdon	MK444126	MK443860
<i>Audantia cybotes</i>	SBH269056	N/A	HT Pratt	N/A	MK443861
<i>Audantia cybotes</i>	SBH269061	SMF104197	HT Carcasse	MK444127	MK443682
<i>Audantia cybotes</i>	SBH269455	SMF104200	HT Morne Grand Bois	MK444146	MK443687
<i>Audantia cybotes</i>	SBH269529	SMF104198	HT Morne Desbarrières	MK444148	MK443880
<i>Audantia cybotes</i>	SBH269739	N/A	HT Morne Desbarrières	N/A	MK443881
<i>Audantia cybotes</i>	SBH269767	SMF104199	HT Morne Lézard	MK444154	MK443886
<i>Audantia cybotes</i>	SBH274228	SMF104201	HT Grande Cayemite	MK444166	MK443693
<i>Audantia cybotes</i>	SBH274233	SMF104202	HT Grande Cayemite	MK444168	MK443695
<i>Audantia cybotes</i>	SBH274251	SMF104205	HT Morne Bois Pangnol	MK444170	MK443696
<i>Audantia cybotes</i>	SBH274327	SMF104204	HT Morne Bois Pangnol	N/A	MK443903
<i>Audantia cybotes</i>	SBH274331	SMF104203	HT Grande Cayemite	N/A	MK443705
<i>Audantia cybotes</i>	SBH274497	SMF104206	HT Morne Grand Bois	MK444180	MK443906
<i>Audantia cybotes</i>	SBH274498	SMF104207	HT Morne Grand Bois	MK444181	MK443907
<i>Audantia cybotes</i>	SBH269746	USNM 575319	HT Morne Grand Bois	MK444150	MK443883
<i>Audantia cybotes</i>	SBH274487	USNM 575320	HT Morne Grand Bois	MK444179	MK443905
<i>Audantia cybotes</i>	SBH274499	USNM 575321	HT Morne Grand Bois	MK444182	MK443908
<i>Audantia cybotes</i>	SBH103724	USNM 329124	HT Castillon	MK443963	MK443712
<i>Audantia cybotes</i>	SBH103725	N/A	HT Castillon	MK443964	MK443713
<i>Audantia doris</i>	SBH269270	SMF104210	HT Gonave	N/A	MK443867
<i>Audantia doris</i>	SBH269272	SMF104209	HT Gonave	MK444134	MK443684
<i>Audantia doris</i>	SBH269292	USNM 575322	HT Gonave	MK444140	MK443685
<i>Audantia doris</i>	SBH269293	USNM 575323	HT Gonave	MK444141	MK443686
<i>Audantia higuey</i>	SBH192433	SMF104257	DO Loma El Peñon	MK444011	MK443756
<i>Audantia higuey</i>	SBH267761	N/A	DO Los Limones	MK444105	MK443840
<i>Audantia higuey</i>	SBH274994	SMF97872	DO Bavaro	MK444191	MK443918
<i>Audantia higuey</i>	SBH275016	SMF99025	DO W Santo Domingo	MK444205	MK443938
<i>Audantia higuey</i>	AY263132	N/A	DO Madrigal	N/A	AY263132
<i>Audantia higuey</i>	AY263143	N/A	Not reported	N/A	AY263143
<i>Audantia higuey</i>	KU316731	KU316731	DO Santo Domingo	N/A	AY263133
<i>Audantia higuey</i>	KU316732	KU316732	DO Santo Domingo	N/A	AY263134
<i>Audantia higuey</i>	KU316733	KU316733	DO Santo Domingo	N/A	AY263135

Sample Name	Specimen ID	Museum ID	Abbreviated locality	Cyt b	ND2
<i>Audantia higuey</i>	KU316734	KU316734	DO Santo Domingo	N/A	AY263136
<i>Audantia higuey</i>	KU316735	KU316735	DO Santo Domingo	N/A	AY263137
<i>Audantia higuey</i>	USNM 329101	USNM 329101	DO El Valle	MK444213	MK443946
<i>Audantia higuey</i>	USNM 329102	USNM 329102	DO El Valle	MK444214	MK443947
<i>Audantia higuey</i>	USNM 329103	USNM 329103	DO El Valle	MK444215	MK443948
<i>Audantia higuey</i>	USNM 329104	USNM 329104	DO El Valle	MK444216	MK443949
<i>Audantia higuey</i>	USNM 329105	USNM 329105	DO El Valle	MK444217	MK443950
<i>Audantia higuey</i>	USNM 329107	USNM 329107	DO Sabana de la Mar	MK444218	MK443951
<i>Audantia higuey</i>	USNM 329108	USNM 329108	DO Sabana de la Mar	MK444219	MK443952
<i>Audantia higuey</i>	USNM 329109	USNM 329109	DO Sabana de la Mar	MK444220	MK443953
<i>Audantia higuey</i>	USNM 329110	USNM 329110	DO Sabana de la Mar	MK444221	MK443954
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH191637	SMF104211	HT Carisse	MK443972	MK443721
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH191696	SMF104772	HT Bernard	N/A	MK443723
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH191697	SMF104213	HT Bernard	MK443974	MK443724
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH191698	SMF104214	HT Bernard	MK443975	MK443725
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH191709	SMF104215	HT Croix-des-Bouquets	MK443978	AY263117
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH192416	SMF104216	HT Ca Soleil	MK444007	AY263118
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH192418	SMF104217	HT Ca Soleil	MK444009	MK443754
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH192434	SMF104219	DO Loma El Peñon	MK444012	MK443757
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH192439	SMF104218	DO Miches	MK444013	MK443758
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH192464	N/A	DO Las Lagunas	MK444014	N/A
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH192465	SMF104220	DO Loma Herradura	MK444015	MK443759
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH192997	SMF104951	DO Playa Chiquita	MK444025	MK443768
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193030	SMF104952	DO Martínez	MK444026	MK443769
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193031	SMF104953	DO Martínez	MK444027	MK443770
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193032	N/A	DO Martínez	MK444028	MK443771
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193036	SMF104954	DO Martínez	MK444029	MK443772
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193071	SMF104955	DO Cotuí	MK444030	MK443773
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193072	SMF104956	DO Cotuí	MK444031	MK443774
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193073	SMF104957	DO Cotuí	MK444032	MK443775
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193074	SMF104958	DO Cotuí	MK444033	MK443776
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193160	SMF104221	DO Loma Quita Espuela	MK444034	MK443777
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193163	SMF104959	DO Loma Quita Espuela	MK444037	MK443780
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193164	SMF104960	DO Loma Quita Espuela	MK444038	MK443781
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193227	SMF104222	DO Tenares	MK444040	MK443782
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193244	SMF104223	DO Maimón	MK444041	MK443783
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193249	SMF104224	DO Punta Burén	MK444042	MK443784
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193250	SMF104962	DO Punta Burén	MK444043	MK443785
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193251	SMF104963	DO Punta Burén	MK444044	MK443786

Sample Name	Specimen ID	Museum ID	Abbreviated locality	Cyt b	ND2
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193252	N/A	DO Punta Burén	MK444045	MK443787
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193260	SMF104225	DO Villa Elisa	MK444046	MK443788
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193261	SMF104964	DO Villa Elisa	MK444047	MK443789
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193319	SMF104969	DO Guácara	MK444050	MK443791
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193326	N/A	DO Loma Gajo del Rodeo	MK444052	MK443793
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194368	SMF104228	DO Loma Monte Bonito	MK444053	N/A
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194369	SMF104229	DO Loma Monte Bonito	MK444054	MK443794
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194381	SMF104226	DO Apolinar Perdomo	MK444058	MK443798
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194382	SMF104227	DO Apolinar Perdomo	MK444059	MK443799
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194455	SMF104230	DO Loma del Curro	MK444063	MK443802
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194456	SMF104231	DO Loma del Curro	MK444064	MK443803
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194491	SMF104232	DO Cacique Henriquillo	MK444068	N/A
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194532	N/A	HT Mole Saint-Nicolas	N/A	MK443807
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194562	SMF104233	HT Douceur	MK444069	MK443808
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266271	SMF104234	DO El Azul	MK444079	MK443815
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266272	SMF104235	DO El Azul	MK444080	MK443816
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266342	SMF104236	DO Rosa de la Piedra	MK444082	MK443818
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266344	SMF104238	DO Rosa de la Piedra	MK444084	MK443820
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266346	SMF104237	DO Calimetes	MK444086	MK443822
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266351	N/A	DO Rosa de la Piedra	MK444087	MK443823
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266352	N/A	DO Rosa de la Piedra	MK444088	MK443824
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266747	N/A	DO Carmona	MK444092	N/A
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266936	SMF104239	DO Sabana de la Mar	MK444093	MK443828
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266937	SMF104240	DO Sabana de la Mar	MK444094	MK443829
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH267609	SMF104241	DO Puerto Escondido	MK444103	MK443838
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH267616	SMF104242	DO Los Pinos	MK444104	MK443839
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH267805	N/A	DO El Valle	MK444106	MK443841
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH267806	N/A	DO El Valle	MK444107	MK443842
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH267807	N/A	DO El Valle	MK444108	MK443843
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH268655	SMF104974	HT Furcy	MK444109	MK443844
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH268657	SMF104243	HT Furcy	MK444110	MK443845
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH268682	SMF104244	HT Bonga	MK444114	MK443849
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269245	SMF104247	HT Gonave	MK444128	MK443862
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269247	SMF104245	HT Gonave	MK444130	MK443864
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269249	SMF104246	HT Gonave	MK444132	MK443866
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269279	SMF104248	HT Anse-à-Galets	MK444136	MK443869
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269280	SMF104249	HT Anse-à-Galets	MK444137	MK443870
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269281	SMF104250	HT Anse-à-Galets	MK444138	MK443871
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269298	SMF104252	HT Chinchiron	MK444142	MK443873

Sample Name	Specimen ID	Museum ID	Abbreviated locality	Cyt b	ND2
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269299	SMF104976	HT Chinchiron	MK444143	MK443874
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269301	SMF104251	HT Ouest	N/A	MK443875
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269307	SMF104975	HT Ouest	MK444144	MK443877
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269934	N/A	HT Morne Boeuf	MK444158	MK443891
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269945	SMF104253	HT Morne Basile	MK444159	MK443894
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269946	SMF104254	HT Morne Basile	MK444160	MK443895
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269952	SMF104255	HT Morne Basile	MK444164	MK443899
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269953	SMF104256	HT Morne Boeuf	MK444165	MK443900
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH191607	USNM 575355	HT Thomazeau	MK443971	MK443720
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH191638	USNM 575356	HT Carisse	MK443973	MK443722
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH191707	USNM 575357	HT Bernard	MK443976	MK443726
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH191708	USNM 575358	HT Bernard	MK443977	MK443727
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH192417	USNM 575343	HT Ca Soleil	MK444008	MK443753
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH192421	USNM 575344	HT Ca Soleil	MK444010	MK443755
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH192996	USNM 575324	DO Playa Chiquita	MK444024	MK443767
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193161	USNM 575333	DO Loma Quita Espuela	MK444035	MK443778
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193162	USNM 575334	DO Loma Quita Espuela	MK444036	MK443779
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193263	USNM 575340	DO Maimón	MK444048	MK443790
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH193324	USNM 575342	DO Paso de Bao	MK444051	MK443792
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194370	USNM 575325	DO Loma Monte Bonito	MK444055	MK443795
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194371	USNM 575326	DO Loma Monte Bonito	MK444056	MK443796
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194372	USNM 575327	DO Loma Monte Bonito	MK444057	MK443797
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194383	USNM 575328	DO Apolinar Perdomo	MK444060	MK443800
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194384	USNM 575329	DO Apolinar Perdomo	MK444061	N/A
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194457	USNM 575330	DO Loma del Curro	MK444065	MK443804
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194458	USNM 575331	DO Loma del Curro	MK444066	MK443805
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194459	USNM 575332	DO Loma del Curro	MK444067	MK443806
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH194563	USNM 575359	HT Douceur	MK444070	N/A
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266273	USNM 575341	DO El Azul	MK444081	MK443817
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266343	USNM 575335	DO Rosa de la Piedra	MK444083	MK443819
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266345	USNM 575336	DO Rosa de la Piedra	MK444085	MK443821
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266938	USNM 575337	DO Sabana de la Mar	MK444095	MK443830
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266939	USNM 575338	DO Sabana de la Mar	MK444096	MK443831
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH266941	USNM 575339	DO Sabana de la Mar	MK444097	MK443832
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH268659	USNM 575360	HT Furcy	MK444111	MK443846
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH268660	USNM 575361	HT Furcy	MK444112	MK443847
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH268661	USNM 575362	HT Furcy	MK444113	MK443848
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269246	USNM 575345	HT Gonave	MK444129	MK443863
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269248	USNM 575346	HT Gonave	MK444131	MK443865

Sample Name	Specimen ID	Museum ID	Abbreviated locality	Cyt b	ND2
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269278	USNM 575348	HT Anse-à-Galets	MK444135	MK443868
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269282	USNM 575349	HT Anse-à-Galets	MK444139	MK443872
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269306	USNM 575363	HT Ouest	N/A	MK443876
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269357	USNM 575350	HT Anse-à-Galets	MK444145	MK443878
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269933	USNM 575351	HT Morne Boeuf	MK444157	MK443890
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269947	USNM 575352	HT Morne Basile	MK444161	MK443896
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269948	USNM 575353	HT Morne Basile	MK444162	MK443897
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH269951	USNM 575354	HT Morne Basile	MK444163	MK443898
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH102931	N/A	DO Los Pinos	MK443962	MK443711
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH161505	USNM 329096	DO Cacique Enriquillo	MK444210	AY263093
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH161620	USNM 329100	DO Río Limpio CREAM	MK443968	MK443718
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH191605	SMF104212	HT Thomazeau	MK443969	AY263116
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH191606	SMF104948	HT Thomazeau	MK443970	MK443719
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH274988	SMF97863	DO La Romana	MK444186	MK443912
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH274989	N/A	DO La Romana	MK444187	MK443913
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH274990	SMF97867	DO El Seibo	MK444188	MK443914
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH274991	SMF97868	DO El Seibo	MK444189	MK443915
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH274993	SMF97870	DO Bávaro	N/A	MK443917
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH274996	SMF97876	DO El Portillo	MK444193	MK443707
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH274997	SMF97881	DO El Limón	MK444194	MK443920
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH274998	SMF97884	DO El Limón	MK444195	MK443921
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH274999	N/A	DO Boca Chica	N/A	MK443922
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH275011	SMF97898	DO Ébano Verde	MK444203	MK443933
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH275012	N/A	DO Puerto Plata	N/A	MK443934
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH275013	SMF99018	DO Loma Teleférico	MK444204	MK443935
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH275014	SMF99021	DO Yásica Arriba	N/A	MK443936
<i>Audantia hispaniolae</i>	SBH275015	SMF99024	DO Yásica Arriba	N/A	MK443937
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263027	N/A	DO Pepillo Salcedo	N/A	AY263027
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263028	N/A	DO Monte Cristi	N/A	AY263028
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263029	N/A	DO Cayo Monte Grande	N/A	AY263029
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263030	N/A	DO Cayo Monte Grande	N/A	AY263030
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263031	N/A	DO Isla Cabras	N/A	AY263031
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263032	N/A	DO Isla Cabras	N/A	AY263032
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263033	N/A	DO Isla Cabras	N/A	AY263033
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263034	N/A	DO Isla Cabras	N/A	AY263034
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263035	N/A	DO Isla Cabras	N/A	AY263035
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263043	N/A	DO Sosua	N/A	AY263043
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263044	N/A	DO Sosua	N/A	AY263044
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263045	N/A	DO Sosua	N/A	AY263045

Sample Name	Specimen ID	Museum ID	Abbreviated locality	Cyt b	ND2
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263046	N/A	DO Sosua	N/A	AY263046
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263047	N/A	DO Sosua	N/A	AY263047
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263053	N/A	DO San Francisco de Macorís	N/A	AY263053
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263054	N/A	DO San Francisco de Macorís	N/A	AY263054
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263055	N/A	DO San Francisco de Macorís	N/A	AY263055
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263056	N/A	DO San Francisco de Macorís	N/A	AY263056
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263057	N/A	DO San Francisco de Macorís	N/A	AY263057
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263063	N/A	DO Hato Mayor	N/A	AY263063
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263064	N/A	DO Hato Mayor	N/A	AY263064
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263065	N/A	DO Hato Mayor	N/A	AY263065
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263066	N/A	DO Hato Mayor	N/A	AY263066
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263067	N/A	DO Hato Mayor	N/A	AY263067
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263073	N/A	DO Bonao	N/A	AY263073
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263074	N/A	DO Nagua	N/A	AY263074
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263075	N/A	DO Los Haitises	N/A	AY263075
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263076	N/A	DO Los Haitises	N/A	AY263076
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263077	N/A	DO Los Haitises	N/A	AY263077
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263078	N/A	DO Los Haitises	N/A	AY263078
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263079	N/A	DO Los Haitises	N/A	AY263079
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263080	N/A	DO Los Haitises	N/A	AY263080
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263081	N/A	DO Miches	N/A	AY263081
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263082	N/A	DO Miches	N/A	AY263082
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263083	N/A	DO Miches	N/A	AY263083
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263084	N/A	DO Miches	N/A	AY263084
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263085	N/A	DO Miches	N/A	AY263085
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263086	N/A	DO Sánchez	N/A	AY263086
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263087	N/A	DO Las Terrenas	N/A	AY263087
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263088	N/A	DO Las Terrenas	N/A	AY263088
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263089	N/A	DO Las Terrenas	N/A	AY263089
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263090	N/A	DO Las Terrenas	N/A	AY263090
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263091	N/A	DO Las Terrenas	N/A	AY263091
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263097	N/A	DO Copey	N/A	AY263097
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263098	N/A	DO Dajabón	N/A	AY263098
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263099	N/A	DO Los Hidalgos	N/A	AY263099
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263100	N/A	DO Los Hidalgos	N/A	AY263100
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263101	N/A	DO Los Hidalgos	N/A	AY263101
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263102	N/A	DO Los Hidalgos	N/A	AY263102

Sample Name	Specimen ID	Museum ID	Abbreviated locality	Cyt b	ND2
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263103	N/A	DO Los Hidalgos	N/A	AY263103
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263104	N/A	DO Maizal	N/A	AY263104
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263105	N/A	DO San Juan	N/A	AY263105
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263106	N/A	DO San Juan	N/A	AY263106
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263107	N/A	DO San Juan	N/A	AY263107
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263108	N/A	DO San Juan	N/A	AY263108
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263109	N/A	DO San Juan	N/A	AY263109
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263110	N/A	DO Comendador	N/A	AY263110
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263111	N/A	DO Comendador	N/A	AY263111
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263112	N/A	DO Comendador	N/A	AY263112
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263113	N/A	DO Comendador	N/A	AY263113
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263114	N/A	DO Comendador	N/A	AY263114
<i>Audantia hispaniolae</i>	AY263115	N/A	DO Aguacate	N/A	AY263115
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU290359	KU290359	DO El Azul	MK443958	MK443708
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU290360	KU290360	DO El Azul	MK443959	MK443709
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316466	KU316466	DO Los Yayas	N/A	AY263094
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316467	KU316467	DO Los Yayas	N/A	AY263095
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316468	KU316468	DO Los Yayas	N/A	AY263096
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316477	KU316477	DO Neyba	N/A	AY263092
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316726	KU316726	DO Boca Chica	N/A	AY263058
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316727	KU316727	DO Boca Chica	N/A	AY263059
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316728	KU316728	DO Boca Chica	N/A	AY263060
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316729	KU316729	DO Boca Chica	N/A	AY263061
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316794	KU316794	DO Bayahibe	N/A	AY263068
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316851	KU316851	DO La Vega	N/A	AY263048
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316852	KU316852	DO La Vega	N/A	AY263049
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316853	KU316853	DO La Vega	N/A	AY263050
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316855	KU316855	DO La Vega	N/A	AY263051
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316860	KU316860	DO La Vega	N/A	AY263052
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316863	KU316863	DO Bonao	N/A	AY263069
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316864	KU316864	DO Bonao	N/A	AY263070
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316866	KU316866	DO Bonao	N/A	AY263071
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316867	KU316867	DO Bonao	N/A	AY263072
<i>Audantia hispaniolae</i>	KU316898	KU316898	DO La Romana	N/A	AY263062
<i>Audantia hispaniolae</i>	USNM 329094	USNM 329094	DO Sabana de la Mar	N/A	MK443942
<i>Audantia hispaniolae</i>	USNM 329095	USNM 329095	DO Sabana de la Mar	MK444209	MK443943
<i>Audantia hispaniolae</i>	USNM 329097	USNM 329097	DO Cacique Enriquillo	MK444211	MK443944
<i>Audantia hispaniolae</i>	USNM 329098	USNM 329098	DO Cacique Enriquillo	MK444212	MK443945
<i>Audantia longitibialis</i>	KU317191	KU317191	DO Los Tres Charcos	N/A	AY263010




Sample Name	Specimen ID	Museum ID	Abbreviated locality	Cyt b	ND2
<i>Audantia longitibialis</i>	USNM 549616	USNM 549616	DO Pedernales	N/A	AY263009
<i>Audantia marcanoï</i>	AY263005	N/A	DO Recodo	N/A	AY263005
<i>Audantia marcanoï</i>	AY263006	N/A	DO Recodo	N/A	AY263006
<i>Audantia ravifaux</i>	SBH274992	SMF97869	DO Bávaro	MK444190	MK443916
<i>Audantia ravifaux</i>	SBH274995	SMF97873	DO Bávaro	MK444192	MK443919
<i>Audantia ravifaux</i>	AY263123	N/A	DO La Romana	N/A	AY263123
<i>Audantia ravifaux</i>	AY263124	N/A	DO La Romana	N/A	AY263124
<i>Audantia ravifaux</i>	AY263125	N/A	DO La Romana	N/A	AY263125
<i>Audantia ravifaux</i>	AY263126	N/A	DO La Romana	N/A	AY263126
<i>Audantia ravifaux</i>	AY263127	N/A	DO Punta Cana Docks	N/A	AY263127
<i>Audantia ravifaux</i>	AY263128	N/A	DO Punta Cana Docks	N/A	AY263128
<i>Audantia ravifaux</i>	AY263129	N/A	DO Punta Cana Docks	N/A	AY263129
<i>Audantia ravifaux</i>	AY263130	N/A	DO Punta Cana Docks	N/A	AY263130
<i>Audantia ravifaux</i>	AY263131	N/A	DO Punta Cana Docks	N/A	AY263131
<i>Audantia ravifaux</i>	KU316797	KU316797	DO Isla Saona	N/A	AY263141
<i>Audantia ravifaux</i>	KU316829	KU316829	DO Isla Catalina	N/A	AY263142
<i>Audantia saxatilis</i>	SBH194433	SMF104303	DO Manantiales	MK444062	MK443801
<i>Audantia saxatilis</i>	SBH266697	N/A	DO La Zurza	MK444089	MK443825
<i>Audantia saxatilis</i>	AY263021	N/A	DO Canoa	N/A	AY263021
<i>Audantia saxatilis</i>	AY263022	N/A	DO Monte Río	N/A	AY263022
<i>Audantia saxatilis</i>	AY263023	N/A	DO Puerto Escondido	N/A	AY263023
<i>Audantia saxatilis</i>	AY263024	N/A	DO Baní	N/A	AY263024
<i>Audantia saxatilis</i>	AY263025	N/A	DO Baní	N/A	AY263025
<i>Audantia saxatilis</i>	KU317446	KU317446	DO Neyba	N/A	AY263026
<i>Audantia shrevei</i>	SBH193297	USNM 575376	DO Valle de Bao	MK444049	AY263036
<i>Audantia shrevei</i>	AY263037	N/A	DO San José de Ocoa	N/A	AY263037
<i>Audantia shrevei</i>	AY263038	N/A	DO San José de Ocoa	N/A	AY263038
<i>Audantia shrevei</i>	AY263039	N/A	DO San José de Ocoa	N/A	AY263039
<i>Audantia shrevei</i>	AY263040	N/A	DO San José de Ocoa	N/A	AY263040
<i>Audantia shrevei</i>	AY263041	N/A	DO San José de Ocoa	N/A	AY263041
<i>Audantia strahmi</i>	SBH192664	SMF104773	DO Hoyo de Pelempito	MK444021	N/A
<i>Audantia strahmi</i>	AY263007	N/A	DO Rd to Los Mercedes	N/A	AY263007
<i>Audantia strahmi</i>	AY263008	N/A	DO Aguacate	N/A	AY263008
<i>Ctenonotus cristatellus</i>	MVZ235204	MVZ235204	US Bosque Estatal	MK443960	MK443679
<i>Ctenonotus distichus</i>	SBH193223	SMF104946	DO Tenares	MK444039	AY263004


THE FIRST RECORD OF PARASITISM BY *FORCIPOMYIA*
(DIPTERA: CERATOPOGONIDAE) IN CUBAN ODONATES

**Primer reporte de parasitismo por *Forcipomyia*
(Diptera: Ceratopogonidae) en odonatos cubanos**

Adrian Trapero-Quintana¹, Yusdiel Torres-Cambas², Anais Rivas-Torres^{3a},
Sónia Ferreira⁴ & Adolfo Cordero-Rivera^{3b}

¹ Departamento de Biología Animal y Humana, Facultad de Biología, Universidad de La Habana, Cuba.

² Departamento de Biología y Geografía, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad de Oriente, Santiago de Cuba, Cuba;  orcid.org/0000-0003-2312-2329; ³ ECOEVO Lab, E.E. Forestal, Universidade de Vigo, Campus Universitario, 36005 Pontevedra, Spain; ^{3a}  orcid.org/0000-0002-5527-0564; ^{3b}  orcid.org/0000-0002-5087-3550.

⁴ CIBIO/InBIO - Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos da Universidade do Porto, Vairão, 4485-661 Vairão, Portugal;  orcid.org/0000-0002-6884-3966. Correspondence: trapero76@gmail.com.

ABSTRACT

Several species of biting midges of the genus *Forcipomyia* are frequently found attached to the wings of adult odonates, acting as parasites by sucking haemolymph from the wing veins. Here we report the first finding of *F. incubans* on odonates in the peninsula of Zapata, Cuba. We found the midge on the wings of *Erythrodiplax simplicicollis*, *E. umbrata*, *Crocothemis servilia*, and in the wings and body of *Perithemis domitia*, all species belonging to the family Libellulidae. This is the first record of this interaction for the Antilles.

Keywords: midges, ectoparasite, dragonflies, Anisoptera.

RESUMEN

Diversas especies de moscas del género *Forcipomyia*, se encuentran con frecuencia adheridas a las alas de los odonatos adultos, succionando hemolinfa de las venas alares como ectoparásitos. En el presente trabajo se registra por primera vez *Forcipomyia incubans* en odonatos de la península de Zapata, Cuba. Los dípteros fueron encontrados en las alas de *Erythrodiplax simplicicollis*, *E. umbrata* y *Crocothemis servilia*, así como en las alas y el cuerpo de *Perithemis domitia* (todas de la familia Libellulidae). Este es el primer reporte de esta interacción para las Antillas.

Palabras clave: mosca enana, ectoparásito, libélulas, Anisoptera.

INTRODUCTION

Adult odonates are the dominant predators in small streams and ponds (Suhling *et al.*, 2015), and a main component of freshwater ecosystems. They are prey of vertebrates, but surprisingly they have no parasitoids, except during the egg stage (e.g. Santolamazza *et al.*, 2011). However, there is a subgenus of biting midge, *Pterobosca*, genus *Forcipomyia*, with worldwide distribution, which has 23 species (Borkent and Wirth, 1997; Borkent, 2012), many of them specialised in attacking adult dragonflies. Some other species placed in different subgenera of *Forcipomyia* are also found on wings of odonates (Borkent, 2012). In Europe, *Forcipomyia paludis* is known to attack more than 70 species of dragonflies (Martens *et al.*, 2007; Vinko *et al.*, 2017; Cordero-Rivera *et al.*, 2019). In Asia, there

are several species associated to odonates like *F. latipes*, *F. fidens* (Macfie, 1936a), *F. aerobates* (Macfie, 1936b), *F. tokunagai* (Naraoka, 1999) and *F. debenhamae* (Orr and Cranston, 1997), and a review of pictures of odonates from Cambodia revealed a high incidence of one unidentified species of *Forcipomyia* (Kosterin *et al.*, 2012). Odonates from Yunnan (China) and from the Fiji islands, have been also observed with *Forcipomyia* in their wings (A. Cordero Rivera, per. obs). One species has been described from odonates from Aldabra Atoll in the Indian Ocean (Wirth and Ratanaworabhan, 1976). Apparently the subgenus *Pterobosca* is rare in Africa, with only one species described from Liberia in association with odonates (Macfie, 1926).

In America three species of the subgenus *Pterobosca* have been recorded, but only one, *F. incubans*, as a parasite of adult odonates, being common and widespread (Macfie, 1936a; Clastrier and Legrand, 1984, 1990; Marino and von Ellenrieder, 1999; Guillermo-Ferreira and Vilela, 2013). To our knowledge, this interaction between odonates and biting midges has never been recorded in the Antilles.

OBJECTIVES

- We describe the finding of *Forcipomyia* on the wings of odonates in Cuba.

MATERIALS AND METHODS

From 18-22 June 2017 and 10-13 January 2018, seven localities were visited within the Zapata Swamp in a general survey of Odonata for the region. Odonates were captured with entomological nets, identified *in situ*, and some voucher specimens were retained and preserved at the Museum Felipe Poey of the University of La Havana, Cuba.

We found that part of the individuals had small Diptera attached to the wings or body. Therefore, we collected a few of these specimens for further identification. The flies were studied at the Scanning Electron Microscopy facilities of Centro de Apoyo Científico-Tecnológico á Investigación (CACTI, University of Vigo).

The identification of the Odonata species was made through the available specialized bibliography, including Alayo (1968), Needham *et al.* (2000), Trapero-Quintana and Naranjo López (2004) and Westfall and May (2006). The flies were found to belong to the genus *Forcipomyia*, which is a worldwide parasite of odonates (Wildermuth and Martens, 2007). We compared the specimens collected with the other species of *Forcipomyia* known to occur in odonates in America, following Clastrier and Legrand (1984, 1990).

RESULTS

In June 2017, we found a midge belonging to the genus *Forcipomyia* attached to the wings of libellulids at the Hondones locality, 22.232496 N -81.106734 W (datum WGS84), but not at the other localities sampled. Species parasitized at Hondones locality included *Erythrodiplox simplicicollis*, *E. umbrata*, *Crocothemis servilia*, and *Perithemis domitia*. All midges were found attached to the wings of the odonates (Fig. 1), but in *P. domitia*, a midge was found on the thorax (Fig. 1B), which is unusual. In January 2018, we found only one male of *P. domitia* with one midge, at Maneadero, 22.405980N -81.622298 W (datum WGS84), (Hondones was not sampled). We did not find parasitism on damselflies in both sampling periods. The specimens of *Forcipomyia* collected match the description of *F. (Pterobosca) incubans* by Clastrier and Legrand (1984), the most widespread species of this genus parasitizing odonates in the American continent.

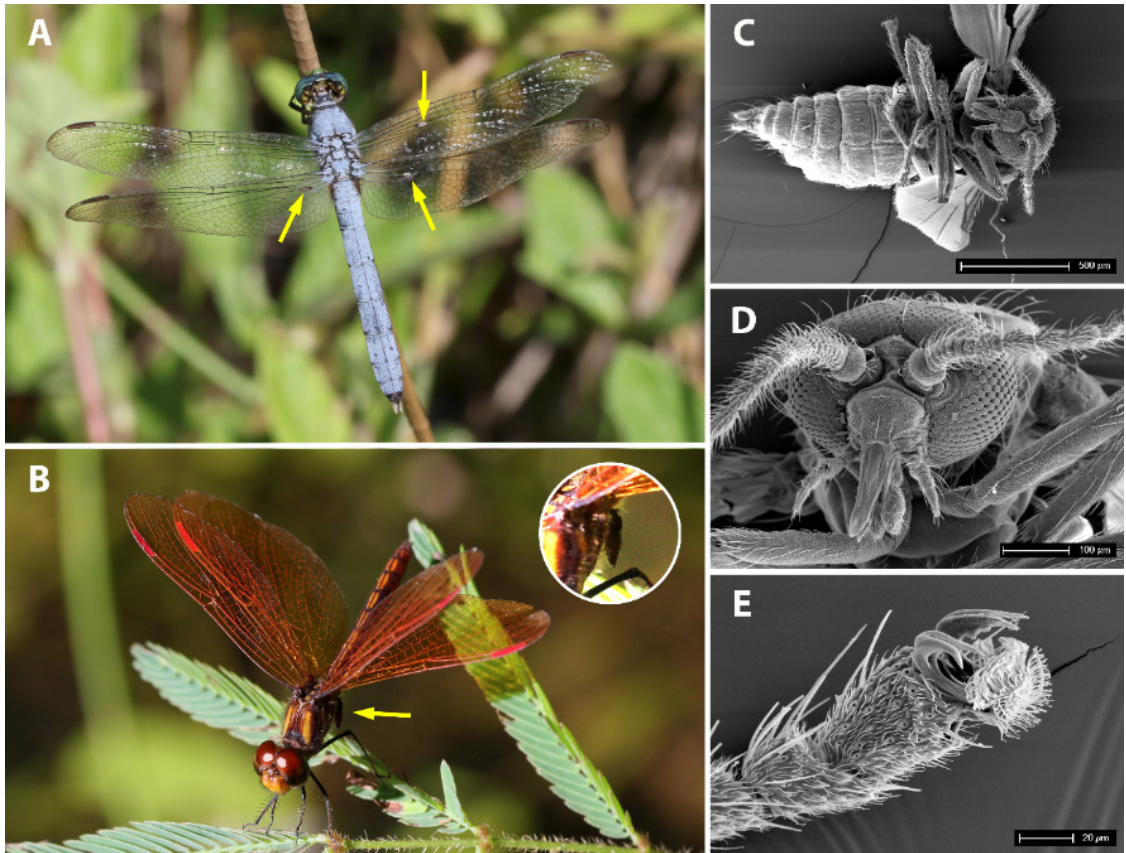


Figure 1. A-E. Parasitism by *Forcipomyia incubans* on Cuban Odonata. All pictures taken at Hondones (Zapata Peninsula). A, male *Erythemis simplicicollis* with three midges on the wings, indicated by the arrows. B, male *Perithemis domitia* with a midge on the left side of the thorax, indicated by the arrow, and shown enlarged in the circular insert. C-E, ventral view, head and leg of a midge collected from a male *E. simplicicollis*.

DISCUSSION

We report here the first case of biting-midge parasitism on Cuban odonates. *Forcipomyia* (*Pterobosca*) *incubans* is the species commonly found in America associated with Odonata wings, and a predictive model based on habitat characteristics, includes Cuba as a highly probable area for the species (Guillermo-Ferreira and Vilela, 2013). Furthermore, the species reported as being parasitized by *F. incubans* commonly belong to the genera *Erythrodiplax* and *Erythemis* (Marino and von Ellenrieder, 1999; Guillermo-Ferreira and Vilela, 2013), the same that were parasitized in Cuba. However, in some regions, *F. incubans* may parasitize other libellulids, particularly of the genera *Uracis* and *Orthemis*, or even other families like Aeshnidae (Clastrier and Legrand, 1990).

Huerta (2006) reviewed the records of *F. incubans* on Odonata, and found only two records on a zygopteran, and the majority in Libellulidae. As far as we know, the finding of a midge attached to the thorax of an odonate has not been reported in America. However, this behaviour has been observed in Brazil (Cordero-Rivera, unpublished). Some species of *Forcipomyia* that parasitize odonates have been found on the thorax of damselflies in Borneo (Orr and Cranston, 1997), and also in Europe (Wildermuth and Martens, 2007). There is one observation of several biting midges attacking an emerging dragonfly in NW Spain, including feeding on the eye and the abdomen of the dragonfly (Cordero-Rivera *et al.*, 2019). Therefore, biting midges may attack other

parts of dragonflies and not only the wings, which is the usual behaviour. It remains a future challenge to demonstrate if this interaction has deleterious effects on the odonates, or if the midges are mainly phoretic, as some have suggested (Orr and Cranston, 1997). Detailed observations of the European *F. paludis* suggest that the midges drain a significant amount of haemolymph and therefore are true parasites (Wildermuth and Martens, 2007), a fact that was assumed by the first students of this interaction (Macfie, 1926).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Yoandis García Correa specialist of Biosphere Reserve Ciénaga de Zapata for guiding us in the reserve. Many thanks to Dennis Paulson for his suggestions to improve our English. Funding was provided by a grant from the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness to ACR, which included FEDER funds (CGL2014-53140-P). S.F. was funded by the project PORBIOTA - Portuguese E-Infrastructure for Information and Research on Biodiversity (POCI-01-0145-FEDER-022127), supported by Operational Thematic Program for Competitiveness and Internationalization (POCI), under the PORTUGAL 2020 Partnership Agreement, through the European Regional Development Fund (FEDER). We thank the anonymous reviewers of the manuscript.

LITERATURE CITED

- Alayo, P. 1968. Las libélulas de Cuba (Insecta-Odonata). *Torreia* (Nueva Serie), 2: 1–102.
- Borkent, A. 2012. *World species of biting midges*. Privately published by the author.
- Borkent, A., & W. W. Wirth. 1997. World species of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 233: 1–257.
- Clastrier, J., & J. Legrand. 1984. *Forcipomyia* (*Pterobosca*) *pinheyi* nouvelle espèce de l’Ile Maurice parasite des ailes de libellules et nouvelles localisations du sous-genre [Diptera, Ceratopogonidae; Odonata]. *Revue Francaise d’Entomologie*, 6(4): 173–180.
- Clastrier, J., & J. Legrand. 1990. *Forcipomyia* (*Pterobosca*) *incubans* (Macfie) et *F. (Trichohelea) macheti* sp. nov., parasites des ailes de libellules en Guyane Française (Diptera, Ceratopogonidae; Odonata). *Revue Francaise d’Entomologie*, 12(4): 167–170.
- Cordero-Rivera, A., A. Romeo Barreiro, & M. Cabana-Otero. 2019. *Forcipomyia paludis* in the Iberian Peninsula, with notes on its behaviour. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* (S.E.A.), 64: 243–250.
- Guillermo-Ferreira, R., & D. S. Vilela. 2013. New records of *Forcipomyia* (*Pterobosca*) *incubans* (Diptera: Ceratopogonidae) parasitizing wings of Odonata in Brazil. *Biota Neotropica*, 13(1): 360–362.
- Huerta, H. (2006). Nuevo registro de *Forcipomyia* (*Pterobosca*) *incubans* (MacFie) (Diptera: Ceratopogonidae) como parásito de Odonata. *Acta Zoologica Mexicana Nueva Serie*, 22(3): 157–158.
- Kosterin, O. E., G. Chartier, J. Holden, & F. S. Mey. 2012. New records of Odonata from Cambodia, based mostly on photographs. *Cambodian Journal of Natural History*, 2012(2): 150–163.

- Macfie, J. W. S. 1926. Ceratopogonidae from the wings of Dragonflies. *Tijdschrift Voor Entomologie*, 75: 265–283.
- Macfie, J. W. S. 1936a. Four species of Ceratopogonidae (Diptera) from the wings of insects. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series B, Taxonomy*, 5 (12): 227–230.
- Macfie, J. W. S. 1936b. Two new species of Ceratopogonidae (Diptera) from the wings of dragonflies. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series B, Taxonomy*, 5(3): 62–64.
- Marino, P. I., & N. von Ellenrieder. 1999. New records of *Forcipomyia (Pterobosca) incubans* (Macfie) (Diptera: Ceratopogonidae) on Libellulids (Anisoptera). *Notulae Odonatologicae*, 5(3): 38–39.
- Martens, A., H. Ehmman, G. Peitzner, P. Peitzner, & H. Wildermuth. 2007. European Odonata as hosts of *Forcipomyia paludis* (Diptera: Ceratopogonidae). *International Journal of Odonatology*, 11(1): 59–70.
- Naraoka, H. 1999. On the *Forcipomyia (Pterobosca) tokunagai* Oka and *Asahina* (Diptera: Ceratopogonidae). *Journal of the Natural History of Aomori*, 4: 17–21.
- Needham, J. G., M.J. Westfall, & M. L. May. 2000. *Dragonflies of North America*. Scientific Publishers, Gainesville, Florida, USA.
- Orr, A. G., & P. S. Cranston. 1997. Hitchhiker or parasite? A ceratopogonid midge and its odonate host. *Journal of Natural History*, 31(12): 1849-1858. <http://doi.org/10.1080/00222939700770961>
- Santolamazza, S., E. Baquero, & A. Cordero-Rivera. 2011. Incidence of *Anagrus obscurus* (Hymenoptera: Mymaridae) egg parasitism on *Calopteryx haemorrhoidalis* and *Platycnemis pennipes* (Odonata: Calopterygidae: Platycnemididae) in Italy. *Entomological Science*, 14(3): 366-369. <http://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2011.00454.x>
- Suhling, F., G. Sahlén, S. Gorb, V. J. Kalkman, K. D. B. Dijkstra, & J. van Tol. 2015. Order Odonata. In J. Thorp & D. C. Rogers (Eds.), *Ecology and General Biology: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates* (4th ed., pp. 893-932). Amsterdam: Academic Pres., Amsterdam, The Netherlands.
- Trapero-Quintana, A. D., & J. C. Naranjo López. 2004. Clave de identificación para los adultos de las especies del orden Odonata presentes en Cuba. *Boletín de La S.E.A*, 35: 171–180.
- Vinko, D., D. Kulijer, M. Billqvist, & A. Martens. 2017. The biting midge *Forcipomyia paludis* (Macfie, 1936) (Diptera: Ceratopogonidae) in Slovenia, Bosnia and Herzegovina, Croatia and Sweden. *Natura Sloveniae*, 19(1): 5–21.
- Westfall, M. J., & M. L. May. 2006. *Damselflies of North America* (Revised ed). Gainesville, Florida: Scientific Publishers, Gainesville, Florida, USA.
- Wildermuth, H., & A. Martens. 2007. The feeding action of *Forcipomyia paludis* (Diptera: Ceratopogonidae), a parasite of Odonata imagines. *International Journal of Odonatology*, 10: 249–255.



Wirth, W. W., & N. C. Ratanaworabhan. 1976. A new species of parasitic midge *Forcipomyia* (*Pterobosca*) from Aldabra, with descriptions of its presumed larva and pupa and systematic notes on the subgenera of *Forcipomyia* (Ceratopogonidae). *Systematic Entomology*, 1(3): 241–245.

[Recibido: 07 de enero, 2019. Aceptado para publicación: 25 de abril, 2019]

HÁBITATS DE CRÍA DE *Aedes aegypti* (DIPTERA: CULICIDAE) EN JUTIAPA, GUATEMALA

Characterization of the breeding habitats of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Jutiapa, Guatemala

Milton Vinicio Monzón¹, Jaime Rodríguez¹, Lorenzo Diéguez^{2*},
Pedro M^a. Alarcón-Elbal³ y José Luis San Martín⁴

¹Laboratorio de Entomología. Departamento de Control de Vectores. Programa de Enfermedades Transmitidas por Vectores. Área de Salud de Jutiapa, Guatemala. ²Departamento de Control de Vectores. Unidad Municipal de Higiene y Epidemiología de Camagüey, Cuba.  orcid.org/0000-0002-5267-9575; lorenzodiequez95@gmail.com. * Autor para correspondencia. ³Instituto de Medicina Tropical & Salud Global (IMTSAG), Universidad Iberoamericana (UNIBE), Santo Domingo, República Dominicana;  orcid.org/0000-0001-5319-4257. ⁴Organización Panamericana de la Salud, Organización Mundial de la Salud, Washington D. C., EE. UU.

RESUMEN

Las enfermedades vectoriales constituyen un gran reto para la salud global por su diversidad genética y evolutiva, así como por su potencialidad para causar infecciones graves. Entre estas, merecen especial atención las enfermedades transmitidas por mosquitos (Diptera: Culicidae), con especial énfasis en las arbovirosis. Con el objetivo de profundizar en los hábitats preferenciales de cría de *Aedes aegypti* (Linnaeus, 1762), se realizó un estudio descriptivo y retrospectivo mediante la revisión documental del registro de muestras del Laboratorio de Entomología Departamental (LED) de Jutiapa, en la región suroriental de Guatemala. Como resultado de las inspecciones periódicas trimestrales, intra y peridomiciliares, realizadas en el universo urbano y rural, se reportaron 56 tipos de depósitos positivos a formas preimaginales de *Ae. aegypti*, de los cuales 17 fueron útiles (30.35 %) y aunaron el 90.00 % de los depósitos con presencia del mosquito. Se destacó la pila estándar, que aportó el 36.26 % de los casos positivos, y de los cuales el 88 % estuvieron ubicados en el exterior. Ante la variedad de tipos de depósitos artificiales que la población jutiapaneca utiliza en el entorno domiciliario, las hembras de *Ae. aegypti* no mostraron preferencia por oviponer en depósitos naturales, reportándose la presencia del vector en siete jícaras de coco y 11 oquedades en árboles, fuentes de infestación que oscilaron entre el 0.16 % y el 0.25 %, respectivamente.

Palabras clave: mosquitos culícidos, ecología, control vectorial, dengue, Guatemala.

ABSTRACT

Vector-borne diseases represent a great risk for global health because of their genetic and evolutionary diversity, as well as their potential to cause life-threatening illness. Among them, those transmitted by mosquitoes (Diptera: Culicidae) deserve special attention, particularly the arbovirosis. With the aim of deepening the preferred breeding habitats of *Aedes aegypti* (Linnaeus, 1762), a retrospective and descriptive study was carried out through the documentary review of the sample registry of the Laboratorio de Entomología Departamental (LED) of Jutiapa, in the southeastern region of Guatemala. As a result of the periodic quarterly, intra and peridomiciliary inspections, carried out in the urban and rural universe, 56 types of deposits colonized by preimaginal stages of *Ae. aegypti*, were reported, of which 17 were house implements (30.35 %), which amounted 90.00 % of the deposits with the presence of the mosquito. The washing sink was highlighted, which contributed 36.26 % of the positivity of the catching, of which 88 % were located outdoor. There were a great variety of artificial

deposits in the domiciliary environment in Jutiapa, therefore females of *Ae. aegypti* did not oviposit in natural deposits, reporting solely the presence of the vector in seven coconut shells and 11 tree hollows, contributing to 0.16 % and 0.25 % of the rearing places, respectively.

Keywords: culicid mosquitoes, ecology, vector control, dengue, Guatemala.

INTRODUCCIÓN

Las enfermedades transmitidas por vectores representan más del 17% de todas las enfermedades infecciosas, y provocan cada año más de 700 000 defunciones (Organización Mundial de la Salud [OMS], 2017). Entre estas, las arbovirosis constituyen un gran reto para la salud global por su diversidad genética y evolutiva, así como por su potencialidad para causar infecciones graves, no solo en las personas sino también en animales (Alarcón-Elbal *et al.*, 2017). Muchas de estas enfermedades presentan una gran incidencia en regiones tropicales y subtropicales, provocando infecciones subclínicas o inespecíficas (Gould y Solomon, 2008), lo que a la postre dificulta no sólo su diagnóstico, sino también su tratamiento y control.

La especie de mosquito de mayor notoriedad, por involucrarse protagónicamente en la transmisión de enfermedades como la fiebre amarilla, dengue, chikungunya o, más recientemente, el Zika, es *Aedes (Stegomyia) aegypti* (Linnaeus, 1762) (Diptera: Culicidae). La relevancia actual de los patógenos que puede transmitir este díptero es enorme, tanto que aparecen brotes epidémicos de estas enfermedades cada vez más intensos y reiterados en países tropicales, como sucede con el dengue y su forma clínica más severa, el dengue grave (San Martín y Brathwaite-Dick, 2007). Se estima que, en la presente década, la carga de morbilidad se incrementará notablemente con más de dos millones en América Latina (Organización Panamericana de la Salud [OPS], 2014).

Este mosquito sinantrópico, que se reproduce generalmente en reservorios de agua de pequeño y mediano tamaño, aprovecha la amplia gama de depósitos artificiales existentes del entorno doméstico para el desarrollo de sus formas preimaginales. Por tanto, es necesario disponer de conocimientos actualizados sobre la bioecología de este y otros mosquitos vectores, con objeto de diseñar e implementar estrategias integrales de control (Diéguez Fernández *et al.*, 2013).

OBJETIVOS

- El presente estudio pretende actualizar el conocimiento de los hábitats preferenciales de cría de *Ae. aegypti* en Jutiapa, con el propósito de diseñar y establecer medidas de vigilancia y control más acertadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se realizó en el Departamento de Jutiapa, que tiene una extensión territorial aproximada de 3 219 km², y se encuentra situado en la región sur-oriente de la República de Guatemala. El Departamento cuenta con una población estimada en 444 434 habitantes, de la cual el 84 % dispone de agua potable, el 6 % de agua de acueducto y el 10 % restante no tiene este tipo de servicio, por lo que se ve obligada a acumularla, generalmente en depósitos no hermetizados. Su clima es muy diverso, entre cálido y templado. Sus límites geográficos son: al norte con los Departamentos de Jalapa y Chiquimula; al sur con el Departamento de Santa Rosa y el océano Pacífico; al este con la República de El Salvador; y al oeste con el Departamento de Santa Rosa (Fig. 1).

Período de estudio y obtención de los datos. Se realizó un estudio descriptivo y retrospectivo mediante la revisión documental del registro de muestras del Laboratorio de Entomología Departamental (LED) de Jutiapa, en el periodo comprendido entre enero de 2010 y diciembre de 2017. Las inspecciones se realizaron con una periodicidad trimestral en el intra y peridomicilio, abarcando el máximo posible del universo urbano y rural (viviendas y terrenos baldíos), en los 17 municipios del Departamento.

Captura e identificación de los estados preimaginales. El material biológico fue capturado según las normas y técnicas establecidas en Guatemala (Ministerio de Salud Pública y Asistencia Social [MSPAS], 2015). Las formas preimaginales fueron removidas de los reservorios con la ayuda de pipetas Pasteur y bandejas plásticas, y fijadas acto seguido en alcohol al 70 % dentro de botes herméticos, adjuntando identificación precisa del tipo de depósito del que fue capturado, lugar y fecha de captura, según el modelo de clasificación de muestras larvarias, que es el establecido en Guatemala para el Programa Nacional de Enfermedades Transmitidas por Vectores. Los estados preimaginales capturados fueron remitidos y clasificados en el LED del Programa de Enfermedades Transmitidas por Vectores de Jutiapa, mediante la utilización de lupa binocular y microscopio y según los trabajos de Clark-Gil y Darsie (1983) y González Broche (2006).

Clasificación de los depósitos. Los términos «depósito útil» y «depósito no útil» estuvieron sistematizados de acuerdo al uso que diariamente les asigna la población, así como de la importancia que esta les concede, y como «depósito natural» a las diferentes formas en las que podemos encontrar almacenada el agua en la naturaleza y medio ambiente, como por ejemplo los ambientes fitotélmicos (MSPAS, 2015).

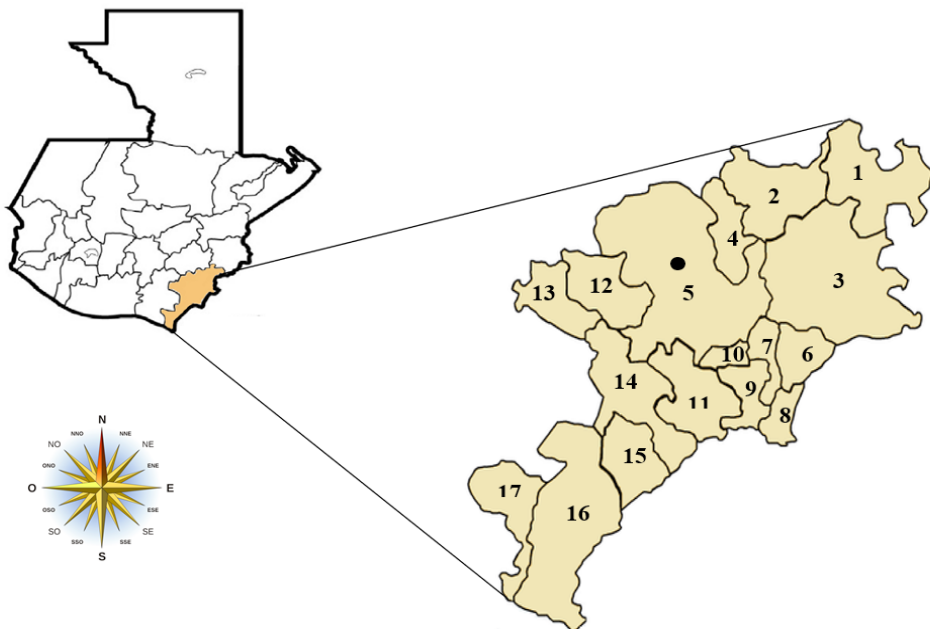


Figura 1. Mapa de Guatemala mostrando el Departamento de Jutiapa marcada con color. En detalle los municipios: 1: Agua Blanca, 2: Santa Catarina Mita, 3: Asunción Mita, 4: El Progreso, 5: Jutiapa con la capital departamental homónima (●), 6: Atescatempa, 7: Yupiltepeque, 8: Jerez, 9: Zapotitlan, 10: El Adelanto, 11: Comapa, 12: Quesada, 13: San José Acatempa, 14: Jalpatagua, 15: Conguaco, 16: Moyuta, 17: Pasaco.

RESULTADOS

Se reportaron 56 tipos de depósitos diferentes positivos a larvas y/o pupas de *Ae. aegypti*, atendiendo a su utilidad en el contexto doméstico, de los cuales 17 fueron útiles, para un 30.35 % (Tabla I). Sin embargo, los depósitos útiles, siendo minoría en comparación con los no útiles, aunaron el 90.00 % de total de depósitos con presencia del mosquito, que fueron 3 993 de un total de 4 427, lo que denota su importancia en relación a los focos positivos reportados (Figs. 2A y 2B).

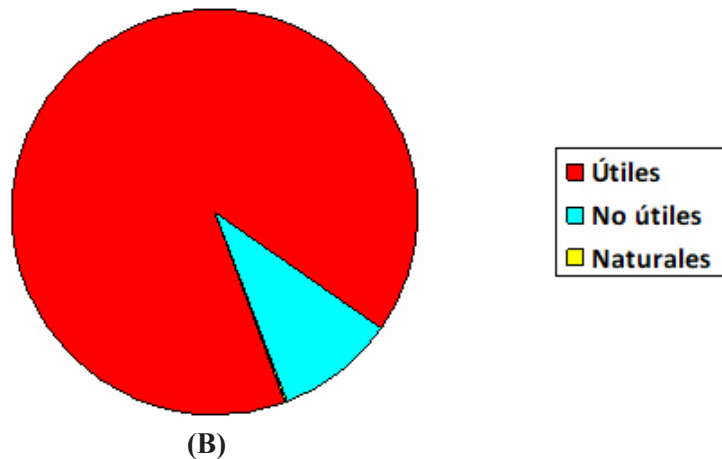
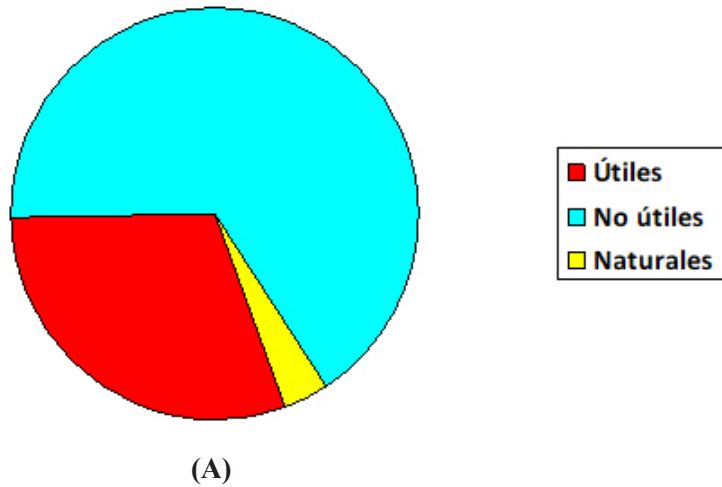


Figura 2. Relación entre los porcentajes de: (A) según tipo de depósito; y (B) según el total de depósitos positivos a *Aedes aegypti*, en Jutiapa, Guatemala (2010-2017).

Se observó que la pila estándar aportó el 36.26 % de los depósitos positivos durante los ocho años de estudio (1 609 de 4 427 capturas), así como en los cuatro trimestres analizados (Tabla I). Este depósito es utilizado por las familias para acumular agua con diversos y vitales usos domésticos, exceptuando el de beber, como por ejemplo lavar ropa. Hay una gran variedad de forma y constitución, pudiendo ser de cemento, mármol, cerámica o plástica, entre otras.

Tabla I. Relación promedio de depósitos útiles positivos a larvas y/o pupas de *Aedes aegypti* en Jutiapa, Guatemala (2010-2017).

Depósito	Trimestres				Total	Porcentaje
	1 ^{er}	2 ^{do}	3 ^{er}	4 ^{to}		
Pila estándar	541	344	451	273	1 609	36.26
Tonel plástico	394	235	331	186	1 146	25.83
Tanque plástico	272	105	184	86	647	14.58
Cubeta plástica	53	57	69	52	231	5.21
Bebadero	15	25	36	30	106	2.39
Florero	45	13	7	20	85	1.92
Tanque de cemento	48	18	0	1	67	1.51
Tonel de metal	8	8	29	21	66	1.49
Pozo	3	0	1	7	11	0.25
Tanqueta	1	0	0	10	11	0.25
Maceta	0	5	2	0	7	0.16
Tanque elevado	0	0	1	1	2	0.05
Tanque de metal	0	0	0	1	1	0.02
Canal	0	0	1	0	1	0.02
Caja de agua	0	0	0	1	1	0.02
Manantial	1	0	0	0	1	0.02
Fuente	0	0	0	1	1	0.02
Total	1 381	810	1 112	690	3 993	90.00

De las pilas encuestadas, 1 416 se encontraron en el exterior (88 %), nueve de ellas muy deterioradas (0.55 %). Ninguna estaba hermetizada y las acciones de protección y mantenimiento, como el cepillado, se realizaron de forma infrecuente, según los moradores. La frecuencia promedio del lavado fue quincenal. Del total de pilas inspeccionadas, 286 resultaron ser positivas en ausencia del larvicida organofosforado Temefos, conocido comercialmente como Abate (17.77 %) y 115 positivas en presencia de dicho insecticida (7.14 %). Los depósitos naturales exhibieron una baja positividad, pues se reportó presencia del vector únicamente en siete jícaras de coco y 11 oquedades de árbol, con un aporte al total de focos que osciló entre el 0.16 % y el 0.25 %, respectivamente (Tabla II).

Tabla II. Relación media de depósitos no útiles positivos a larvas y/o pupas de *Aedes aegypti* en Jutiapa, Guatemala (2010-2017).

Depósito	Trimestres				Total	Porcentaje
	1 ^{er}	2 ^{do}	3 ^{er}	4 ^{to}		
Llanta	5	44	54	36	139	3.13
Bote plástico	2	16	19	26	63	1.42
Cántaro plástico	12	6	9	9	36	0.68
Palangana	5	5	8	12	30	0.50
Galón plástico	5	10	1	6	22	0.47
Huacal plástico	6	6	8	1	21	0.30
Chatarra	0	4	3	7	14	0.27
Oquedades en piedra	0	4	1	7	12	0.25
Bolsa plástica	0	4	6	1	11	0.25
Sanitario	0	1	8	2	11	0.25
Oquedades en árbol	2	4	4	1	11	0.25
Cubeta grande	5	2	3	0	10	0.23
Jícara de coco	1	1	2	3	7	0.16
Vaso de vidrio	1	1	2	1	5	0.10
Olla de metal	0	2	1	2	5	0.10
Olla de barro	0	2	3	0	5	0.10
Lata	0	4	0	0	4	0.09
Bote de metal	0	1	1	1	3	0.07
Recipiente de 5 galones	1	0	1	1	3	0.07
Tambo	0	0	3	0	3	0.07
Bloque de cemento	0	2	0	1	3	0.07

Depósito	Trimestres				Total	Porcentaje
	1 ^{er}	2 ^{do}	3 ^{er}	4 ^{to}		
Botella	0	0	1	2	3	0.07
Pileta	1	1	0	1	3	0.07
Bota de agua	0	1	0	1	2	0.05
Tapadera	0	1	1	0	2	0.05
Plato	0	1	1	0	2	0.05
Piscina	0	0	0	2	2	0.05
Taza de porcelana china	0	1	0	0	1	0.02
Lavamano	0	1	0	0	1	0.02
Silo de metal	0	0	1	0	1	0.02
Lavadora	0	1	0	0	1	0.02
Bomba mochila	1	0	0	0	1	0.02
Vaso desechable	0	1	0	0	1	0.02
Perol	0	0	1	0	1	0.02
Pieza de auto	0	0	1	0	1	0.02
Canaleta	0	0	0	1	1	0.02
Botella plástica	0	0	0	1	1	0.02
Charco en el piso	0	0	0	1	1	0.02
Lavadero	0	0	0	1	1	0.02
Total	47	127	143	127	444	10.01

DISCUSIÓN

La República de Guatemala presenta todas las características epidemiológicas y ambientales para la transmisión de enfermedades vectoriales, entre las que destaca el dengue, cuyo vector es *Ae. aegypti* (OPS/OMS, 2018). En este país, recientemente, la pila estándar ya se ha indicado como uno de los recipientes preferentes de este aedino (Vinicio *et al.*, 2018), mientras que en México, se ha encontrado indistintamente en grandes contenedores de agua, como tanques y piletas (Arredondo-Jiménez y Valdez-Delgado, 2006; Quintero *et al.*, 2014), así como en pequeños como botes y cubetas (García-Rejón *et al.*, 2011).

La presencia de este culicido en aguas con diferentes niveles de eutrofización ha sido comunicada por varios autores (Marquetti Fernández, 2006; Diéguez Fernández *et al.*, 2009; Diéguez Fernández *et al.*, 2010), lo que denota la amplitud del nicho ecológico de la especie, capacidad que le ha favorecido para sobrevivir en ambientes muy cambiantes, como el urbano. En Cuba, se ha reportado su presencia en fosas sépticas, arquetas, alcantarillas y drenajes

(Marquetti Fernández *et al.*, 2009), hecho que confirma los cambios conductuales que está adoptando este culicido. Asimismo, en el presente estudio se ha reportado la presencia del vector en arquetas, sanitarios, piezas de autos y chatarras, lo que ratifica dicha tendencia conductual. En República Dominicana, Peña y Zaglul (1986) lo encontraron criando en una gran cantidad de recipientes artificiales en la ciudad de Santo Domingo, como tanques, latas, vasijas plásticas, tarros y floreros; con menor frecuencia también en lagunas, huecos de arrecifes, huecos de rocas, neumáticos usados y bromelias, entre otros. En la actualidad, se ha observado a este culicido colonizando una amplia gama de residuos sólidos urbanos en el entorno público en la región del Cibao Sur (Borge de Prada *et al.*, 2018), lo que denota que esta problemática no se restringe únicamente al ámbito domiciliario, aunque sí generalmente a una falta de ordenamiento ambiental. Además, ratificando su comportamiento oportunista y amplia plasticidad ecológica, este culicido sigue demostrado una gran versatilidad para desarrollar sus formas inmaduras en cualquier tipo de recipiente, independientemente del material que lo constituya, en lugares de gran interés epidemiológico, como son los cementerios (González *et al.*, 2019), pero también en otros, como los ambientes fitotélmicos, alejados de las zonas urbanas (Rodríguez Sosa *et al.*, 2019).

En la elaboración e implementación de estrategias dirigidas a la prevención y control antivectorial, es elemental dirigir las acciones hacia los depósitos que son colonizados con mayor frecuencia por las especies diana (Fajardo *et al.*, 2001), siendo la pila estándar el de mayor prioridad en la lucha contra *Ae. aegypti* en el Departamento de Jutiapa. Dicho reservorio representó más de un tercio de los focos durante los ocho años de estudio, y es ampliamente utilizado, pues está presente en prácticamente todas las viviendas inspeccionadas del Departamento. Esto obliga a los operativos de la red de control de vectores, y a la población jutiapaneca, a prestar una atención diferenciada sobre dicho depósito, sobre todo en la aplicación y mantenimiento de larvicida o en la ejecución de acciones ovicidas, como el cepillado y el flameado. La relevancia de la pila estándar como foco de infestación demanda de los educadores y promotores de la salud la emisión de mensajes dirigidos a priorizar su limpieza y cobertura, propiciando la difusión de las medidas preventivas (Diéguez Fernández *et al.*, 2010). Sin embargo, en algunos hogares se ha detectado la presencia de larvas y/o pupas en depósitos en ausencia de larvicida, a pesar de que se insta a la población en su utilización, dada su probada efectividad. Por tanto, es menester revisar y mejorar la información que se le está brindando a la población.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Se encontró una amplia variedad de depósitos artificiales colonizados por *Ae. aegypti*, principalmente los que tienen una elevada utilidad para las familias. La pila estándar resultó el recipiente clave, al representar más de un tercio de los focos positivos en el período de estudio. Se requiere revisar y mejorar la información que se le brinda a la población, para incorporarla de manera activa y consciente a la vigilancia y lucha antivectorial.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a los directivos del Área de Salud de Jutiapa, al Coordinador del Programa de Enfermedades Transmitidas por Vectores de Jutiapa, Sr. David Jiménez Gudiel, así como a los operativos y cadena de mando del Departamento de Control de Vectores de Jutiapa, por su apoyo incondicional a la presente investigación. De igual forma hacemos extensivo nuestro agradecimiento a los revisores anónimos, por sus oportunas y acertadas sugerencias que enriquecieron el trabajo.

LITERATURA CITADA

- Alarcón-Elbal, P. M., R. Paulino-Ramírez, L. Diéguez-Fernández, R. Fimia-Duarte, K. A. Guerrero y M. González. 2017. Arbovirosis transmitidas por mosquitos (Diptera: Culicidae) en la República Dominicana: Una revisión. *The Biologist (Lima)*, 15 (1): 193–219.
- Arredondo-Jiménez, J. I. y K. M. Valdez-Delgado. 2006. *Aedes aegypti* pupal/demographic surveys in southern Mexico: consistency and practicality. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 1: 17–32.
- Borge de Prada, M., M. A. Rodríguez-Sosa, Y. E. Vásquez-Bautista, K. A. Guerrero y P. M. Alarcón-Elbal. 2018. Mosquitos (Diptera, Culicidae) de importancia médica asociados a residuos sólidos urbanos en Jarabacoa, República Dominicana. *Revista Salud Jalisco*, N° Especial: 20–27.
- Clark-Gil, S. y Jr. R. F. Darsie. 1983. The mosquitoes of Guatemala, their identification, distribution and bionomics, with keys to adult females and larvae in English and Spanish. *Mosquito Systematics*, 15: 151–284.
- Diéguez Fernández, L., G. García González, N. Canino Méndez y D. Nápoles Vega. 2009. *Aedes (St.) aegypti* oviponiendo en macetas de plantas ornamentales. Sus probables implicaciones entomológicas. *Revista Archivo Médico de Camagüey* [Internet] 13(2). Recuperado de http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1025-02552009000200019&lng=es.
- Diéguez Fernández, L., S. M. Cabrera Fernández, Y. Prada Noy, C. Cruz Pineda y R. Rodríguez de la Vega. 2010. *Aedes (St.) aegypti* en tanques bajos y sus implicaciones para el control del dengue en Camagüey. *Revista Cubana de Medicina Tropical*, 62 (2): 93–97.
- Diéguez Fernández, L., I. Sosa Cabrera y A. E. Pérez Arruti. 2013. La impostergable participación comunitaria en la lucha contra el dengue. *Revista Cubana de Medicina Tropical*, 65 (2): 272–276.
- Fajardo, P., C. A. Monje, G. Lozano, O. Realpe y L. E. Hernández. 2001. Nociones populares sobre “dengue” y “romp huesos”, dos modelos de la enfermedad en Colombia. *Revista Panamericana de Salud Pública*, 10: 167–168.
- García-Rejón, J. E., M. P. López-Urbe, M. A. Loroño-Pino, J. A. Farfán-Ale, M. R. Del Nájera-Vázquez, S. Lozano-Fuentes, B. J. Beaty y L. Eisen. 2011. Productive container types for *Aedes aegypti* immatures in Mérida, México. *Journal of Medical Entomology*, 48 (3): 644–650.
- González, M. A., M. A. Rodríguez Sosa, Y. E. Vásquez Bautista, L. Diéguez Fernández, M. Borge de Prada, K. A. Guerrero y P. M. Alarcón-Elbal. 2019. Micro-environmental features associated to container-dwelling mosquitoes (Diptera: Culicidae) in an urban cemetery of the Dominican Republic. *Revista de Biología Tropical*, 67 (1), 132–145.
- González Broche, R. 2006. *Culicidos de Cuba*. Editorial Científico Técnica, La Habana: Cuba, 184 pp.
- Gould, E. A. y T. Solomon. 2008. Pathogenic flaviviruses. *The Lancet*, 371 (9611): 500–509.

- Marquetti Fernández, M. C. 2006. *Aspectos bioecológicos de importancia para el control de Aedes aegypti y otros culicidos en el ecosistema urbano* [Tesis Doctoral]. Ciudad de La Habana: Instituto de Medicina Tropical “Pedro Kourí”.
- Marquetti Fernández, M. C., M. Leyva Silva, J. A. Bisset Lazcano y A. García Sol. 2009. Recipientes asociados a la infestación por *Aedes aegypti* en el municipio La Lisa. *Revista Cubana de Medicina Tropical*, 61 (3): 232–238.
- Ministerio de Salud Pública y Asistencia Social (MSPAS). 2015. *Manual operativo de vigilancia y control entomológico de Aedes aegypti, vector del dengue y chikungunya en Guatemala*. Dirección General de Regulación, Vigilancia y Control de la Salud. OPS/OMS, Ciudad de Guatemala, Guatemala, 31 pp. Recuperado de [http://epidemiologia.mspas.gob.gt/files/Publicaciones%202016/Manuales/Manual%20%20operativo%20de%20Aedes%20aegypti%20\(VIRTUAL\).pdf](http://epidemiologia.mspas.gob.gt/files/Publicaciones%202016/Manuales/Manual%20%20operativo%20de%20Aedes%20aegypti%20(VIRTUAL).pdf).
- Organización Mundial de la Salud (OMS). 2017. *Enfermedades transmitidas por vectores*. Recuperado de <http://www.who.int/es/news-room/fact-sheets/detail/vector-borne-diseases>.
- Organización Panamericana de la Salud (OPS). 2014. *Últimos adelantos técnicos en la prevención y el control del dengue en la Región de las Américas. Informe de reunión*. Washington D.C., EE. UU. 83 pp.
- Organización Panamericana de la Salud (OPS) / Organización Mundial de la Salud (OMS). 2018. *Guatemala: el dengue, chikungunya y Zika se pueden prevenir*. Recuperado de https://www.paho.org/gut/index.php?option=com_content&view=article&id=817:el-dengue-chikungunya-y-zika-se-pueden-prevenir&Itemid=441
- Peña, C. J. y A. Zaglul. 1986. Los mosquitos de la ciudad de Santo Domingo. *Ciencia y Sociedad*, 11 (2): 178–187.
- Quintero, J., H. Brochero, P. Manrique-Saide, M. Barrera-Pérez, C. Basso, S. Romero, A. Caprara, J. C. De Lima Cunha, E. Beltrán-Ayala, K. Mitchell-Foster, A. Kroeger, J. Sommerfeld y M. Petzold. 2014. Ecological, biological and social dimensions of dengue vector breeding in five urban settings of Latin America: a multi-country study. *BMC Infectious Diseases*, 14 (38): 1–13.
- Rodríguez Sosa, M. A., J. Rueda, Y. E. Vásquez Bautista, R. Fimia-Duarte, M. Borge de Prada, K. Guerrero y P. M. Alarcón-Elbal. 2019. Diversidad de mosquitos (Diptera: Culicidae) de Jarabacoa, República Dominicana. *Graellsia*, 75 (1): e084.
- San Martín, J. L. y O. Brathwaite-Dick. 2007. La Estrategia de Gestión Integrada para la prevención y el control del dengue en la región de las Américas. *Revista Panamericana de Salud Pública*, 21 (1): 55–63.
- Vinicio, M., J. Rodríguez, L. Diéguez, P. M. Yax y J. Iannacone. 2018. Culicidos de relevancia médico-veterinaria de Jutiapa, Guatemala: 2010-2017. *Biotempo*, 15 (1): 49–58.

[Recibido: 26 de febrero, 2019. Aceptado para publicación: 31 de mayo, 2019]

DESCRIPCIÓN DE DOS ESPECIES NUEVAS DE *CERION*
(MOLLUSCA: PULMONATA: CERIONIDAE) EN ESTADO SUBFÓSIL,
PARA HOLGUÍN, CUBA

**Description of two new species of *Cerion* (Mollusca: Pulmonata: Cerionidae)
in subfossil state, from Holguín, Cuba**

Alexis Suárez

Sociedad Cubana de Zoología. Carretera de Varona 11875 e/ Oriente y Lindero. Habana 19. Calabazar. Cuba. 11900.
alexys02@nauta.cu

RESUMEN

Se describen por primera ocasión en estado subfósil dos nuevas especies extintas del género *Cerion* Röding, 1798, para la provincia de Holguín, encontradas en terreno al que les corresponden litologías que datan desde el neógeno hasta el cuaternario. La especie nueva, *Cerion alejandroi*, hallada en la localidad El Júcaro, en El Ramón de Antillas, es discutida con las especies actuales *Cerion geophilus*, *Cerion disforme disforme*, *Cerion milerae* y *Cerion proteus*, mostrando como carácter distintivo imbricación en las vueltas, un cordón sutural manifiesto en las vueltas, además de costillas bajas y filosas; y la otra especie nueva, *Cerion seguui*, hallada en El Uno, Nicaro, es discutida con *Cerion pygmaeum*, *Cerion paredonis*, *Cerion portillonis* y *Cerion pretiosus*, mostrando como carácter distintivo una concha pequeña y globosa, con mayor número de vueltas en la región apical, además de una penúltima vuelta más abultada que las anteriores.

Palabras clave: *Cerion alejandroi* sp. nov., *Cerion seguui* sp. nov., *Cerion*, subfósil.

ABSTRACT

Two extinct species of the genus *Cerion* Röding, 1798, found by first time in subfossil state for Holguin province are described. Both were found in lithologies that date from the Neogene to Quaternary period. The first species, *Cerion alejandroi* sp. nov., spotted in El Júcaro, Ramón de Antillas, is discussed comparatively with other extant species: *Cerion geophilus*, *Cerion disforme disforme*, *Cerion milerae* and *Cerion proteus*, showing as distinctive characters: imbrication in the whorls, a visible sutural cord and low and sharp ribs. The other new species, *Cerion seguui*, located in El Uno, Nicaro, is discussed in comparison with: *Cerion pygmaeum*, *Cerion paredonis*, *Cerion portillonis* and *Cerion pretiosus*. In this case exhibiting as diagnostic characters: a small and spherical shell, more numbers of whorls at the apical region, with the next to last, moderately more enlarged.

Keywords: *Cerion alejandroi* sp. nov., *Cerion seguui* sp. nov., *Cerion*, subfossil.

INTRODUCCIÓN

La provincia de Holguín, en la región oriental de Cuba, alberga 36 morfos de ceriónidos entre especies y subespecies. Sus poblaciones sedentarias habitan las áreas costeras, destacándose en ellos el endemismo microlocalizado (González-Guillén *et al.*, 2017), con sorprendente morfología que identifica a la mayoría.

La península El Ramón de Antillas, reconocida como Área Protegida Reserva Florística Manejada, en la categoría de Significación Local desde el 2013, se ubica hacia el nordeste de la isla, en la citada provincia de Holguín, abarcando un área aproximada de 62 km². Se encuentra entre la Bahía de Banes, al norte, y la Bahía de Nipe, al sur, recibiendo su porción más nordeste las influencias del Océano Atlántico, teniendo la singularidad de poseer significativos valores naturales, paisajísticos e históricos (Fernández *et al.*, 2017).

Entre los valores faunísticos de la península El Ramón de Antillas, sobresalen amplias e interesantes poblaciones de moluscos (Segura, 1973). En ella se encuentran las localidades tipo de las especies endémicas microlocalizadas *Cerion alberti* Clench y Aguayo, 1949; *Cerion disforme disforme* Clench y Aguayo, 1946; *Cerion disforme nodalis* Clench y Aguayo, 1953, y *Cerion humberti* Clench y Aguayo, 1949. Además, se encuentran una población alopatrica dispersa de *Cerion scalarinum sueyrasi* Pilsbry y Vanatta, 1899, (Clench y Aguayo, 1952), y otra población alopatrica de *Cerion saetiae* Sánchez Roig, 1948 (Fernández *et al.*, 2015).

Hacia el interior del Ramón de Antillas, en su porción correspondiente a la bahía de Banes, y protegida del embate directo del mar, se encuentra la localidad costera El Júcaro, caracterizada por una vegetación de bosque siempreverde micrófilo (Fernández *et al.*, 2017), con aguas turbias y ligero oleaje (datos del autor del presente artículo).

Por otra parte, la localidad El Uno, en Nicaro, se encuentra hacia el interior de la Bahía de Levisa. En el pasado se le conocía como Lengua de pájaro, considerado actualmente una toponimia de la localidad. Para sus cercanías han sido descritas con antelación las especies *Cerion feltoni* Sánchez Roig, 1951, y *Cerion sanchezi* Clench y Aguayo, 1953, endémicos locales. A estas localidades le corresponden litologías que datan desde el neógeno hasta el cuaternario, con sedimentos arenosos y pantanosos-cenagosos, distribuidos en las zonas de acumulación litoral, con la presencia de calizas, margas, arcillas, arenas, areniscas y conglomerados (Segura, 1973). La mayoría de las especies actuales de ceriónidos descritos para Holguín conservan sus poblaciones microlocalizadas, siendo éstas las primeras especies subfósiles que se describen en la provincia. En contraste, en otras provincias del país sí han sido reportadas especies de este grupo en estado subfósil, como *Cerion barroi* Aguayo y Jaume, 1957, (Miramar, en La Habana) y *Cerion dickersoni* Richards, 1935, (Monserrate, en Matanzas); y en estado fósil ha sido descrita *Cerion petreus* Suárez, 2015, para las cuales no han sido halladas poblaciones vivientes, a diferencia del reporte en estado subfósil de la especie *Cerion tridentatum* Pilsbry y Vanatta, 1895, cuyas conchas fueron encontradas en las formaciones de eolianitas de Guanabo (Torre y Kojumdgieva, 1985), la que muestra una población viviente con un amplia área de distribución, desde Barrio Caribe hasta el Rincón de Guanabo (datos del autor).

OBJETIVO

- Describir dos nuevas especies extintas del género *Cerion* Röding, 1798, en estado subfósil.

MATERIALES Y MÉTODOS.

Las especies nuevas descritas en este trabajo fueron halladas entre los meses de marzo y noviembre de 2014, en las localidades El Júcaro y El Uno, respectivamente. Todos los ejemplares se encontraron semienterrados. Las conchas de El Júcaro se hallaban en el corte por abrasión de la segunda terraza (Fig. 1A). La altura aproximada de este accidente costero es de 4 metros, separándose de la línea de mareas unos dos metros. Las conchas recolectadas se hallaban a una profundidad aproximada de 1.60 metros, las que fueron desincrustadas utilizando botadores de uso estomatológico.

Las conchas encontradas en El Uno se hallaban semienterradas en suelo arcilloso-pedregoso (Fig. 1B), a unos 80 metros de la costa. Para extraerlas del sustrato se utilizó aguja hipodérmica 14 G y luego fueron colocadas en cajas con algodón, para posteriormente limpiarlas.

Para obtener una limpieza adecuada de los ejemplares, primeramente se les eliminó el exceso de tierra adherido, bajo discreta presión de agua, y luego se depositaron en vasijas de cristal llenas de agua por un espacio de 24 horas, y se utilizó un cepillo dental con cerdas finas, para eliminar las incrustaciones hasta donde fue posible.

En la diagnosis diferencial de ambas especies, solo se utilizaron aquellas especies con las que muestran mayor similitud. Las medidas de las conchas fueron tomadas utilizando un calibrador digital Powerfix. Las observaciones al microscopio fueron realizadas en microscopio estereoscópico a 40x aumentos. Para el ordenamiento taxonómico de la especie se utilizó la descripción propuesta por Dall (1894). El material tipo ha sido depositado en el Instituto de Ecología y Sistemática, La Habana.

Abreviaturas. IES: Instituto de Ecología y Sistemática

RESULTADOS

TAXONOMÍA

Clase GASTROPODA Cuvier, 1795

Subclase PULMONATA Cuvier, 1814

Orden STYLOMMATOPHORA Schmidt, 1856

Familia CERIONIDAE Pilsbry, 1901

Género *Cerion* Röding, 1798

Subgénero *Strophlops* Dall, 1894

***Cerion (Strophlops) alexandroi* sp. nov.**

(Figuras 1A, 3)

Material examinado. Se utilizaron ejemplares de *C. alexandroi* sp. nov., recolectados en estado subfósil en marzo de 2014.

Diagnosis. Concha subfósil, de mediano tamaño, con forma de barril de lados ligeramente rectos, dando apariencia cuadrada, discretas costillas filosas, con ápice ancho y un poco aguzado, abertura cuadrada, amplia, ombligo estrecho, con peristoma estrecho y filoso, diente parietal no centrado, sino hacia la derecha, bajo, diente columelar poco perceptible. Vueltas con sutura elevada, imbricadas en las vueltas anteriores, sobre cordón sutural marcado a lo largo de todas las vueltas, el que se muestra en el centro de la última vuelta bien manifiesto. Imperceptibles líneas suturales alrededor de toda la concha y abertura peristomal de forma cuadrada. De *C. geophilus* se diferencia por poseer una concha de menor tamaño, con ligero estrechamiento hacia la mitad inferior, región apical más aguzada, vueltas que se imbrican en la que antecede, y diente columelar acéntrico. De la forma normal de *C. disforme disforme* se diferencia por ser de menor tamaño, poseer el diente columelar acéntrico, imbricar sus vueltas en las que le anteceden y costillas menos manifiestas. De *C. milerae* difiere por su menor tamaño y su forma más cuadrada, por poseer las vueltas imbricadas, un cordón sutural y líneas suturales alrededor de toda la concha y abertura peristomal cuadrada. De *C. proteus* difiere por el estrechamiento de la región central de la concha, peristoma fino y filoso, ápice más estrecho y cordón sutural más notable.



Figura 1. Ejemplares subfósiles de Cerion. 1A, subfósil de *Cerion alejandroi* sp. nov. en El Júcaro. 1B, subfósil de *Cerion seguii* sp. nov. en El Uno.

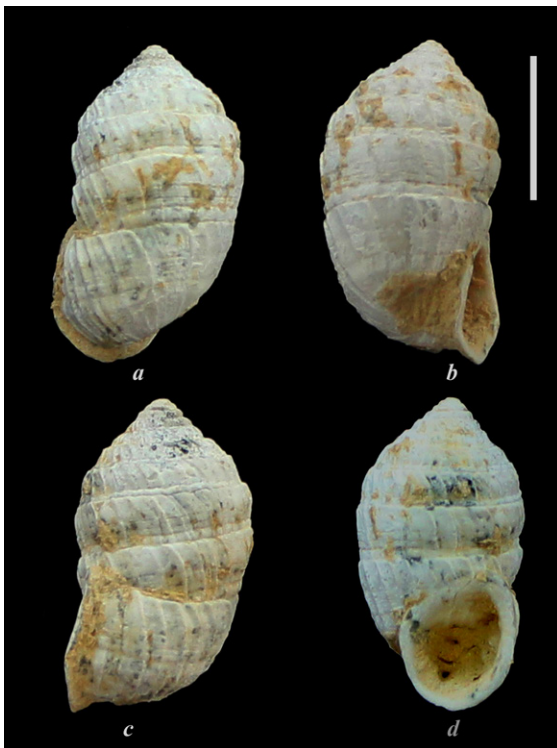


Figura 3. Holotipo de *Cerion alejandroi* sp. nov.

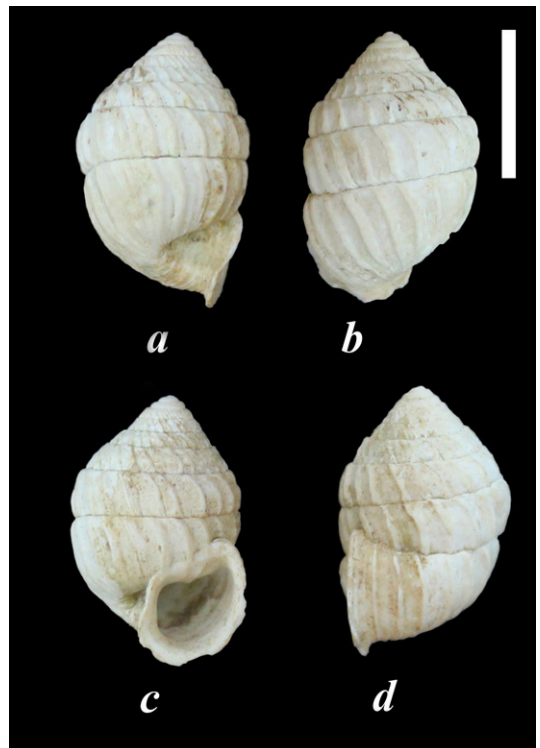


Figura 4. Holotipo de *Cerion seguii* sp. nov.

Diagnosis (in English). Shell in subfossil state, of medium size, showing a barrel form with parallel sides giving a square appearance. A wide and gently projected apex and discreet sharpened ribs; a square and wide aperture, with narrow and sharpened peristomal lip. Parietal tooth low and not centered but inclined to the right; absent columellar tooth; narrow umbilicus. Whorls with high suture that overlap on a sutural cordon of anterior whorls, that runs along the whorls in shell, been very evident in the last whorl. From *C. geophilus* it differs by being smaller, with a slight narrowing to the lower portion of the conch, apical area more sharpened, overlapped whorls, and columellar tooth not centered. From the normal form of *C. disforme disforme* it differs by the smaller size, columellar tooth not centered, overlapping whorls less apparent and less ribs. From *C. milerae* it differs by the smaller size and the square form, overlapping whorls, square aperture and less ribs. From *C. proteus* it differs because the strengthening of the conch, peristomal lip thin and sharpened, a narrower apical area and sutural cord more evident.

Descripción del Holotipo. Longitud mayor = 24.95 mm; longitud menor = 23.76 mm; diámetro mayor = 13.63 mm; diámetro menor = 13.62 mm; diámetro mayor de la abertura = 9.93 mm; diámetro menor de la abertura = 8.81 mm. Concha mediana, ligera y frágil, de 10 vueltas, acostillada, de forma cilíndrico-cuadrada. Ápice amplio, poco proyectado, de 6 vueltas, con núcleo amplio de una vuelta, al que le sigue con marcada transición la teleoconcha. Le siguen cuatro vueltas que se estrechan discretamente, de lados paralelos, ligeramente elevadas e imbricadas sobre sutura de vuelta anterior, hasta llegar a la última vuelta, la que se imbrica casi completamente en la penúltima, dando nuevamente un aspecto rechoncho, dando paso a un amplio borde peristomal. En la zona de imbricación de las vueltas se observa un cordón sutural, que se hace muy manifiesto en la última vuelta. Costillas delgadas, ligeramente elevadas, filosas al tacto, en número de 23 en la última vuelta, las que vistas al microscopio muestran pequeñas zonas erosionadas. Líneas espirales alrededor de toda la concha perceptibles al microscopio, apareciendo en el centro de la última vuelta una de ellas, bien enmarcada, como un reborde espiral; éstas líneas no interrumpen a las costillas. Abertura casi cuadrada, amplia, de lados paralelos excepto la porción exterior que tiene forma semicircular, con diente columelar poco perceptible, y diente parietal sencillo, poco elevado, acéntrico, con ubicación e inclinación hacia la pared derecha de la concha. Peristoma delgado, filoso, del mismo grosor que las costillas. Ombligo alargado y estrecho, el que recibe todas las costillas filosas de la última vuelta (Fig. 3).

Localidad tipo. El Júcaro, Ramón de Antillas, Holguín.

Material tipo. Holotipo, IES No. CZACC 8.1.305; recolectado en marzo de 2014, proveniente de la localidad tipo.

Distribución. Los ejemplares fueron hallados solo en esta localidad.

Etimología. Dedicado al respetado amigo e investigador Alejandro Fernández Velázquez, quien mantiene un fuerte compromiso en el campo de la conservación, en especial con las poblaciones de ceriónidos.

***Cerion (Strophlops) seguui* sp. nov.**

(Figuras 1B, 4)

Material examinado. Se utilizaron ejemplares de *C. seguui* sp. nov., en estado subfósil, recolectados en noviembre de 2014.

Diagnosis. Concha subfósil, pequeña y globosa, con penúltima vuelta más abultada que el resto. Dientes columelar y peristomal casi imperceptibles. Región apical con más número

de vueltas que el resto de la concha. Peristoma filoso y cortante, apertura amplia, alargada, casi casi cuadrada; región apical aguzada que se diferencia notablemente del resto de la concha, no pupoide. *Cerion seguui* sp. nov. se diferencia de *Cerion pygmaeum* Pilsbry y Vanatta, 1896, por poseer menos costillas en su última vuelta, la apertura más cuadrada, una forma de la concha más rechoncha, ápice más aguzado y peristoma filoso; de *Cerion paredonis* Pilsbry, 1902, por poseer menor número de vueltas; de *Cerion portillonis* Welch, 1934, por ser de menor tamaño y tener menor número de vueltas; de *Cerion pretiosus* Sánchez Roig, 1951, por poseer una concha donde se diferencia claramente la separación entre la región apical y el resto de la concha, siendo este último más corto en la nueva especie.

Diagnosis (in English). Subfossil shell, small and globous, with not pupa form. Penultimate whorl more inflated than the rest. Both, columellar and parietal teeth, almost imperceptible. Sharpened apex with more whorls than the rest of the shell. Sharped peristome, with wide, elongated and almost square aperture. *Cerion seguui* sp. nov. it differs from *Cerion pygmaeum* Pilsbry & Vanatta, 1896, by having less ribs in the last whorl, a more square aperture, a fatter shell, a sharpener apex and a cutting peristome; from *Cerion paredonis* Pilsbry, 1902, by having less ribs; from *Cerion portillonis* Welch, 1934, by having a shorter size, and less number of whorls; from *Cerion pretiosus* Sánchez Roig, 1951, because it has a shell that shows clearly the division between apex region and the rest of the shell, been shorter in *Cerion seguui* sp. nov.

Descripción del Holotipo. Longitud mayor = 17.13 mm; longitud menor = 16.05 mm; diámetro mayor = 10.71 mm; diámetro menor = 10.66 mm; diámetro mayor de la abertura = 8.38 mm; diámetro menor de la abertura = 6.55 mm. Concha pequeña, de 9 vueltas, acostillada, de forma globosa. Ápice cónico, ligeramente aguzado, de 7.16 mm con 7 vueltas, poseyendo un núcleo de 1 ½ vueltas, liso y teleoconcha también lisa, de 1 vuelta. Le sigue las primeras vueltas del ápice, más acostilladas que el resto de la concha. A partir de la sexta vuelta apical comienza el resto de la concha, de 9.97 mm con 2 vueltas, acostillada, pero con costillas muy separadas, escasas, notablemente altas y gruesas, no filosas, con espacio intercostal del mismo ancho que la base de las costillas. Penúltima vuelta que se muestra más globosa y elevada que las restantes, siguiéndole la última vuelta que se reduce en diámetro. Las costillas de la última vuelta, en número de 16, notables, se adentran en el ombligo perdiendo esculturación. Ombligo que se abre en forma de quilla ancha, pero rápidamente se estrecha hasta cerrarse. Peristoma muy fino y filoso, con callo parietal delgado pero notable. Dientes parietal y columelar casi imperceptibles (Fig. 4).

Localidad tipo. El Uno, Nicaro, Holguín, (20° 42' 49.88'' N; 75° 73' 02.77'' W).

Material tipo. Holotipo, IES No. CZACC 8.1.306; recolectado en noviembre de 2014, proveniente de la localidad tipo.

Distribución. Los ejemplares fueron hallados solo en esta localidad.

Etimología. Dedicado a Roberto Seguí, quien realizó el hallazgo de estas conchas, entusiasta proteccionista del medio ambiente, actual miembro directivo del "Proyecto de Dirección Municipal Comunitaria ECOARTE", perteneciente al Grupo Cuba Níquel, en Moa.

AGRADECIMIENTOS

Alejandro Fernández y Roberto Seguí me hicieron llegar los ejemplares, a ellos agradezco profundamente y dedico estas nuevas especies. A Iriel Hernández y José A. Alburquerque, por sus comentarios oportunos; a Gladis Gil, por su ayuda durante el trabajo de gabinete;

al Presidente del Gobierno del municipio de Antillas, por el apoyo durante el trabajo de campo, y al Centro de Investigaciones y Servicios Ambientales y Tecnológicos de Holguín, por apoyar la expedición como parte de la ejecución del Proyecto Nacional (PNCT 013): “Representación cartográfica en sistema de información geográfica y base de datos digital de la biodiversidad terrestre y marina en la zona norte oriental de Cuba”. Contrato: 01302200 GEPRO-CISAT.

LITERATURA CITADA



- Clench, W. J. y C. G. Aguayo. 1952. The scalarinum species complex (*Umbonis*) in the genus *Cerion*. *Occasional Papers on Mollusks, Harvard University*, 1: 413–440.
- Dall, W. H. 1894. Cruise of the Steam Yacht “Wild Duck” in the Bahamas, January to April, 1893, in charge of Alexander Agassiz. II. Notes on the shells collected from the Shores of the Great Lagoon, Watling Island, Bahamas. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 25 (9): 113–124.
- Fernández, A., S. Franke, A. Suárez e I. Hernández. 2015. Registros nuevos, abundancia y morfometría de *Cerion saetiae* (Mollusca: Pulmonata) en la provincia Holguín, Cuba. *Solenodon*, 12: 28–32.
- Fernández, A., C. Peña, P. González, A. Vega, R. Ayra, S. Sigarreta, D. Hernández, O. Laffita y E. Córdova. 2017. *Caracterización de la biodiversidad y derroteros del área protegida Península el Ramón de Antillas*. Informe Servicio científico técnico, Centro de investigaciones y servicios ambientales de Holguín (CISAT - SITMA), 99 pp. Anexo 32 pp.
- González-Guillén, A., A. Fernández, L. A. Lajonchere y D. P. Berschauer. 2017. Narrow-range taxa of *Cerion* (Mollusca: Cerionidae) in the northeastern province of Cuba. *The Festivus*, 49: 3–17.
- Segura, R. 1973. *Introducción a la Petrografía*. Editorial Pueblo y Educación, La Habana, Cuba, 208 pp.
- Torre, A. de la y E. Kojumdieva. 1985. Asociaciones y niveles faunales de moluscos del Plioceno-Cuaternario del occidente de Cuba y sus implicaciones estratigráficas. *Reporte de Investigación del Instituto de Geología y Paleontología*, No 5.

[Recibido: 05 de febrero, 2019. Aceptado para publicación: 10 de mayo]

DIVERSIDAD DE INVERTEBRADOS BENTÓNICOS DEL SISTEMA LAGUNAR DE MANDINGA, VERACRUZ, MÉXICO

Diversity of benthonic invertebrates in Mandinga lagoon complex, Veracruz, Mexico

Asela del Carmen Rodríguez-Varela^{1a}, Omar Alfredo Barreto-Segura^{1b}
y Horacio Vázquez-López^{1c}

¹Laboratorio de Ecología de Peces, Facultad de Estudios Superiores, Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. De los Barrios No. 1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, México. C. P. 54090. Para correspondencia: asela@comunidad.unam.mx.; ^{1a}  orcid.org/0000-0002-4594-1969; ^{1c}  orcid.org/0000-0002-7209-1592

RESUMEN

Se presenta el primer listado de grupos de invertebrados bentónicos del sistema lagunar de Mandinga (SLM). Se realizaron siete colectas en temporadas de secas de 2008 a 2015 y una en temporada lluviosa de 2015. Los organismos endobénticos se colectaron con una draga y los organismos epibénticos, con una red tipo Renfro y chinchorro. Todos los organismos se identificaron hasta el nivel permisible. El listado está conformado por un total de 43 grupos zoológicos, distribuidos en ocho filos, siete clases, nueve órdenes, 16 familias y tres tipos de larvas. Los grupos Decapoda (10), Gastropoda (8), Amphipoda (4), Bivalvia (3), Tanaidacea (3) e Isopoda (3), fueron los más diversos, seguidos en menor medida por los grupos que se determinaron a niveles superiores a Familia (12). La diversidad de grupos es similar a la de otros sistemas costeros veracruzanos, donde los órdenes Decapoda, Amphipoda y Tanaidacea fueron los más diversos, seguidos por Isopoda. Los resultados de la presente investigación, representan un aporte importante para el conocimiento de la diversidad del sistema estudiado y de la distribución de los grupos en Veracruz y golfo de México.

Palabras clave: invertebrados, bentos, diversidad, estuarios, distribución.

ABSTRACT

The first list of groups of benthic invertebrates Mandinga lagoon complex (MLC) is presented. Seven collections were carried out in dry seasons from 2008 to 2015 and one in rainy in 2015. The endo-benthic organisms were collected with a dredge and the epi-benthic organisms, with a renfro and seine net. All organisms were identified to the permissible level. The list consists of a total of 43 groups, distributed in eight phylums, seven classes, nine orders, 16 families and three types of larvae. The groups Decapoda (10), Gastropoda (8), Amphipoda (4), Bivalvia (3), Tanaidacea (3) and Isopoda (3), were the most diverse, followed to by the groups that were determined at higher levels a Family (12). The diversity of groups is similar to that of other coastal systems in Veracruz, where the orders Decapoda, Amphipoda and Tanaidacea were the most diverse, followed by Isopoda. The results of the present investigation represent an important contribution for the knowledge of the diversity of the system studied and the distribution of the groups in Veracruz and the Gulf of Mexico.

Keywords: invertebrates, benthos, diversity, estuaries, distribution.

INTRODUCCIÓN

Los sistemas lagunares-estuarinos presentan asociaciones de organismos bastante complejas, este es el caso de la comunidad zoobentónica, que se define como el conjunto de animales propios de la interfase sedimento-agua y viven en íntima relación con el fondo. Estas comunidades son altamente diversas taxonómicamente y se clasifican en epibentos y endobentos. Los primeros se subdividen en epifíticos, epizoicos, epilíticos e hipolíticos. El endobentos se caracteriza por residir bajo el sustrato; estos pueden estar adheridos al mismo, o bien se encuentran en el intersticio de los sedimentos. Esta comunidad está constituida por una gran diversidad de especies pertenecientes a diversos phyla o grandes grupos (Farrapeira *et al.*, 2009; Pech y Ardisson, 2010).

En los últimos años, se ha considerado importante el conocimiento de la diversidad zoobentónica en los sistemas lagunares estuarinos, pues se trata de ambientes que enfrentan una gran presión hidrológica, determinada por los procesos que ahí se desarrollan, así como los de zonas continentales que son determinantes. Entre estos procesos, destacan el aporte de agua dulce y el arrastre de sedimentos y materia orgánica (Warwick *et al.*, 2002; Barba, 2005). Por ejemplo, algunos grupos detritívoros y con hábitos sésiles o semi-sésiles, son empleados como indicadores de cambios ambientales al acumular materiales, o bien, algunos requieren de condiciones de agua prístina para sobrevivir (Barrera-Escorcia, 2006; Wildsmith *et al.*, 2011). Los grupos endobentónicos se consideran importantes bioturbadores del fondo, ya que afectan directamente los procesos biogeoquímicos y la estabilidad del sedimento al cavar tubos o madrigueras (Pech y Ardisson, 2010). También se sabe que esta comunidad es el mayor componente en la estructuración de las redes tróficas en ambientes acuáticos, debido a su papel funcional en la transferencia de energía entre los productores primarios y los consumidores terciarios (Wilber y Clarke, 1998). Por otro lado, algunos grupos de moluscos y principalmente crustáceos decápodos, son importantes para el ser humano al estar sujetos a la explotación comercial a pequeña y gran escala (Cumberlidge *et al.*, 2009).

A pesar de su importancia, poco se sabe sobre la dinámica de estos grupos en el litoral, ya sea para regular su captura o conocer (en el caso de especies que no registran un valor comercial) su papel funcional en el mantenimiento del equilibrio de los sistemas costeros (Pech y Ardisson, 2010). El sistema lagunar de Mandinga (SLM) no es la excepción, correspondiendo en realidad a un conjunto de lagunas costeras intercomunicadas, bastante someras, separadas del mar por una barrera arenosa, pero comunicadas con éste por el estuario del río Jamapa (Vázquez-Yáñez, 1971).

Existen publicaciones sobre el grupo objeto de estudio en esta investigación para SLM, como las de Peniche (1979), Sánchez (1980), Díaz y Latournerie (1980), Arreguín-Sánchez (1982), García-Cubas *et al.* (1992), Reguero y García-Cubas (1993) y Barrera-Escorcia (2006). La mayoría de los trabajos realizados están enfocados a los grupos de crustáceos y moluscos macrobentónicos con importancia económica, dejando de lado los grupos con tamaños relativamente diminutos. La información disponible data de hace más de dos décadas, aunque se han realizado diversos trabajos de carácter multidisciplinario para SLM y otros sistemas costeros aledaños, entre los cuales destacan estudios de distribución y abundancia de las comunidades faunísticas, así como trabajos sobre la hidrología en dichos sistemas y su variación espacio-temporal (60 %), los de reconocimiento y caracterización de las comunidades bentónicas (26.6 %), características alimentarias (13.3 %), así como recopilaciones bibliográficas sobre los sistemas costeros veracruzanos (20 %).

De tal manera que, el hecho de que los trabajos realizados en SLM no abarquen todos los grupos bentónicos presentes y que la información sobre los mismos no esté actualizada, entre otras razones, fueron los factores que motivaron a realizar este estudio.

En consecuencia, el hecho de formalizar un inventario de la diversidad biológica de un grupo tan diverso en los ecosistemas costeros resulta en una importante iniciativa ya que esto facilitará la realización de comparaciones a través del espacio y tiempo, con la finalidad de que sean de utilidad para el manejo, conservación y/o investigación de la diversidad.

OBJETIVO

-Ampliar el conocimiento de los invertebrados bentónicos del Sistema Lagunar de Mandinga, Veracruz, México y proporcionar un listado de los grupos colectados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El SLM se encuentra en el municipio de Alvarado, Veracruz, México, entre los 19° 00' y 19° 06' de latitud norte y los 96° 02' y 96° 06' de longitud oeste; con una orientación norte-sur la costa cercana adopta una dirección noroeste-sureste, que conforma la punta de Antón Lizardo y colinda al norte con el municipio Boca del Río y al suroeste con Medellín de Bravo (Fig. 1).

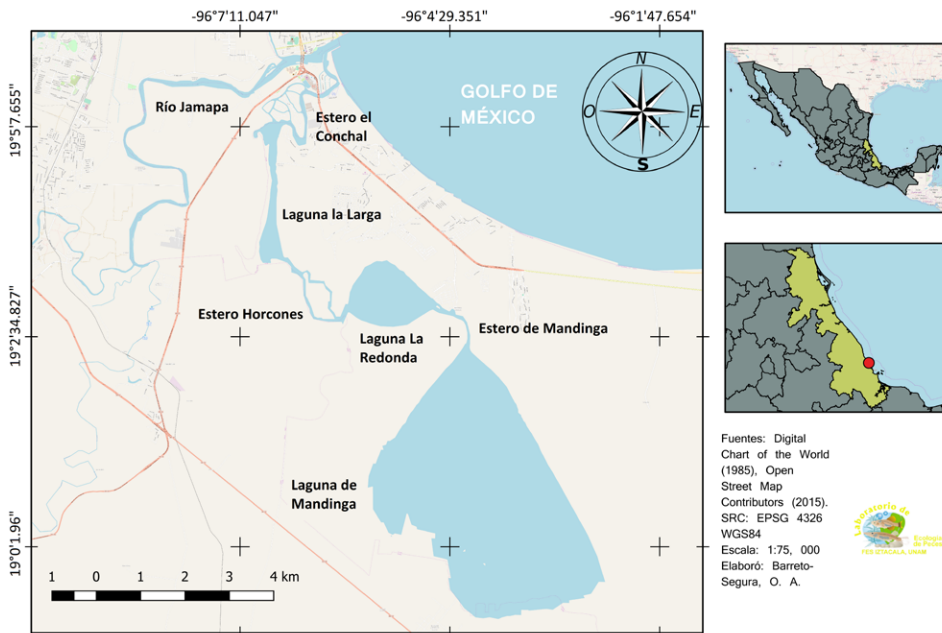


Figura 1. Área de estudio. Sistema Lagunar de Mandinga, Veracruz, México.

Esta laguna costera está constituida de norte a sur por seis elementos principales: estero El Conchal, laguna La Larga, estero Horcones, laguna La Redonda, estero de Mandinga y laguna de Mandinga. El SLM posee una extensión aproximada de 3 250 ha y una longitud total de aproximadamente 20 km (Contreras- Espinosa, 2006). El SLM según García (2004), presenta un clima subhúmedo con un régimen pluvial o lluvioso de verano (julio a octubre), una temporada de secas (marzo a junio) y una temporada de nortes (noviembre a febrero). Se realizaron siete muestreos durante las temporadas de seca desde el año 2008 hasta 2015 y uno en 2008 en la temporada lluviosa en 20 sitios de recolecta definidos por un muestreo sistemático (Fig. 2).

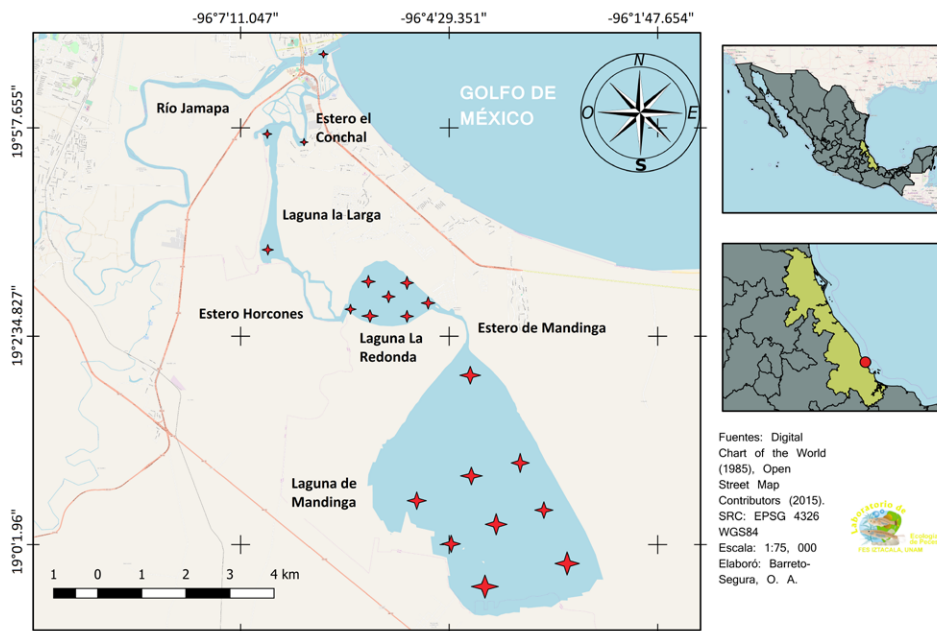


Figura 2. Puntos de recolecta dentro del Sistema Lagunar de Mandinga, Veracruz, México.

En cada uno de los ocho muestreos, los organismos endobénticos se colectaron con una draga para aguas poco profundas AMS, con capacidad de 2.36 l (Cifuentes-Lemus *et al.*, 1995; Correa-Araneda, 2016; The environment management, 2016). Los organismos fueron lavados y separados mediante un tamiz, pinceles y pinzas. Para los organismos epibénticos se realizaron arrastres sobre la vegetación sumergida con una red tipo Renfro de 70 x 140 cm con una abertura de malla de 700 μm con cabo para marco, colector y una red chinchorro de 30 m de longitud, 1.5 m de alto con una abertura de malla de 0.25 pulgadas con cabo rotulado en metros para medir el área muestreada. Todos los organismos se fijaron con formol al 10 %, para después ser separados y almacenados en frascos con alcohol al 70 %. El material colectado fue identificado hasta el nivel permisible con referencias especializadas. La clasificación, el nombre científico y válido para los taxones colectados, fue con base en WoRMS Editorial Board (2018). Los organismos fueron contados, pesados y almacenados en frascos rotulados con alcohol al 70 %.

RESULTADOS

Se registraron 43 grupos zoológicos, distribuidos en dos reinos, ocho filos, dos subfilos, dos superclases, siete clases, cinco subclases, dos infraclases, cinco superórdenes, nueve órdenes, ocho subórdenes, dos infraórdenes, 14 superfamilias, 16 familias y seis subfamilias, así como tres tipos de larvas.

Los grupos Decapoda (10), Gastropoda (8), Amphipoda (4), Bivalvia (3), Tanaidacea (3) e Isopoda (3), fueron los más diversos, seguidos en menor medida por los grupos que se determinaron a niveles superiores a Familia (12), (Tabla I).

Los decápodos se identificaron hasta el nivel de especie. Se identificaron ocho morfotipos de gastrópodos, de los cuales, tres se identificaron a nivel de especie. De los cuatro anfípodos registrados, sólo uno se identificó hasta especie.

Tabla I. Sinopsis por familia y nivel superior de los invertebrados zoobentónicos del SLM 2008-2015

	Familia
Clase Polychaeta	-
Orden Calanoida	-
Superorden Rizocephala	-
Orden Decapoda	Peneidae
	Portunidae
	Panopeidae
	Alpheidae
	Hyppolytidae
	Palaemonidae
Orden Amphipoda	Hyalellidae
Orden Isopoda	Munnidae
	Sphaeromatidae
	Idoteidae
Orden Tanaidacea	Parapseudidae
	Leptocheliidae
Clase Ostracoda	-
Phyllum Chaetognatha	-
Phyllum Ctenophora	-
Clase Bivalvia	Mytilidae
	Ostreidae
Clase Gastropoda	Potamididae
	Neritidae
Phyllum Nematoda	-
Clase Trematoda	-
Phyllum Foraminifera	-

Tabla II. Invertebrados zoobentónicos por muestreo en SLM.

Grupos/Especies	2008	2008 Lluviosa	2009	2010	2011	2012	2013	2015
Larva Trocófora	*	*	*	*	*	X	*	*
Clase Polychaeta	X	X	*	*	X	X	X	X
Orden Calanoida	*	*	*	*	X	*	*	*
Superorden Rizocephala	*	*	*	*	*	*	X	*
Larva <i>Mysis</i>	X	X	*	X	X	X	X	X
<i>Penaeus aztecus</i>	X	X	*	X	X	X	X	X
<i>Penaeus duorarum</i>	X	*	*	*	X	X	X	X
<i>Penaeus setiferus</i>	X	X	*	X	X	X	X	X
Larva Megalopa	*	*	*	*	*	X	*	*
<i>Callinectes rathbunae</i>	X	*	*	*	X	X	X	X
<i>Callinectes sapidus</i>	X	X	*	X	X	X	X	X
<i>Panopeus herbstii</i>	X	*	*	*	X	*	X	X
<i>Alpheus heterochaelis</i>	X	*	*	*	X	X	*	X
<i>Tozeuma carolinense</i>	X	*	*	*	*	X	X	X
<i>Macrobrachium acanthurus</i>	X	*	*	X	X	X	X	X
<i>Palaemon pugio</i>	X	*	*	*	X	X	X	X
<i>Hyallega azteca</i>	X	X	*	X	X	X	X	X
Amphipoda sp. 1	X	*	*	*	X	X	X	X
Amphipoda sp. 2	X	*	*	*	X	X	X	X
Amphipoda sp. 3	X	*	*	*	X	X	X	X
<i>Munna</i> sp.	X	*	*	*	X	*	*	X
<i>Cassinidea ovalis</i>	X	*	*	*	X	X	X	X
<i>Edotia triloba</i>	X	*	*	*	X	*	X	X
<i>Discapseudes mexicanus</i>	X	X	*	X	X	X	X	X
<i>Chondrochelia dubia</i>	X	*	*	*	X	X	X	X
<i>Leptocheilia rapax</i>	X	*	*	*	X	*	X	X
Clase Ostracoda	*	*	*	*	*	*	X	*
Phylum Chaetognatha	*	*	*	*	X	*	X	*
Phylum Ctenophora	*	*	*	*	*	*	*	X
Bivalvia sp. 1	X	X	*	*	X	X	X	X
<i>Brachidontes exustus</i>	X	*	*	*	X	X	X	X
<i>Crassostraea virginica</i>	X	*	*	*	X	X	*	X
<i>Cerithideopsis pliculosa</i>	X	*	*	X	*	*	X	X
<i>Neritina usnea</i>	X	X	*	*	X	X	X	X
<i>Neritina virginea</i>	X	X	*	*	X	X	X	X
Gastropoda sp. 1	*	*	*	*	X	X	X	*
Gastropoda sp. 2	*	*	*	*	X	*	*	*
Grupos/Especies	2008	2008 Lluviosa	2009	2010	2011	2012	2013	2015
Gastropoda sp. 3	*	*	*	*	X	*	*	*
Gastropoda sp. 4	*	*	*	*	X	*	*	*
Gastropoda sp. 5	*	*	*	*	X	*	*	*
Phylum Nematoda	*	*	*	*	X	*	*	*
Clase Trematoda	*	*	*	*	X	*	*	*
Phylum Foraminifera	*	*	*	*	*	*	X	*

X= colectado. *= no colectado.

DISCUSIÓN

Dada su ubicación latitudinal, el SLM responde a las estaciones bien definidas con un régimen pluvial o lluvioso de verano (julio a octubre) que representa un mayor aporte dulceacuícola, una temporada de secas (marzo a junio) que propicia altas tasas de evaporación y por ende un aumento en la salinidad y una temporada de nortes (noviembre a febrero) que aporta una gran cantidad de agua marina y material particulado por los vientos y mareas, generando mezcla de agua (Arreguín-Sánchez, 1982; Escobar-Briones, 2004; García, 2004; Contreras-Espinosa, 2006). La interacción entre las dos masas de agua y los gradientes generados de temperatura y salinidad, entre otros factores, propician la presencia de diversos tipos de microhábitats que permiten el establecimiento de organismos con diferentes requerimientos. Como consecuencia de la complejidad ambiental de dichos sistemas, las comunidades biológicas cambian sustancialmente en el mismo sistema a través del espacio y tiempo, tal y como se demuestra en la presente investigación o de uno a otro estuario. No obstante, algunos grupos mantienen un patrón general en estos sistemas costeros, tomando en cuenta que a lo largo de su ciclo de vida se han colectado en más de un ambiente y aparecen en más de un listado. Esto es debido a que existen algunos componentes compartidos entre estos sistemas, como son las praderas de vegetación sumergida y circundante, así como los bosques de manglar (Contreras y Castañeda, 2004; Ortiz, 2005).

La información acerca de los grupos colectados en el presente trabajo es dispersa y discontinua respecto a sus aspectos ecológicos y listados zoobentónicos en la literatura existente para el golfo de México y la información existente sobre los invertebrados para el SLM y el litoral veracruzano es anticuada, la mayoría de los trabajos modernos se enfocan en poblaciones específicas de especies comerciales y la diversidad de estos grupos varía considerablemente de un sistema a otro.

Las especies de decápodos aquí reportadas se han registrado en la mayoría de los estudios citados para el golfo de México y los sistemas veracruzanos. La diversidad de este grupo para el SLM se mantuvo constante en todos los ciclos de muestreo realizados (2008-2015), (Tabla II) y se considera relativamente alta en contraste con estudios realizados para el mismo complejo lagunar en décadas anteriores y normal con respecto a otros sistemas estuarino-lagunares de la región. En el presente estudio se han colectado 10 especies de decápodos de 32 registradas, esto representaría el 31 % de la decapofauna estuarina reportada para el estado de Veracruz (Álvarez *et al.*, 2011, 2014), hecho que resulta interesante para un sistema lagunar con una zona intermareal limitada y sujeto a las tres diferentes temporadas climáticas.

Entre los trabajos realizados sobre los decápodos en SLM, destacan (Peniche, 1979; Sánchez, 1980; Díaz y Latournerie, 1980; Arreguín-Sánchez, 1982; Rocha-Ramírez *et al.*, 1992). En esos trabajos, se han reportado ocho de las 10 especies de decápodos reportadas en esta investigación, de manera que el cangrejo *P. herbstii* y los camarones *P. duorarum*, y *T. carolinense*, representan nuevos registros para el SLM. Estas especies también se han reportado para la laguna de Tamiahua, Veracruz y la Laguna Madre, Tamaulipas (Arreguín-Sánchez, 1982; Barba *et al.*, 1993; Raz-Guzmán y Sánchez, 1996). Los mismos autores han reportado especies que no se registraron en la presente investigación. Esto sugiere importantes cambios en la diversidad de SLM a lo largo del tiempo, mismos que podrían indicar cambios en el ambiente a causa de las crecientes actividades antrópicas que se han generado en las últimas décadas en las proximidades del sistema lagunar.

Cabe mencionar que estas especies colectadas de decápodos, no solo se presentan en el litoral veracruzano, sino que presentan una amplia distribución, abarcando desde la parte norte del golfo de México, de Tamaulipas a Veracruz, destacando algunos trabajos

(Raz-Guzmán y Sánchez, 1992; Rocha-Ramírez *et al.*, 1992; Barba *et al.*, 1993; Sánchez y Soto, 1993; Raz-Guzmán y Sánchez, 1996; Barba, 1999; Ocaña-Luna *et al.*, 2008; Hernández *et al.*, 2010a; Vassallo *et al.*, 2014), y por la parte sur del golfo de México, abarcando hasta la península de Yucatán (Raz-Guzmán y de la Lanza, 1993; Urbina, 1996; Domínguez *et al.*, 2003). Lo anterior, concuerda con Ruiz *et al.* (2013), quienes indican que los cangrejos del género *Callinectes* (conocidos comúnmente en México como jaibas), se distribuyen por la costa, abarcando desde aguas al sur de la desembocadura del río Bravo, hasta el extremo este de la costa del estado de Campeche. Por su parte, Montalvo-Urgel *et al.* (2010), indican que el langostino *M. acanthurus* es una especie que se distribuye desde la desembocadura del río Bravo y Tamaulipas, hasta las costas de Tabasco y Campeche.

Hasta el momento, existen solo algunas recopilaciones bibliográficas para definir el estado del conocimiento de la carcinofauna en México, autores como Álvarez y Rodríguez-Almaraz (2008), Álvarez *et al.* (2011) y García-Madrigal *et al.* (2012), discuten el hecho particular de que en este grupo, el nivel de endemismo en aguas mexicanas es bajo debido a los patrones de distribución que presenta la mayoría de las especies que se distribuyen hacia el norte en regiones templadas o subtropicales, o bien, son de afinidad tropical y se extienden hacia el sur hasta las costas de Sudamérica.

Este patrón biogeográfico se debe esencialmente a que la conectividad entre los grupos bentónicos en una cuenca está condicionada por la presencia de estadios larvarios pelágicos, que permiten su dispersión a grandes distancias, por medio de corrientes superficiales, giros, mezclas, olas, marea y viento, por lo que se dice que varios procesos oceanográficos pueden influir en la composición y abundancia del zooplancton estuarino (Incze *et al.*, 2001; Lanksbury *et al.*, 2005; Contreras-Espinoza, 2016). Lo anterior, se suma al carácter migratorio que denotan muchas especies, como aquellas que se reproducen en la plataforma continental, pero cuyas etapas larvales y juveniles penetran a los estuarios, para regresar como adultos a la plataforma continental a completar su ciclo biológico (Elista-Ramírez, 2018). Tales procesos a su vez están sujetos a los patrones temporales como el de nortes, secas y lluvias (Marín *et al.*, 2004; Contreras-Espinoza, 2016) y locales de cada región (Escobar-Briones, 2004).

Algo similar sucede con los moluscos, particularmente con los bivalvos y gasterópodos típicos del litoral veracruzano. Investigadores que por décadas pasadas estudiaron la diversidad de los moluscos con énfasis en las especies comerciales, enlistaron la diversidad de la malacofauna para 12 lagunas costeras del golfo de México. En dichas lagunas, se observa una posible estabilidad en la estructura de la comunidad de moluscos, la diversidad denota poca variación en el gradiente latitudinal, así mismo, los grupos dominantes muestran una composición similar a nivel de especie, por ejemplo, los gasterópodos del género *Neritina*. En trabajos como el de Reguero *et al.*, (1991) para la laguna de Tampamachoco, Veracruz o más recientes, como los de Noguez-Núñez (2011) y Hernández *et al.* (2015), para laguna de Tamiahua, en el mismo estado, se menciona una composición específica similar.

En la presente investigación, la diversidad de moluscos en el SLM se considera baja respecto al mismo sistema en décadas anteriores y también con otros sistemas de la región: se registraron 12 grupos, ocho gasterópodos y cuatro bivalvos (Tabla II). Siendo que, al menos para SLM, se han reportado 32 especies y en otros sistemas de la región, el número de especies asciende a más de 60 (Reguero y García Cubas, 1991, 1993; García-Cubas y Reguero, 1995). Esta situación puede deberse a varios factores, el primero, es que la mayoría de los trabajos son estudios compilatorios de varios años de registros y la presente investigación es un estudio de muestreos realizados solo durante una temporada climática (secas). Otro factor determinante son las diferencias entre las artes de captura usadas en este trabajo y en el resto de las investigaciones, donde son específicas

para ciertas especies comerciales y muy selectivas, el número de estaciones de recolecta, duración del muestreo, entre otras diferencias (Pérez-Hernández y Torres-Orozco, 2000). Así mismo, las alteraciones y modificaciones antropológicas a las que se ha sometido el SLM, que han determinado cambios negativos en la diversidad, ya que en el año 2000, 2005, 2010 y 2015, la parte norte del sistema, conocida como La Larga, ha sido dragada con la finalidad de reactivar la comunicación con el mar y propiciar un mejor reciclaje e intercambio de agua del mar al sistema y viceversa, que ha propiciado también cambios en la diversidad de las especies. Esta presunción puede comprobarse con el grupo de los gasterópodos, un grupo relativamente fácil de determinar la especie, pero que, en esta investigación, no hubo una confirmación o bibliografía que pudiera ayudar a una definitiva determinación específica y se prefirió señalarlas como diferentes morfos.

Los moluscos de la clase Bivalvia han sido los más estudiados en el SLM, particularmente, de los ostiones del género *Crassostrea*. En el trabajo de Guzmán-Amaya (2004) y Barrera-Escorcia (2006), sobre la toxicidad de algunos metales pesados, se han reportado en menor medida algunas características poblacionales de otros bivalvos como *B. exustus*, registrado en el presente estudio, Correa-Syoval y Rodríguez-Castro (2013), también indican su presencia en SLM. Otros trabajos en donde se ha mencionado la presencia de esta especie en SLM, son los de Arreguín-Sánchez (1982), García-Cubas *et al.* (1992) y Reguero y García-Cubas (1993).

Se sabe que en el golfo de México existen asociaciones complejas de especies vegetales que constituyen la vegetación acuática sumergida y que estas cubren una extensión amplia de la zona costera (Winfield *et al.*, 2001). Contreras y Castañeda (2004), indican que la gran mayoría de las lagunas costeras están rodeadas de manglares y presentan asociaciones vegetales similares, lo que incrementa su importancia en la diversidad. Esto es relevante, ya que la supervivencia de la mayoría de los grupos epibénticos, depende directa o indirectamente de los hábitats específicos que proveen estas comunidades vegetales; como el caso de los crustáceos peracáridos asociados a las praderas de vegetación sumergida, los que constituyen un grupo dominante del epibentos costero (Livingston *et al.*, 1998; Álvarez *et al.*, 1999; Marcia y Lirman, 1999; Winfield *et al.*, 2007).

La información que se tiene sobre los crustáceos peracáridos es limitada y se encuentra sesgada principalmente por los problemas taxonómicos que genera la presencia de ciclos de desarrollo complejos, sus tallas pequeñas y el alto grado de polimorfismo intraespecífico que exhiben (Suárez-Morales *et al.*, 2004). García-Madrigal (2007) indica que el hecho de que las investigaciones sobre peracáridos en las costas mexicanas sean esporádicas, se debe a la falta de taxónomos especializados en los diferentes grupos y a la elevada dificultad para diferenciar algunas especies.

Sin embargo, es bien conocido que los peracáridos destacan por tener cuidado parental, además de que en la mayoría de las especies se presenta un desarrollo directo. Lo anterior adquiere relevancia cuando se habla de la capacidad de dispersión que tienen por medios propios y son un grupo de organismos extremadamente exitosos por sus innovaciones morfológicas y fisiológicas que les han permitido establecerse en diferentes hábitats (McNeil y Prenter, 2000; Obenat *et al.*, 2006; Heard y Yerson, 2009; Winfield y Ortiz, 2011). Esto se ve reflejado en los registros que se tienen sobre este grupo en el golfo de México, pues han desarrollado una serie de adaptaciones que les han permitido colonizar distintos tipos de hábitats, siendo algunos muy específicos (Heard y Yerson, 2009; Ahyong *et al.*, 2011) o para el estado de Veracruz que se han recolectado en fondos suaves, sustrato duro y playa con sustrato no consolidado. Hasta 2007 para México se tienen registradas 1 242 especies de peracáridos que representan el 5.5 % de la diversidad mundial de este grupo de crustáceos, con el predominio del Orden Amphipoda (75.2 %) sobre el resto de los Peracáridos (24.8 %), (Winfield y Ortiz, 2011).

Los resultados de la presente investigación representan un aporte al conocimiento de los peracáridos, y particularmente, de los anfípodos de la cuenca veracruzana. Sin embargo, la diversidad de este grupo es relativamente baja en el SLM, ya que tan solo para México, se han registrado alrededor de 935 especies de anfípodos, de los cuales, 72 se presentan en el estado de Veracruz (Winfield y Ortiz, 2011), 25 registros se asociaron a estratos con vegetación sumergida y 21 en sedimentos finos, como limosos, arcillosos o lodosos, como se presentan en la mayoría de los ambientes estuarino-lagunares de Veracruz (Escobar-Briones y Winfield, 2003; Escobar-Briones y Jiménez-Guadarrama, 2010).

En el presente estudio, a pesar de presentar el SLM sedimentos lodosos, limosos y praderas de vegetación sumergida, solo se registraron cuatro especies de anfípodos, cuya presencia fue constante en el sistema a partir de 2009. Es baja su diversidad, ya que solo a 62 km del SLM se ubica el sistema más cercano y sistemáticamente estudiado con 11 especies que es Boca Camaronera y 13 especies en Laguna de Alvarado (Winfield y Ortiz, 2011). Sólo uno se determinó hasta el nivel de especie (*H. azteca*) y tres fueron morfos pero presentan características morfológicas generales de los anfípodos gamáridos (Chapman, 2007). No se llegó a una identificación más detallada, pues hace falta trabajo taxonómico y conocimiento para las especies mexicanas del estado de Veracruz, ya que la primera publicación sobre este grupo y en general para los peracáridos data de la década de los 70's con los trabajos de Bacescu, McKinney y Price y por las reorganizaciones e interpretaciones de los caracteres morfológicos de algunos investigadores (Winfield y Ortiz, 2011). Se ha documentado que *H. azteca* se distribuye ampliamente en los sistemas costeros del golfo de México (Ortiz *et al.*, 2007; Hernández *et al.*, 2010b; Montalvo-Urgel *et al.*, 2010; Paz-Ríos y Ardisson, 2013; Mirya-Vidal *et al.*, 2016). Casset *et al.* (2001) reportaron que las poblaciones de dos especies del género *Hyaella*, mostraron variaciones relacionadas al ciclo de la vegetación sumergida.

Los tanaidáceos son un grupo que, por su diversidad, abundancia y distribución, ocupan el cuarto lugar en diversidad entre los crustáceos peracáridos. Actualmente, se han identificado alrededor de 900 a 1 070 especies a nivel mundial; la mayoría son marinos, aunque se sabe que han desarrollado múltiples estrategias que les han permitido colonizar desde ambientes costeros, hasta profundidades hadales (Heard y Yerson, 2009; Thiel e Hinojosa, 2009; Ah Yong *et al.*, 2011). Para México se han registrado 65 especies y ocupa el tercer lugar en diversidad después de anfípodos e isópodos y para el estado de Veracruz sólo siete especies han sido identificadas. En el SLM se identificaron tres especies, que la ubicaría después de la laguna de Alvarado (cuatro especies) como la segunda más diversa y seguida Boca Camaronera con dos (Winfield y Ortiz, 2011). Es importante señalar que las especies de estos tres sistemas son las mismas y puede ser debido a que Hermoso-Salazar y Arvizu-Coyotzi (2015) reportaron a *L. rapax* y *L. dubia* asociados a diversos tipos de sustratos como en este estudio. A pesar de ser escasos los estudios sobre este grupo, en el SLM se registraron especies de tanaidáceos que se han reportado también en el Sistema Arrecifal Veracruzano que se ubica a tan solo unos kilómetros al norte y noreste de SLM, hecho que adquiere relevancia al evaluar el ámbito geográfico del grupo (Winfield *et al.*, 2013).

Magaña-Guzmán (2014), reportó las familias Leptocheliidae y Parapseudidae con dos especies: *L. dubia* y *D. mexicanus*, siendo esta última la que presentó la mayor abundancia en la laguna de Sontecomapan, Veracruz. Estos tanaidáceos se registraron en los últimos cinco muestreos del presente estudio y concuerda con Heard y Yerson (2009) y Thiel e Hinojosa (2009), quienes mencionan que particularmente, *D. mexicanus* es una especie propia de los sistemas costeros y que sus poblaciones son capaces de alcanzar abundancias muy elevadas, particularmente en estuarios someros, donde las temperaturas son relativamente altas, tal y como las presenta el SLM.

Los registros de isópodos en el presente trabajo son un aporte importante para el conocimiento del ámbito geográfico de este grupo. Es el segundo grupo de peracáridos en importancia después de los anfípodos y se tienen registradas 169 especies para México y solo 16 para el estado de Veracruz. Por lo menos tres especies se recolectaron en el SLM por lo que sería el primer lugar en diversidad para este tipo de sistemas, ya que en la laguna de Alvarado se registran dos especies y en Boca Camaronera solo una especie (Winfield y Ortiz, 2011), aunque las especies de isópodos aquí reportadas, también se han registrado en otros sistemas de Veracruz (Reyes-Barragán y Salazar-Vallejo, 1990; Rocha-Ramírez *et al.*, 2007; Winfield *et al.*, 2007; Ruiz y López-Portillo, 2014) e inclusive Radabaugh (2013) y Hale *et al.* (2017) los colectaron en la costa Este de Estados Unidos. La característica en común que tienen estos sistemas son los fondos limo arcillosos o lodosos y las praderas de vegetación sumergida, que son los hábitats más adecuados para todos los peracáridos. En comparación con el Sistema Arrecifal Veracruzano que se ubica al noroeste del SLM se registran 12 especies de isópodos, lo que indica su carácter más marino del grupo (Winfield y Ortiz, 2011; Ortiz *et al.*, 2013).

La conectividad entre las comunidades de crustáceos peracáridos en las costas de Veracruz se encuentra fragmentada, esto se atribuye principalmente a que como se ha comprobado, los patrones de distribución y dispersión de este grupo en el ambiente marino están determinados por diferentes factores, principalmente la historia y geomorfología de la cuenca oceánica, y en menor medida, las corrientes superficiales y profundas (Winfield *et al.*, 2013).

El número de especies de crustáceos y moluscos varía de una laguna a otra y frecuentemente se debe a las características propias de cada sistema, como la ausencia de variedad de ambientes. Tanto es así que, simplemente en la laguna de Términos, Campeche, la carcinofauna llega hasta 85 especies, y para todo el estado de Veracruz se han reportado únicamente 68 especies de crustáceos en la zona costera. Aunque en otras ocasiones la variación en la riqueza específica reportada para estos sistemas se explica por el método de muestreo empleado por el investigador, ya que algunos son más minuciosos que otros por el hecho de estar acotados a objetivos distintos de la investigación (Román-Contreras 1988; Álvarez *et al.*, 1999; Contreras y Castañeda, 2004).

Los estudios realizados sobre cirripedios abarcan las costas del Pacífico y para el golfo de México, las costas de Tamaulipas y Veracruz, y en menor medida, las de Campeche y Tabasco, con un total de 21 especies registradas, destacando los estudios de Celis (2004, 2009) y Celis *et al.* (2007). Young y Ross (2000) documentaron algunos aspectos sobre la biogeografía de los cirripedios en México, mientras que Rodríguez-Almaráz y García-Madrigal (2014) realizaron una compilación y evaluación sobre algunos aspectos ecológicos de los cirripedios torácicos, enfocándose en las especies exóticas que son transportadas en el lastre de los barcos. Estos autores atribuyen la distribución actual de este grupo principalmente a las actividades humanas. Lo anterior es relevante, tomando en cuenta que SLM se encuentra a menos de 10 kilómetros al sur del puerto de altura de Veracruz.

Otro de los grupos cuya presencia está condicionada por el hábitat, son los poliquetos. Este grupo ha sido estudiado ampliamente en los ambientes marinos y costeros de México con 1 700 especies de poliquetos para ambos litorales de México (Tovar-Hernández *et al.*, 2014) y 306 especies para las costas de Veracruz (Granados-Barba, 2011), pues se sabe que debido a la presencia de abundantes estratos de vegetación sumergida y la dominancia de sedimentos finos, se propician las características adecuadas para que los poliquetos marinos puedan penetrar a alimentarse, de manera que son considerados como un grupo oportunista en dichos sistemas (Reyes-Barragán y Salazar-Vallejo, 1990; Gambi *et al.*, 2003). No existen propiamente estudios para el SLM, a pesar de que se registró en todos los ciclos de muestreo del presente estudio, excepto en el año 2010, sin embargo, Vera-Hidalgo (2012) analizó la distribución de los poliquetos en los estuarios de los ríos La Antigua, Papaloapan y Jamapa en Veracruz,

siendo este último donde se registró la mayor abundancia. Cabe mencionar que el río Jamapa desemboca al norte del SLM, por lo que puede suponerse la presencia del grupo en el sistema, lo que concuerda con Hidalgo (2004), quien menciona que los poliquetos son un componente dominante con más del 30 % de la densidad relativa en el bentos de sistemas tropicales.

De los estudios del zoobentos realizados en el golfo de México, se puede reconocer que existe una gran diversidad de hábitats, dado que los ambientes costeros representan una zona de confluencia entre los ecosistemas terrestres y marinos, cuyas fronteras son difusas y presentan gradientes marcados espacio-temporalmente. Como consecuencia de la complejidad ambiental de los sistemas estuarinos, las comunidades biológicas cambian sustancialmente de uno a otro estuario y dentro del mismo sistema.

En la actualidad, la generación de bases de datos basadas en las características de nuestros propios sistemas acuáticos, tanto abióticos como bióticos, se vuelve imprescindible para establecer índices en el monitoreo y control de la salud de dichos sistemas. Bajo esta premisa, es necesario aumentar los esfuerzos de exploración en sitios prioritarios en las costas mexicanas, pues los componentes bénticos del golfo de México están expuestos a diferentes actividades que modifican el hábitat, ya sean de origen natural o antropogénico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), a través de la carrera de Biología de la FES Iztacala, a los proyectos PAPIME (EN203804) y PAPCA que proporcionaron apoyo económico para la compra de equipo y material para la realización de las investigaciones de campo. Al Maestro en Ciencias Adolfo Cruz-Gómez por su colaboración en la realización de los muestreos.

LITERATURA CITADA

- Ahyong, S. T., J. Lowry, M. Alonso, R. N. Bamber, G. A. Boxshall, P. Castro, S. Gerken, G. S. Karaman, J. W. Goy, D. S. Jones, K. Meland, D. C. Rogers y J. Svavarsson. 2011. Subphylum Crustacea Brönnich, 1772: 165-191. En: Zhang, Z.Q. (Ed.). *Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa*, 3140: 1-237.
- Álvarez, F. y G. Rodríguez-Almaraz. 2008. *Crustáceos de México: estado actual de su conocimiento*. Dirección de Publicaciones, Univ. Autón. Nuevo León, México, 522 pp.
- Álvarez, F., J. L. Villalobos, M. E. Hendrickx, E. Escobar-Briones, G. Rodríguez-Almaraz y E. Campos. 2014. Biodiversidad de crustáceos decápodos (Crustacea: Decapoda) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 208-219.
- Álvarez, N. F., J. L. Villalobos y S. Cházaro-Olvera. 2011. Camarones y cangrejos dulceacuícolas y marinos (Crustacea: Decapoda): 287-293. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). 2011. *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de estado. Vol. II. Diversidad de especies: Conocimiento actual*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C., México, 679 pp.
- Álvarez, F., J. L. Villalobos, Y. Rojas y R. Robles. 1999. Listas y comentarios sobre los crustáceos decápodos de Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoológica*, 70 (1): 1-27.

- Arreguín-Sánchez, F. 1982. Contribución al conocimiento de la hidrobiología de las lagunas de Mandinga, Veracruz, México. 1982. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 26: 111–134.
- Barba, E. 1999. Variación de la densidad y la biomasa de peces juveniles y decápodos epibénticos de la región central de Laguna Madre, Tamaulipas. *Hidrobiológica*, 9 (2): 103–116.
- Barba, E. 2005. Valor del hábitat: Distribución de peces en humedales de Tabasco. *ECOfronteras*, 25: 9–11.
- Barba, E., A. Raz-Guzmán, y A. J. Sánchez. 1993. *Patrones de distribución de los carideos de laguna Madre, Tamaulipas y laguna de Términos, Campeche*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM, 50 pp.
- Barrera-Escorcia, G. 2006. *Toxicidad del cromo y cadmio en ostión Crassostrea virginica (Gmelin) de la laguna de Mandinga, Veracruz*. Tesis Doctorado. UAM Iztapalapa, 229 pp.
- Casset, M. A., F. R., Momo y D. N. Adonis. 2001. Dinámica poblacional de dos especies de anfipodos y su relación con la vegetación acuática en un microambiente de la cuenca del río Luján (Argentina). *Ecología Austral*, 11(2): 79–85.
- Celis, A. 2004. *Taxonomía y patrones de distribución de los cirripedios (Crustacea: Cirripedia: Thoracica) sublitorales de la parte sur del Golfo de México*. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Celis, A. 2009. *Análisis panbiogeográfico y taxonómico de los cirripedios (Crustacea) de México*. Tesis Doctorado. Instituto de Biología, UNAM.
- Celis, A., G. Rodríguez-Almaráz y F. Álvarez. 2007. Los cirripedios torácicos (Crustacea) de aguas someras de Tamaulipas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78: 325–337.
- Chapman, J. W. 2007. Amphipoda: Chapter 39: 545-618. En: Carlton J. T. (Ed.). *The light and Smith Manual: Intertidal Invertebrates from Central California to Oregon*. 4th ed. The University of California Press, USA, 1019 pp.
- Cifuentes-Lemus, J. L., P. Torres-García y M. Frías M. 1995. *El océano y sus recursos. VI. Bentos y necton*. 4a reimpresión. Fondo de Cultura Económica, México.
- Contreras, F. y O. Castañeda. 2004. Las lagunas costeras y estuarios del Golfo de México: Hacia el establecimiento de índices ecológicos: 373-416. En: Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra (Comps.). *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Instituto de Ecología, A. C. y Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies. México, D. F.
- Contreras-Espinosa, F. 2006. Lagunas costeras de Veracruz: 206-225. En: Moreno-Casasola, P., E. R. Peresbarbosa y A.C. Travieso-Bello (Eds.) *Estrategias para el manejo integral de la zona costera: un enfoque municipal. Vol. 1*. Instituto de Ecología A.C., Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (SEMARNAT), Gobierno del Estado de Veracruz. Xalapa, México.
- Contreras-Espinosa, M. L. 2016. *Variación espacio-temporal de la estructura comunitaria del zooplancton y su relación con las variables hidrográficas en la desembocadura del río Jamapa, Veracruz, en dos temporadas climáticas (nortes y lluvias)*. Tesis de Maestría en Ecología y Pesquerías. Universidad Veracruzana, México, 102 pp.

- Correa-Araneda, F. 2016. Diseño muestral y métodos de muestreo en ríos, lagunas y humedales para el estudio de bioindicadores de calidad de agua: 81–88. En: Chatata B., C. Talavera y F. Villasante (Eds). *Estudio de comunidades biológicas como bioindicadores de calidad de agua*. Universidad Nacional de San Agustín-CONCYTEC. Arequipa, Perú.
- Correa-Syoval, A. y J. H. Rodríguez-Castro. 2013. Zoogeografía de los bivalvos marinos de la costa de Tamaulipas, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 48 (3): 565–584.
- Cumberlidge, N., P. K. L. Ng, D. C. J. Yeo, C. Magalhães, M. R. Campos, F. Alvarez, T. Naruse, S. R. Daniels, L. J. Esser, F. Y. K. Attipoe, F. L. Clotilde-Ba, W. Darwall, A. McIvor, J. E. M. Baillie, B. Collen y M. Ram. 2009. Freshwater crabs and the biodiversity crisis: importance, threats, status, y conservation challenges. *Biological Conservation*, 142 (8): 1665–1673.
- Díaz, H. F. y J. R. Latournerie. 1980. *Factores fisiológicos que afectan la supervivencia y el metabolismo energético de dos especies de peneidos (Penaeus aztecus y P. setiferus) de la laguna de Mandinga, Veracruz, México*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM, 38 pp.
- Domínguez, J. C., A. J. Sánchez, R. Florido y E. Barba. 2003. Distribución de macrocrustáceos en la Laguna Mecocacán, al sur del Golfo de México. *Hidrobiológica*, 13 (2): 127–136.
- Elista-Ramírez, E. C. 2018. *Variabilidad temporal y espacial de la composición y abundancia de las larvas planctónicas de decápodos del Golfo de Cariaco, Estado Sucre, Venezuela*. Tesis profesional. Universidad de Oriente, Venezuela, 92 pp.
- Escobar-Briones, E. 2004. Estado del conocimiento de las comunidades bénticas en el Golfo de México: 199-244. En: Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra (Comps.). *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Instituto de Ecología, A. C. y Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies. México, D. F.
- Escobar-Briones, E. y E. L. Jiménez-Guadarrama. 2010. Macrocrustáceos (Peracarida, Decapoda) de los fondos carbonatados del sector occidental del banco Campeche en el Sur del Golfo de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: 63–72.
- Escobar-Briones, E. y I. Winfield. 2003. Checklist of the Benthic Gammaridea y Caprellidea (Crustacea: Peracarida: Amphipoda) from the Gulf of Mexico Continental Shelf and Slope. *The Belgian Journal of Zoology*, 133 (1): 37–44.
- Farrapeira, C. M. R., C. Alecrin, D. Ferreira, A. Vinícius, S. De Lyra, M. Marinho, D. Apolonio, y J. Arruda. 2009. Zonación vertical del macrobentos de sustratos sólidos del estuario del río Massangana, Bahía de Suape, Pernambuco, Brasil. *Biota Neotrópica*, 9 (1): 1–14.
- Gambi, M. C., V. Tussenbroek, B. I. y A. Brearley. 2003. Mesofaunal borers in seagrasses: world-wide occurrence y a new record of boring polychaetes in the Mexican Caribbean. *Aquatic Botany*, 76 (1). 65–77.
- García, E. 2004. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. (Para adaptarlo a las condiciones de la república Mexicana)*. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- García-Cubas, A. y M. Reguero. 1995. Moluscos de la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México: sistemática y ecología. *Hidrobiológica*, 5 (1-2): 1–24.

- García-Cubas, A., M. Reguero y R. Elizarrarás. 1992. Moluscos del sistema lagunar Chica-Grande, Veracruz, México: Sistemática y Ecología. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México*, 19 (1): 71–121.
- García-Madrugal, M. S. 2007. Annotated checklist of the amphipods (Peracarida: Amphipoda) from the tropical eastern Pacific: 63-195. En: Hendrickx M. E. (Ed.). *Contribuciones al estudio de los crustáceos del Pacífico este*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México.
- García-Madrugal, M. S., J. L. Villalobos-Hiriart, F. Álvarez y R. Bastida-Zavala. 2012. Estado del conocimiento de los crustáceos de México. *Ciencia y Mar*, 46: 43–62.
- Granados-Barba, A. 2011. Gusanos anillados marinos (Annelida: Polychaeta): 247–257. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). 2011. *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de estado. Vol. II. Diversidad de especies: Conocimiento actual*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C., México, 679 pp.
- Guzmán-Amaya, P. 2004. *Contaminación por metales en ostión de las lagunas de Alvarado, Mandinga y Tamiahua, Ver.* Tesis de Maestría en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Hale, S. S., H. W. Buffum, J. A. Kiddon y M. M. Hughes. 2017. Subtidal benthic invertebrates shifting northward along the US Atlantic Coast. *Estuaries Coasts*, 40 (6): 1744–1756.
- Heard, R.W. y G. Yerson. 2009. Tanaidacea (Crustacea) of the Gulf of Mexico: 987-1000. En: Felder, D. L. y D. K. Camp (Eds.). *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota*. Volume 1: Biodiversity. Texas University Press, USA.
- Hermoso-Salazar, M. y K. Arvizu-Coyotzi. 2015. Crustáceos del Sistema Arrecifal Veracruzano: 47-72. En: Granados-Barba, A., L. D. Ortiz-Lozano, D. Salas-Monreal y C. González-Gándara (Eds.). *Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el corredor arrecifal del suroeste del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche, México, 336 pp.
- Hernández, C., E. Escobar y J. Alcocer. 2010a. Ensamble de crustáceos bentónicos en un lago salino tropical. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: 133–140.
- Hernández, C., F. Álvarez y J. L. Villalobos. 2010b. Crustáceos asociados a sustrato duro en la zona intermareal de Montepío, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: 141–151.
- Hernández, S. V. M., L. J. Rangel, J. Gamboa, J. A. Arévalo, J. Montiel, M. García, S. Arias, R. M. Padrón, C. J. Pacheco y L. Gama. 2015. Riqueza de moluscos acuáticos en las cuencas hidrológicas río Grijalva-Villahermosa y río Tonalá, lagunas del Carmen-Machona en Tabasco, México. *Hidrobiológica*, 25 (2): 239–247.
- Hidalgo, G. 2004. Características de la biota marina: 42–50. En: Rodríguez-Rubio, J. (Ed.). *Tercer monitoreo ambiental de la explotación del yacimiento de cienos carbonatados en la Bahía de Cayo Moa Grande*. OC-270733-328.

- Incze, L. S., D. Hebert, N. Wolff, N. Oakey y D. Dye. 2001. Changes in copepod distributions associated with increased turbulence from wind stress. *Marine Ecology Progress Series*, 213: 229–240.
- Lanksbury, J. A., J. T. Duffy-Yerson, K. L. Mier y M. T. Wilson. 2005. Ichthyoplankton abundance, distribution y assemblage structure in the Gulf of Alaska during September 2000 y 2001. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64: 775–785.
- Livingston, R. J., S. E. McGlynn y X. Niu. 1998. Factors controlling seagrass growth in a gulf coastal system: Water y sediment quality y light. *Aquatic Botany*, 60: 135–159.
- Magaña-Guzmán, V. 2014. *Análisis taxonómico de los leptoquélidos (Crustacea: Peracarida: Tanaidacea) de México con base en datos morfológicos y moleculares*. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México.
- Marcia, S. y D. Lirman. 1999. Destruction of Florida Bay seagrasses by a grazing front of sea urchins. *Bulletin of Marine Science*, 65: 593–601.
- Marín, B., C. Lodeiros, D. Figueroa y B. Márquez. 2004. Distribución vertical y abundancia estacional del microzooplancton y su relación con los factores ambientales en Turpialito, Golfo de Cariaco, Venezuela. *Revista Científica Facultad de Ciencias Veterinarias*, 14 (2): 133–139.
- McNeil, C. y J. Prenter. 2000. Differential microdistributions and interspecific interactions in coexisting native and introduced *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda). *Journal of Zoology*, 251: 377–384.
- Mirya-Vidal, J. F., E. Barba-Macias, C. Trinidad-Ocaña y J. Juárez-Flores. 2016. Diversidad de crustáceos en la cuenca baja del río Papaloapan, Veracruz, México. *Hidrobiológica*, 26 (3): 475–482.
- Montalvo-Urgel, H., A. J. Sánchez, R. Florido y A. A. Macossay-Cortez. 2010. Lista de crustáceos distribuidos en troncos hundidos en el humedal tropical Pantanos de Centla, al sur del golfo de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: 121–131.
- Noguez-Núñez, M. 2011. *Diversidad, distribución y abundancia de los moluscos gasterópodos en la Laguna La Mancha, municipio de Actopan, Ver. (Mayo-Noviembre 2010)*. Tesis Profesional. Universidad Veracruzana, 78 pp.
- Obenat, S., E. Spivak y L. Garrido. 2006. Life history y reproductive biology of the invasive amphipod *Melita palmata* (Amphipoda: Melitidae) in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86: 1381–1387.
- Ocaña-Luna, A., G. Hernández-Batún y M. Sánchez-Ramírez. 2008. Abundancia y distribución de juveniles de *Farfantepenaeus aztecus* (Ives 1891), *F. duorarum* (Burkenroad 1939) y *Litopenaeus setiferus* (Linnaeus 1767) en la Laguna Madre, Tamaulipas, México. *Hidrobiológica*, 18 (3): 199–208.
- Ortiz, M. A. 2005. Regionalización geomorfológica de la costa. En: Peresbarbosa, E. (Ed). *Hacia un diagnóstico de la zona costera de Veracruz y un manejo integral de la zona costera*. Pronatura Veracruz y The Nature Conservancy. Xalapa, Veracruz, México, 91 pp.

- Ortiz, M., A. Martín y Y. J. Díaz. 2007. Lista y referencias de los crustáceos anfípodos (Amphipoda: Gammaridea) del Atlántico occidental tropical. *Revista de Biología Tropical*, 55 (2): 479–498.
- Ortiz, M., I. Winfield, S. Cházaro-Olvera, B. López-Del Río y M. A. Lozano-Aburto. 2013. Isópodos (Crustacea: Peracarida) del área natural protegida Arrecife Tuxpan-Lobos, Veracruz, México: Lista de especies y registros nuevos. *Novitates Caribaea*, 6: 63–75.
- Paz-Ríos, C. E. y P. L. Ardisson. 2013. Benthic amphipods (Amphipoda: Gammaridea y Corophiidea) from the Mexican southeast sector of the Gulf of Mexico: checklist, new records y zoogeographic comments. *Zootaxa*, 3635 (2): 137–173.
- Pech, P. D. y P. L. Ardisson H. 2010. Comunidades acuáticas: Diversidad en el bentos marino-costero: 144-146. En: Durán, R. y M. Méndez (Eds.). *Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán*. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA, 496 pp.
- Peniche, V. R. F. 1979. *Estudio estacional de los crustáceos en la laguna Grande de Mandinga, Veracruz*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM, 52 pp.
- Pérez-Hernández, M. A. y A. Torres-Orozco. 2000. Evaluación de la riqueza de especies en las lagunas costeras mexicanas. Estudio de un caso en el Golfo de México. *Hidrobiológica*, 10 (2): 74–83.
- Radabaugh, K. 2013. *Light environment controls y basal resource use of planktonic y benthic primary production*. Tesis Profesional. University of South Florida, 176 pp.
- Raz-Guzmán, A. y A. J. Sánchez. 1992. Registros adicionales de cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura) del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoológica*, 63 (2): 273–277.
- Raz-Guzmán, A. y A. J. Sánchez. 1996. Catálogo ilustrado de cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura) de la laguna de Tamiahua, Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoológica*, 63 (2): 273–277.
- Raz-Guzmán, A. y G. de la Lanza. 1993. $\delta^{13}\text{C}$ del zooplancton, crustáceos decápodos y anfípodos de Laguna Términos, Campeche (México), con referencias a fuentes de alimentación y posición trófica. *Ciencias Marinas*, 19 (2): 245–264.
- Reguero, M. y A. García-Cubas. 1991. Moluscos de la laguna Camaronera, Veracruz, México: Sistemática y Ecología. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México*, 18 (1): 1–23.
- Reguero, M. y A. García-Cubas. 1993. Moluscos del complejo lagunar Larga-Redonda-Mandinga, Veracruz, México: Sistemática y Ecología. *Hidrobiológica*, 3 (1 y 2): 41–70.
- Reguero, M., A. García-Cubas y G. Zúñiga. 1991. Moluscos de la laguna Tampamachoco, Veracruz, México: Sistemática y ecología. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México*, 18 (2): 289–328.
- Reyes-Barragán, M. y S. I. Salazar-Vallejo. 1990. Bentos asociado al pastizal de *Halodule* (Potamogetonaceae) en Laguna de la Mancha, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 38 (2): 167–173.

- Rocha-Ramírez, A., S. Cházaro-Olvera y P. M. Mueller. 1992. Ecología del género *Callinectes* (Brachyura: Portunidae) en seis cuerpos de agua costeros del estado de Veracruz, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México*, 20 (1): 33–41.
- Rocha-Ramírez, A., A. Ramírez-Rojas, Chávez-López, R. y J. Alcocer. 2007. Invertebrate assemblages associated with root masses of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach 1883 in the Alvarado Lagoonal System, Veracruz, México. *Aquatic Ecology*, 41: 319–333.
- Rodríguez-Almaráz, G. A. y M. S. García-Madrigal. 2014. Crustáceos exóticos invasores: 347–371. En: Mendoza, R. y P. Koleff (Coords.). *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 570 pp.
- Román-Contreras, R. 1988. Características ecológicas de los crustáceos decápodos de la Laguna de Términos: 305–322. En: Yáñez-Arancibia, A. y J. W. Day, Jr. (Eds.). *Ecología de los ecosistemas costeros en el sur del Golfo de México: la región de la Laguna de Términos*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM y Coastal Ecology Institute (LSU). Editorial Universitaria, México, D. F.
- 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.
- Ruiz, T., A. R. Vázquez-Bader y A. García. 2013. Asociaciones de megacrustáceos epibentónicos en la Sonda de Campeche, Golfo de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 280–290.
- Sánchez, Z. A. 1980. *Efecto de la salinidad y temperatura sobre el balance hidrosalino de los peneidos de la laguna de Mandinga, Veracruz*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Sánchez, A. J. y L. A. Soto. 1993. Distribución de camarones inmaduros (Decapoda: Penaeidae) en el sistema lagunar Alvarado, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 42 (1): 81–88.
- Suárez-Morales, E., R. W. Heard, M. S. García-Madrigal, J. J. Oliva-Rivera y E. Escobar-Briones. 2004. *Catálogo de los tanaidáceos (Crustacea: Peracarida) del Caribe Mexicano*. CONACYT/ SEMARNAT/ El Colegio de la Frontera Sur, México. D.F., 121 pp.
- The Environment Management. 2016. Equipos estandarizados para muestreos hidrobiológicos. [En línea]: <<http://redsurbernet.com/brochure.pdf>> [Accesado el 30 de diciembre de 2018].
- Thiel, M. y I. Hinojosa. 2009. Peracarida: Anfipodos, isopodos, tanaidáceos y cumáceos: 671–738. En: Hausserman, V. y G. Forsterra (Eds.). *Marine benthic fauna of Chilean Patagonia. Illustrated identification guide*. Nature in Focus, Puerto Montt, Chile, 1000 p.
- Tovar-Hernández, M. A., P. Salazar-Silva, J. A. de León-González, L. F. Carrera-Parra y S. I. Salazar-Vallejo. 2014. Biodiversidad de Polychaeta (Annelida) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 190–196.
- Urbina, C. A. 1996. *Fauna carcinológica del sistema lagunar Carmen-Pajonal-Machona, Tabasco, México*. Tesis de licenciatura. División Académica de Ciencias Biológicas, Unidad Sierra, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, México, 29 pp.




- Vassallo, A., Y. Dávila, N. Luviano, S. Deneb-Amozurrutia, X. G. Vital, C. A. Conejeros, L. Vázquez y F. Álvarez. 2014. Inventario de invertebrados de la zona rocosa intermareal de Montepío, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 349–362.
- Vázquez-Yañez, C. 1971. La vegetación de la Laguna de Mandinga, Veracruz. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica*, 42 (1): 49–94.
- Vera-Hidalgo, A. D. 2012. *Distribución de familias de poliquetos frente a la descarga de los ríos La Antigua, Jamapa y Papaloapan en el suroeste del Golfo de México*. Tesis de Maestría. Universidad Veracruzana, 142 pp.
- Warwick, R.M., C.M. Ashman, A. R. Brown, K. R. Clarke, B. Dowell, B. Hart, R. E. Lewis, N. Shillabeer, P. J. Somerfield y J. F. Tapp. 2002. Inter-annual changes in the biodiversity y community structure of the macrobenthos in Tees Bay and the Tees estuary, UK, associated with local y regional environmental events. *Marine Ecology Progress Series*, 234: 1–13.
- Wilber, D. H. y D. G. Clarke. 1998. Estimating secondary production y benthic consumption in monitoring studies: A case study of the impacts of dredged material disposal in Galveston Bay, Texas. *Estuaries*, 21 (2): 230–245.
- Wildsmith, M. D., T. H. Rose, I. C. Potter, R. M. Warwick y K. R. Clarke. 2011. Benthic macroinvertebrates as indicators of environmental deterioration in a large microtidal estuary. *Marine Pollution Bulletin*, 62 (3): 525–538.
- Winfield, I., E. Escobar-Briones y F. Álvarez. 2001. Crustáceos peracáridos asociados a praderas de *Ruppia maritima* (Ruppiales) en la laguna de Alvarado, México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoológica*, 72: 29–41.
- Winfield, I., M. Abarca-Ávila, M. Ortiz y M. Lozano-Aburto. 2013. Tanaidáceos (Peracarida: Tanaidacea) del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: listado faunístico y registros nuevos. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 471–479.
- Winfield, I. y M. Ortiz. 2011. Crustáceos con bolsa incubadora (Crustacea: Malacostraca: Peracarida): 277-286. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). 2011. *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*, Vol. II. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México, 679 pp.
- Winfield, I., S. Cházaro-Olvera y F. Álvarez. 2007. ¿Controla la biomasa de pastos marinos la densidad de los peracáridos (Crustacea: Peracarida) en lagunas tropicales? *Revista de Biología Tropical*, 55 (1): 43–53.
- WoRMS Editorial Board. 2018. World Register of Marine Species [en línea] <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. Doi: 10.14284/170. [Accesado: 26 noviembre 2018].
- Young, P. S. y H. K. Ross. 2000. Cirripedia: 213-238. En: Llorente, B. J., E. González S. y N. Papavero (Eds.). Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Volumen II. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 676 pp.

LISTA ACTUALIZADA DE LAS ESPECIES Y NUEVOS REGISTROS DE GASTERÓPODOS EN EL ARRECIFE “VERDE”, VERACRUZ, MÉXICO

Updated checklist and new records of gastropods in the reef “Verde”, Veracruz, Mexico

Ricardo Ernesto Olmos-García*^{1a}, Felipe de Jesús Cruz-López^{1b}
y Ángeles Jaqueline Ramírez-Villalobos^{1c}

¹Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, Av. de los Barrios #1, Col. Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, C. P. 54090. México. *Para correspondencia: ricardo.olmos-garcia@hotmail.com.

^{1a}  orcid.org/0000-0002-2470-9386; ^{1b}  orcid.org/0000-0001-8711-1114; ^{1c}  orcid.org/0000-0002-2277-183X.

RESUMEN

En el presente estudio se elaboró el listado taxonómico actualizado de los gasterópodos de la planicie del arrecife “Verde”, en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), Veracruz. Se realizaron siete salidas al área de estudio (junio de 2017 a septiembre de 2018), en las cuales se hicieron muestreos aleatorios, cubriendo un área de 275 m². Se registró un total de 66 especies, reunidas en 50 géneros y 31 familias. Un total de 13 especies, nueve géneros y dos familias representan nuevos registros para el área de estudio. Con estos nuevos registros, la riqueza específica para el arrecife “Verde” queda conformada por 109 especies, agrupadas en 71 géneros y 40 familias de gasterópodos.

Palabras clave: Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, moluscos, Gastropoda, taxonomía.

ABSTRACT

This study presents the updated checklist of gastropods from the flat “Verde” reef, Veracruz. Seven field trips were made to the study area (june 2017 to september 2018), in which random samplings were performed, covering an area of 275 m². A total of 66 species were registered, grouped into 50 genera and 31 families. Two families, nine genera and 13 species represent new records for the study area. With these new records, specific richness for “Verde” reef, is actually conformed by 109 species, grouped in 71 genera and 40 families of gastropods.

Keywords: Sistema Arrecifal Veracruzano National Park, mollusks, Gastropoda, taxonomy.

INTRODUCCIÓN

Los gasterópodos son una parte fundamental en los ecosistemas que habitan, particularmente en los arrecifes de coral, ya que son pieza esencial en el flujo de energía, son formadores de sedimentos, controladores de poblaciones (tanto vegetales como animales) y desarrollan diversas relaciones simbióticas con otros organismos (Ponder y Lindberg, 2008).

Debido a su importancia, se han elaborado múltiples investigaciones sobre gasterópodos en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), recopilados en el trabajo realizado por Cruz-López *et al.* (2015), donde se reportan 285 especies presentes en el PNSAV, particularmente para el arrecife “Verde”. Aguilar-Estrada *et al.* (2014) conjuntaron los trabajos realizados previamente para este arrecife y reportaron un total de 111 especies en su análisis histórico; sin embargo, 18 de estas son manejadas únicamente hasta nivel de género, por lo que fueron descartadas para el presente trabajo.

De manera general, el conocimiento de este grupo en el arrecife “Verde” aún se considera incompleto, ya que no todas las zonas son estudiadas y el esfuerzo realizado hasta el momento, en las zonas muestreadas, es insuficiente, por lo que este trabajo representa una actualización al conocimiento general de los gasterópodos en el arrecife en cuestión y en el PNSAV.

OBJETIVO

- Actualizar el conocimiento de la composición de las especies de gasterópodos presentes en la planicie del arrecife “Verde”, Veracruz, México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El arrecife “Verde” se ubica en el grupo norte del PNSAV, aproximadamente a 5.3 km de la costa, ubicado en las coordenadas 19°11’50” N y 96°04’06” W, es un arrecife de plataforma y cuenta con una porción emergida conocida como “Isla Verde”. Tiene una extensión de 1 214 m de longitud y 750 m en su parte más ancha. La laguna arrecifal cuenta con 54 ha de superficie, donde los principales sustratos son arena, coral vivo, coral muerto y pastos marinos (Lot-Helgueras, 1968; Horta-Puga y Tello-Musi, 2009).

Se efectuaron siete salidas al área de estudio, de junio de 2017 a septiembre de 2018, en las cuales se realizaron muestreos por transectos aleatorios mediante buceo libre sin realizar colectas. Todas las especies registradas fueron fotografiadas con cámaras digitales (marca Olympus, modelo Stylus Tough-8010 y Nikon, modelo Coolpix Aw110), no importando si se trataba de ejemplares vivos o muertos, ya que como mencionan Aguilar-Estrada *et al.* (2014), este factor es prescindible al determinar la riqueza específica de un área. La determinación taxonómica fue realizada en el laboratorio de Zoología de la FES Iztacala, utilizando las fotografías tomadas en campo y empleando literatura especializada (Abbott, 1974; Morris, 1975; Abbott y Dance, 1986; Abbott y Morris, 1995; Tunnell *et al.*, 2010).

Tomando en cuenta las 93 especies documentadas por Aguilar-Estrada *et al.* (2014), más las tres que se agregan en el trabajo de Cruz-López *et al.* (2015) y con los datos obtenidos en campo, se elaboró el listado taxonómico actualizado de los gasterópodos presentes en el arrecife, siguiendo los criterios de Bouchet *et al.* (2017) a nivel de familia; mientras que géneros y especies se ordenaron alfabéticamente, los nombres específicos se actualizaron con base en la plataforma MolluscaBase (2018).

RESULTADOS

El listado taxonómico actualizado de gasterópodos presentes en el arrecife “Verde” se muestra en la Tabla I. En el muestreo realizado, se registraron 66 especies de gasterópodos, pertenecientes a 50 géneros y 27 familias (señaladas con el número tres en la Tabla I). Se presentan, como nuevos registros para el arrecife: *Naria acicularis* (Gmelin, 1791), *Naticarius canrena* (Linnaeus, 1758), *Polinices hepaticus* (Röding, 1798), *Cypraecassis testiculus* (Linnaeus, 1758), *Semicassis granulata* (Born, 1778), *Thylacodes decussatus* (Gmelin, 1791), *Gyroscala lamellosa* (Lamarck, 1822), *Engina turbinella* (Kiener, 1836), *Leucozonia nassa* (Gmelin, 1791), *Coralliophila aberrans* (C. B. Adams, 1850), *Hexaplex fulvescens* (G.B. Sowerby II, 1834) y *Tralia ovula* (Bruguière, 1789), esta última, es considerada un nuevo registro para el PNSAV, previamente reportada en el oriente del Golfo de México (Rosenberg *et al.*, 2009).

Dentro del muestreo del trabajo actual, las familias con mayor riqueza específica fueron Muricidae (siete especies), Aplysiidae (cinco especies) Turbinidae, Neritidae, Cerithiidae y Cypraeidae (cuatro especies cada una). Por otro lado, el género *Cerithium* fue el mejor representado con cuatro especies.

Adicionando los nuevos registros obtenidos en el presente estudio (13 especies, 9 géneros y 2 familias) a las especies reportadas por Aguilar-Estrada *et al.* (2014) y Cruz-López *et al.* (2015), el número total de especies de gasterópodos en el arrecife “Verde” se eleva a 109, agrupadas en 71 géneros y 40 familias.

Las familias con mayor riqueza específica en el arrecife “Verde” son: Muricidae (11), Neritidae (9), Aplysiidae (8) y Turbinidae (6). La riqueza específica reportada previamente para el arrecife “Verde”, se incrementa en un 13.4 % con los nuevos registros presentados.

Tabla I. Listado taxonómico de los gasterópodos del arrecife “Verde”, Veracruz, México

Familia	Género	Especie	Reportado por:
Lottiidae Gray, 1840	<i>Lottia</i> Gray, 1833	<i>Lottia antillarum</i> GB Sowerby I, 1834	1,2,3
		<i>Lottia jamaicensis</i> (Gmelin, 1791)	1,2
		<i>Lottia leucopleura</i> (Gmelin, 1791)	1,2,3
Fissurellidae Fleming, 1822	<i>Diodora</i> Gray, 1821	<i>Diodora cayenensis</i> (Lamarck, 1822)	1,2,3
		<i>Diodora dysoni</i> (Reeve, 1850)	1,2,3
		<i>Diodora viridula</i> (Lamarck, 1822)	1,2
	<i>Fissurella</i> Bruguière, 1789	<i>Fissurella barbadensis</i> (Gmelin, 1791)	1,2
Tegulidae Kuroda, Habe & Oyama, 1971	<i>Tegula</i> Lesson, 1832	<i>Tegula fasciata</i> (Born, 1778)	1,2,3
		<i>Tegula gallina</i> (Forbes, 1850)	1
Turbinidae Rafinesque, 1815	<i>Lithopoma</i> Gray, 1850	<i>Lithopoma americanum</i> (Gmelin, 1791)	1,2,3
		<i>Lithopoma caelatum</i> (Gmelin, 1791)	1
		<i>Lithopoma phoebium</i> (Röding, 1798)	1,3
		<i>Lithopoma tectum</i> (Lightfoot, 1786)	1,2,3
Neritidae Rafinesque, 1815	<i>Nerita</i> Linnaeus, 1758	<i>Nerita fulgurans</i> Gmelin, 1791	1,2,3
		<i>Nerita funiculata</i> Menke, 1851	1
		<i>Nerita peloronta</i> Linnaeus, 1758	1,2
		<i>Nerita tessellata</i> Gmelin, 1791	1,2,3
		<i>Nerita versicolor</i> Gmelin, 1791	1,2,3
		<i>Neritina</i> Lamarck, 1816	<i>Neritina clenchi</i> Russell, 1940
		<i>Neritina usnea</i> (Röding, 1798)	1
		<i>Neritina virginea</i> (Linnaeus, 1758)	1
	<i>Smaragdia</i> Issel, 1869	<i>Smaragdia viridis</i> (Linnaeus, 1758)	1,2,3

Tabla I (Continuación)

Familia	Género	Especie	Reportado por:	
Cerithiidae Fleming, 1822	<i>Cerithium</i> Bruguière, 1789	<i>Cerithium atratum</i> (Born, 1778)	1,2,3	
		<i>Cerithium eburneum</i> Bruguière, 1792	1,2,3	
		<i>Cerithium litteratum</i> (Born, 1778)	1,2,3	
		<i>Cerithium lutosum</i> Menke, 1828	1,2,3	
Litiopidae Gray, 1847	<i>Alaba</i> H. Adams & A. Adams, 1853	<i>Alaba incerta</i> (d'Orbigny, 1841)	3	
Modulidae P. Fischer, 1884	<i>Modulus</i> Gray, 1842	<i>Modulus modulus</i> (Linnaeus, 1758)	1,2,3	
	<i>Trochomodulus</i> Landau, Vermeij & Reich, 2014	<i>Trochomodulus carchedonius</i> (Lamarck, 1822)	2,3	
Planaxidae Gray, 1850	<i>Angiola</i> Dall, 1926	<i>Angiola lineata</i> (da Costa, 1778)	1,2,3	
	<i>Supplanaxis</i> Thiele, 1929	<i>Supplanaxis nucleus</i> (Bruguière, 1789)	1,3	
Potamididae H. Adams & A. Adams, 1854	<i>Cerithideopsis</i> Thiele, 1929	<i>Cerithideopsis pliculosa</i> (Menke, 1829)	1	
Epitoniidae Berry, 1910 (1812)	<i>Epitonium</i> Röding, 1798	<i>Epitonium angulatum</i> (Say, 1831)	1	
	<i>Gyroscala</i> de Boury, 1887	<i>Gyroscala lamellosa</i> (Lamarck, 1822)	3 *	
Littorinidae Children, 1834	<i>Cenchritis</i> Martens, 1900	<i>Cenchritis muricatus</i> (Linnaeus, 1758)	1,2,3	
	<i>Echinolittorina</i> Habe, 1956	<i>Echinolittorina ziczac</i> (Gmelin, 1791)	1,2,3	
	<i>Littoraria</i> Gray, 1833		<i>Littoraria angulifera</i> (Lamarck, 1822)	1
			<i>Littoraria nebulosa</i> (Lamarck, 1822)	1
Naticidae Guilding, 1834	<i>Naticarius</i> Duméril, 1805	<i>Naticarius canrena</i> (Linnaeus, 1758)	3 *	
	<i>Neverita</i> Risso, 1826	<i>Neverita duplicata</i> (Say, 1822)	1	
	<i>Polinices</i> Montfort, 1810		<i>Polinices hepaticus</i> (Röding, 1798)	3 *
			<i>Polinices lacteus</i> (Guilding, 1834)	1,2,3
Vermetidae Rafinesque, 1815	<i>Thylacodes</i> Guettard, 1770	<i>Thylacodes decussatus</i> (Gmelin, 1791)	3 *	
Cypræidae Rafinesque, 1815	<i>Luria</i> Jousseume, 1884	<i>Luria cinérea</i> (Gmelin, 1791)	1,2,3	
	<i>Macrocypraea</i> Schilder, 1930		<i>Macrocypraea cervus</i> (Linnaeus, 1771)	1,3
			<i>Macrocypraea zebra</i> (Linnaeus, 1758)	1,2,3
	<i>Naria</i> Gray, 1837	<i>Naria acicularis</i> (Gmelin, 1791)	3 *	
Ovulidae Fleming, 1822	<i>Cyphoma</i> Röding, 1798	<i>Cyphoma gibbosum</i> (Linnaeus, 1758)	1	
Strombidae Rafinesque, 1815	<i>Lobatus</i> Swainson, 1837	<i>Lobatus gigas</i> (Linnaeus, 1758)	1,3	
		<i>Lobatus raninus</i> (Gmelin, 1791)	1,2,3	

Familia	Género	Especie	Reportado por:
	<i>Strombus</i> Linnaeus, 1758	<i>Strombus alatus</i> Gmelin, 1791	1,2,3
		<i>Strombus pugilis</i> Linnaeus, 1758	1
Tonnidae Suter, 1913 (1825)	<i>Tonna</i> Brünnich, 1771	<i>Tonna pennata</i> (Mörch, 1853)	1,3
Cassidae Latreille, 1825	<i>Cypraecassis</i> Stutchbury, 1837	<i>Cypraecassis testiculus</i> (Linnaeus, 1758)	3 *
	<i>Semicassis</i> Mörch, 1852	<i>Semicassis granulata</i> (Born, 1778)	3 *
Charoniidae Powell, 1933	<i>Charonia</i> Gistel, 1847	<i>Charonia variegata</i> (Lamarck, 1816)	1,2,3
Cymatiidae Iredale, 1913 (1854)	<i>Gutturium</i> Mörch, 1852	<i>Gutturium muricinum</i> (Röding, 1798)	1,2
	<i>Monoplex</i> Perry, 1810	<i>Monoplex martinianus</i> (d'Orbigny, 1847)	1,2,3
		<i>Monoplex nicobaricus</i> (Röding, 1798)	1,2,3
	<i>Turritriton</i> Dall, 1904	<i>Turritriton labiosus</i> (W. Wood, 1828)	1
Columbellidae Swainson, 1840	<i>Columbella</i> Lamarck, 1799	<i>Columbella mercatoria</i> (Linnaeus, 1758)	1,2,3
	<i>Mitrella</i> Risso, 1826	<i>Mitrella delicata</i> (Reeve, 1859)	1
		<i>Mitrella ocellata</i> (Gmelin, 1791)	1,2,3
	<i>Nitidella</i> Swainson, 1840	<i>Nitidella nitida</i> (Lamarck, 1822)	1,3
Fascioliariidae Gray, 1853	<i>Fasciolaria</i> Lamarck, 1799	<i>Fasciolaria tulipa</i> (Linnaeus, 1758)	1,2,3
	<i>Leucozonia</i> Gray, 1847	<i>Leucozonia ocellata</i> (Gmelin, 1791)	1
		<i>Leucozonia nassa</i> (Gmelin, 1791)	3 *
Melongenidae Gill, 1871 (1854)	<i>Melongena</i> Schumacher, 1817	<i>Melongena corona</i> (Gmelin, 1791)	1
		<i>Melongena melongena</i> (Linnaeus, 1758)	1
Nassariidae Iredale, 1916 (1835)	<i>Phrontis</i> H. Adams & A. Adams, 1853	<i>Phrontis alba</i> (Say, 1826)	1,2
		<i>Phrontis vibex</i> (Say, 1822)	1,3
Pisaniidae Gray, 1857	<i>Engina</i> Gray, 1839	<i>Engina turbinella</i> (Kiener, 1836)	3 *
	<i>Pisania</i> Bivona-Bernardi, 1832	<i>Pisania pusio</i> (Linnaeus, 1758)	1,3
Muricidae Rafinesque, 1815	<i>Coralliophila</i> H. Adams & A. Adams, 1853	<i>Coralliophila aberrans</i> (C. B. Adams, 1850)	3 *
		<i>Coralliophila caribaea</i> Abbott, 1958	1
		<i>Coralliophila galea</i> (Dillwyn, 1823)	1
	<i>Favartia</i> Jousseaume, 1880	<i>Favartia cellulosa</i> (Conrad, 1846)	1,2
	<i>Hexaplex</i> Perry, 1810	<i>Hexaplex fulvescens</i> (G. B. Sowerby II, 1834)	3 *
	<i>Morula</i> Schumacher, 1817	<i>Morula nodulosa</i> (C. B. Adams, 1845)	1,2,3

Tabla I (Continuación)

Familia	Género	Especie	Reportado por:
	<i>Plicopurpura</i> Cossmann, 1903	<i>Plicopurpura patula</i> (Linnaeus, 1758)	1,2,3
	<i>Stramonita</i> Schumacher, 1817	<i>Stramonita floridana</i> (Conrad, 1837)	1
		<i>Stramonita haemastoma</i> (Linnaeus, 1767)	1,2,3
		<i>Stramonita rustica</i> (Lamarck, 1822)	1,3
	<i>Vasula</i> Mörch, 1860	<i>Vasula deltoidea</i> (Lamarck, 1822)	1,2,3
	<i>Vokesinotus</i> Petuch, 1988	<i>Vokesinotus perrugatus</i> (Conrad, 1846)	1,2
Mitridae Swainson, 1831	<i>Neotiara</i> Fedosov, Herrmann, Kantor & Bouchet, 2018	<i>Neotiara nodulosa</i> (Gmelin, 1791)	1,2
Conidae Fleming, 1822	<i>Conasprella</i> Thiele, 1929	<i>Conasprella delessertii</i> (Récluz, 1843)	1
	<i>Conus</i> Linnaeus, 1758	<i>Conus archon</i> Broderip, 1833	1
		<i>Conus mus</i> Hwass in Bruguière, 1792	1,2,3
Drilliidae Olsson, 1964	<i>Clathrodrillia</i> Dall, 1918	<i>Clathrodrillia solida</i> (C. B. Adams, 1850)	1,2
Pleurobranchidae Gray, 1827	<i>Pleurobranchus</i> Cuvier, 1804	<i>Pleurobranchus areolatus</i> Mörch, 1863	2
Discodorididae Bergh, 1891	<i>Discodoris</i> Bergh, 1877	<i>Discodoris branneri</i> MacFarland, 1909	1,2,3
Aeolidiidae Gray, 1827	<i>Spurilla</i> Bergh, 1864	<i>Spurilla neapolitana</i> (Delle Chiaje, 1841)	1,2
Bullidae Gray, 1827	<i>Bulla</i> Linnaeus, 1758	<i>Bulla occidentalis</i> A. Adams, 1850	1,2,3
Tornatinidae P. Fischer, 1883	<i>Acteocina</i> Gray, 1847	<i>Acteocina canaliculata</i> (Say, 1826)	1
Aglajidae Pilsbry, 1895 (1847)	<i>Navanax</i> Pilsbry, 1895	<i>Navanax gemmatus</i> (Mörch, 1863)	1,2,3
Aplysiidae Lamarck, 1809	<i>Aplysia</i> Linnaeus, 1767	<i>Aplysia brasiliiana</i> Rang, 1828	1
		<i>Aplysia dactylomela</i> Rang, 1828	1,2,3
		<i>Aplysia fasciata</i> Poiret, 1789	1,2,3
		<i>Aplysia cf. morio</i> (A. E. Verrill, 1901)	3 *
	<i>Bursatella</i> Blainville, 1817	<i>Bursatella leachii pleii</i> (Rang, 1828)	1,2,3
	<i>Dolabrifera</i> Gray, 1847	<i>Dolabrifera dolabrifera</i> (Rang, 1828)	1,2,3
	<i>Stylocheilus</i> Gould, 1852	<i>Stylocheilus longicauda</i> (Quoy & Gaimard, 1825)	2
		<i>Stylocheilus striatus</i> (Quoy & Gaimard, 1832)	1
Plakobanchidae Gray, 1840	<i>Elysia</i> Risso, 1818	<i>Elysia crispata</i> Mörch, 1863	1,2,3
		<i>Elysia ornata</i> (Swainson, 1840)	1
		<i>Elysia subornata</i> A. E. Verrill, 1901	1,2

Familia	Género	Especie	Reportado por:
Siphonariidae Gray, 1827	<i>Siphonaria</i> G. B. Sowerby I, 1823	<i>Siphonaria pectinata</i> (Linnaeus, 1758)	1
Ellobiidae L.Pfeiffer, 1854 (1822)	<i>Tralia</i> Gray, 1840	<i>Tralia ovula</i> (Bruguière, 1789)	3 *

Fuentes: 1, Aguilar-Estrada *et al.* (2014); 2, Cruz-López *et al.* (2015); 3, presente trabajo; *, nuevos registros.

Tabla II. Lista de especies a las que se les actualizó el nombre científico.

Nombre anterior	Nombre actualizado
<i>Tectura antillarum</i> (G. B. Sowerby I, 1834)	<i>Lottia antillarum</i> G. B. Sowerby I, 1834
<i>Astraliium phoebium</i> (Röding, 1798)	<i>Lithopoma phoebium</i> (Röding, 1798)
<i>Modulus carchedonius</i> (Lamarck, 1822)	<i>Trochomodulus carchedonius</i> (Lamarck, 1822)
<i>Cerithidea pliculosa</i> (Menke, 1829)	<i>Cerithideopsis pliculosa</i> (Menke, 1829)
<i>Cenchritis muricata</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Cenchritis muricatus</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Littorina angulifera</i> (Lamarck, 1822)	<i>Littoraria angulifera</i> (Lamarck, 1822)
<i>Polinices duplicatus</i> (Say, 1822)	<i>Neverita duplicata</i> (Say, 1822)
<i>Eustrombus gigas</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Lobatus gigas</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Tonna maculosa</i> (Dillwyn, 1817)	<i>Tonna pennata</i> (Mörch, 1853)
<i>Cymatium labiosum</i> (W. Wood, 1828)	<i>Turritriton labiosus</i> (W. Wood, 1828)
<i>Cymatium nicobaricum</i> (Röding, 1798)	<i>Monoplex nicobaricus</i> (Röding, 1798)
<i>Cymatium martinianum</i> (d'Orbigny, 1847)	<i>Monoplex martinianus</i> (d'Orbigny, 1847)
<i>Cymatium muricinum</i> (Röding, 1798)	<i>Gutturnium muricinum</i> (Röding, 1798)
<i>Nassarius albus</i> (Say, 1826)	<i>Phrontis alba</i> (Say, 1826)
<i>Nassarius vibex</i> (Say, 1822)	<i>Phrontis vibex</i> (Say, 1822)
<i>Mancinella deltoidea</i> (Lamarck, 1822)	<i>Vasula deltoidea</i> (Lamarck, 1822)
<i>Stramonita haemastoma floridana</i> (Linnaeus, 1767)	<i>Stramonita floridana</i> (Conrad, 1837)
<i>Trachypollia nodulosa</i> (C. B. Adams, 1845)	<i>Morula nodulosa</i> (C. B. Adams, 1845)
<i>Urosalpinx perrugata</i> (Conrad, 1846)	<i>Vokesinotus perrugatus</i> (Conrad, 1846)
<i>Mitra nodulosa</i> (Gmelin, 1791)	<i>Neotiara nodulosa</i> (Gmelin, 1791)
<i>Conus delessertii</i> Récluz, 1843	<i>Conasprella delessertii</i> (Récluz, 1843)
<i>Strictispira solida</i> (C. B. Adams, 1850)	<i>Clathrodrillia solida</i> (C. B. Adams, 1850)
<i>Discodoris evelinae</i> Er. Marcus, 1955	<i>Discodoris branneri</i> MacFarland, 1909
<i>Pleurobranchus atlanticus</i> Abbott, 1949	<i>Pleurobranchus areolatus</i> Mörch, 1863

Notas al listado actualizado. Producto del muestreo realizado en este trabajo, se agregan dos familias al listado taxonómico, Vermetidae y Ellobiidae; así como nueve géneros, *Coralliophila*, *Cypraecassis*, *Engina*, *Hexaplex*, *Naria*, *Naticarius*, *Polinices*, *Semicassis*, *Thylacodes* y *Tralia*. Se actualizaron los nombres científicos de 24 especies, mostrados en la Tabla II. *Diala albugo* es reportada por Aguilar-Estrada *et al.* (2014) como una especie introducida, sin embargo, en este estudio es considerada como *Alaba incerta*. *Navanax aenigmaticus* es considerada en este estudio como *Navanax gemmatus*.

DISCUSIÓN

Debido a los constantes cambios que se realizan en la clasificación taxonómica de los gasterópodos, es necesario revisar y actualizar los listados taxonómicos previos, esto con el fin de contar con los nombres científicos correctos y poder hacer un conteo preciso del número de especies presentes en determinado sitio, lo que lleva a tener un mejor manejo del conocimiento de los gasterópodos.

Cabe destacar que algunas especies reportadas anteriormente no concuerdan tanto en distribución como en sus características, tal es el caso de *Nerita funiculata*, *Tegula gallina* y *Conus archon*, las cuales se distribuyen únicamente en el océano Pacífico, mientras que *Diala albugo* está indicada como una especie exótica para el área de estudio (Aguilar-Estrada *et al.*, 2014). Sin embargo, las fotos del ejemplar presentado por Aguilar-Estrada (2012), muestra características morfológicas (forma de la concha, tipo de abertura, ornamentación y coloración) que coinciden con la especie *Alaba incerta*, la cual es reportada en otros arrecifes dentro del PNSAV.

Previamente, *Navanax gemmatus* era considerada como una sinonimia de *N. aenigmaticus*, sin embargo, diversos autores han propuesto la separación de *N. aenigmaticus* en cuatro especies diferentes, las cuales se encuentran restringidas a distintas zonas geográficas, siendo *N. gemmatus* la especie local en el oeste del Atlántico (Ornelas-Gatdula *et al.*, 2012; Ortea *et al.*, 2012), por lo que en el presente estudio los registros previos de *N. aenigmaticus* son tomados como *N. gemmatus*.

Los ejemplares encontrados de especies de gran tamaño, como son *Lobatus gigas*, *Charonia variegata* y *Hexaplex fulvescens*, únicamente se encontraron conchas vacías y consideradas “de muerte antigua”, ya que estas presentaban signos de disolución y fragmentación. La falta de individuos vivos podría deberse a su recolección para consumo humano, llegando al punto de considerarse amenazadas por extracción en otras regiones del Golfo de México y el Caribe (Pérez-Pérez y Aldana-Aranda, 2000; De Jesús-Navarrete, 2001; Aldana-Aranda *et al.*, 2003).

Las 109 especies de gasterópodos que se registran en el arrecife “Verde” representan el 38.59 % del total de las reportadas en el PNSAV, posicionando a este arrecife como el segundo con mayor riqueza específica, estando detrás del arrecife “De enmedio” con 165 especies y seguido por los arrecifes “Sacrificios” y “La Galleguilla”, con 94 y 69 especies, respectivamente (Cruz-López *et al.*, 2015).

Pocos son los trabajos publicados sobre el conocimiento de los gasterópodos en el PNSAV, ya que la mayoría de las fuentes que se tienen son consideradas como literatura gris (trabajos de tesis, biología de campo, reportes de servicio social, etc.). El trabajo realizado por Aguilar-Estrada *et al.* (2014), es el único que abarca este tema de manera exclusiva en el arrecife “Verde”, considerando así el presente como el segundo trabajo en este aspecto, por lo que es un aporte significativo al conocimiento de este grupo.

CONCLUSIONES

Se registraron 66 especies de gasterópodos pertenecientes a 50 géneros y 27 familias. Se reportan 109 especies de gasterópodos para el arrecife “Verde”, agrupadas en 71 géneros y 40 familias. Se agregaron 10 géneros y dos familias al listado taxonómico producto de la actualización.

Se reportan como nuevos registros para el arrecife a *Naria acicularis*, *Naticarius canrena*, *Polinices hepaticus*, *Cypraecassis testiculus*, *Semicassis granulata*, *Thylacodes decussatus*, *Gyroscaia lamellosa*, *Engina turbinella*, *Leucozonia nassa*, *Coralliophila aberrans*, *Hexaplex fulvescens*, *Aplysia cf. morio* y *Tralia ovula*. El ámbito de distribución de *Tralia ovula* se amplía al occidente del Golfo de México.

LITERATURA CITADA

- Abbott, R. T. 1974. *American Seashells. The marine molluscs of the Atlantic and Pacific coast of North America*. 2a. edition. Van Nostrand Reinhold Company, USA, 382 pp.
- Abbott, R. T. y P. A. Morris. 1995. *A field guide to shells of the Atlantic and gulf coast and the West Indies*. Peterson field guides, Cuarta edición, USA, 350 pp.
- Aldana-Aranda, D., M. Sánchez-Crespo, V. Patiño-Suárez, A. George-Zamora, E. Baqueiro-Cárdenas, E. Carrillo y S. Pérez. 2003. Abundancia, frecuencia de tallas y distribución espacial del caracol rosa *Strombus gigas* en el parque Xel-Há, México. En: CYTED (Eds), *El caracol Strombus gigas: Conocimiento integral para su manejo sustentable en el Caribe* (47-55), México.
- Aguilar-Estrada, L. G. 2012. *Estructura comunitaria de los gasterópodos de la laguna arrecifal de Isla verde, Veracruz*. Tesis de licenciatura. Facultad de ciencias, UNAM, México.
- Aguilar-Estrada, L. G., D. Ortigosa, B. Urbano y M. Reguero. 2014. Análisis histórico de los gasterópodos de la laguna arrecifal de Isla Verde, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 502–512.
- Bouchet, P., J. P. Recroi, B. Hausdorf, A. Kaim, Y. Kano, A. Nützel, P. Parkhaev, M. Schrödl y E. E. Strong. 2017. Revised classification, nomenclator and typification of gastropod and monoplacophoran families. *Malacología*, 61 (1-2): 1–526.
- Cruz-López F. J., V. Villanueva-Sousa, A. Vázquez-Machorro y J. L. Tello-Musi. 2015. Investigaciones sobre moluscos gastrópodos del Sistema Arrecifal Veracruzano. En: Granados-Barba, A., L. D. Ortiz-Lozano, D. Salas-Monreal y C. González-Gándara (Eds), *Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México* (75–98).
- De Jesús-Navarrete, A. 2001. Crecimiento del caracol *Strombus gigas* (Gastropoda: Strombidae) en cuatro ambientes de Quintana Roo, México. *Revista de Biología Tropical*, 49 (1): 85–91.
- Horta-Puga, G. y J. L. Tello-Musi. 2009. Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitoreo: Primera Etapa. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. *Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM005*. México D. F., 4–7.

- Lot-Helgueras, A. 1968. *Estudios sobre fanerógamas marinas en las cercanías de Veracruz, Veracruz*. Tesis de licenciatura. Facultad de ciencias, UNAM, México.
- MolluscaBase. 2018. Disponible en <http://www.molluscabase.org>. Accesado el 18-11-2018.
- Morris, P. A. 1975. *Shells of the Atlantic. Peterson Field Guides*. Tercera edición, USA, 330 pp.
- Ornelas-Gatdula, E., Y. Camacho-García, M. Schrödl, V. Padula, Y. Hooker, T. M. Gosliner y A. Valdés. 2012. Molecular systematics of the ‘*Navanax aenigmaticus*’ species complex (Mollusca, Cephalaspeidea): coming full circle. *Zoologica Scripta*, 41 (4): 374–385.
- Ortea, J., M Caballer, L. Moro y J. Espinosa. 2012. Notas en opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda) I. Sobre la validez de la especie *Posterobranchus orginyanus* Rochebrune, 1881 (Cephalaspeidea, Aglajidae). *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, 23 (3): 39–44.
- Pérez-Pérez, M. y D. Aldana-Aranda. 2000. Distribución, abundancia densidad y morfometría de *Strombus gigas* (Mesogastropoda: Strombidae) en el arrecife Alacranes Yucatán, México. *Revista de biología Tropical*, 48 (1): 51–57.
- Ponder, W. F. y D. R. Lindberg. 2008. Molluscan evolution and phylogeny. En: Ponder, W. F. y D. R. Lindberg (Eds), *Phylogeny and evolution of the Mollusca* (1–18). University of California Press, USA.
- Rosenberg, G., F. Moretzohn. y E. F. García. 2009. Gastropoda (Mollusca) of the Gulf of Mexico. En: Felder, D. L. y D. K. Camp (Eds). *Gulf of Mexico origin, waters, and biota* (579–700). Texas A&M University Press, USA.
- Tunnell Jr. J. W., Andrews J., Barrera N. C. y Moretzsohn, F. 2010. *Encyclopedia of Texas Seashells, Identification, ecology, distribution and history*. Everbest, 28–76 pp.


[Recibido: 9 de diciembre, 2018. Aceptado para publicación: 24 de abril, 2019]

Notas

DEPREDACIÓN DE LAS LARVAS DEL ERIZO VERDIBLANCO
LYTECHINUS VARIEGATUS POR *METANOPHRYS* SP.

Predation of green sea urchin larvae *Lytechinus variegatus* by *Metanophrys* sp.

Francisco Santos-Mella*, Vasti García-Gómez, Karina Hierro-Santos,
Nabab Feliz-Feliz y Argenis Solano

Acuario Nacional de Santo Domingo. Av. España no.75, Santo Domingo Este.*  orcid.org/0000-0002-2892-5916;
Para correspondencia: franciscosantasmella@gmail.com

RESUMEN

En esta comunicación se refuta el estado de comensalismo entre *Metanophrys* sp. y el erizo verdiblanco *Lytechinus variegatus*, debido al comportamiento depredador del ciliado contra las larvas del erizo. Para este trabajo, los erizos de mar se colocaron en botellas con 1 L de agua de mar esterilizada, destinadas al desove con la parte oral hacia arriba. Se aplicó una inyección de 5 ml de KCl al celoma. Se muestrearon 32 erizos de mar para completar 30 botellas con ambos tipos de gametos. Después de una hora de fertilización, *Metanophrys* sp. se encontró en algunas botellas. Después de 72 horas, 24 de las 30 botellas tenían ciliados con una proporción de aproximadamente 25 individuos por larva de erizo, observándose la depredación de éstas por *Metanophrys* sp. Debido al comportamiento depredador de *Metanophrys* sp. contra *L. variegatus*, con respecto a la ecología de la especie no deben considerarse comensales.

Palabras clave: equinoideo, alimentación, larvas, ciliados, comensalismo.

ABSTRACT

In this communication, the commensal status between *Metanophrys* sp. and *L. variegatus* is refused due to the predatory behavior of the ciliate against the echinoid larvae. For this work, the sea urchins were placed on bottles filled with 1 l of sterilized seawater, destined for spawning to obtain the gametes with the oral part up. An injection of 5 ml of KCl was applied to the coelom. A total of 32 sea urchins was sampled to complete 30 bottles with both gametes types. After an hour of fertilization, the presence of *Metanophrys* sp. was found in some bottles. After 72 hours, 24 of the 30 bottles had ciliates with a ratio of approximately 25 individuals by larva, observing predation by *Metanophrys* sp. to the larvae. Due to the predatory behavior of *Metanophrys* sp. against *L. variegatus* larvae, concerning the ecology of the species they should not be considered as commensals.

Keywords: echinoid, feeding, larvae, ciliates, commensalism.

El erizo verdiblanco (*Lytechinus variegatus*), es una especie común del Atlántico occidental y el Mar Caribe, que se encuentra distribuido desde Carolina del Norte hasta la costa de Brasil (Buitrago y Lodeiros Seijo, 2005). En su etapa larvaria, forman parte del zooplancton y son consumidas por varias especies de peces (Randall, 1967). En la fase adulta, los depredadores de este erizo incluyen varias especies de peces, aves y moluscos (Moore *et al.*, 1963; Randall, 1967; Hendler, 1977; Engstrom, 1982).

Los erizos de mar constituyen un recurso esencial en la pesca en varios países del mundo, siendo uno de los productos pesqueros de mejor precio con alta demanda (Buitrago y Lodeiros Seijo, 2005). Su gran demanda los ha puesto en riesgo debido a un posible agotamiento de los bancos naturales, como sucedió en Chile, Estados Unidos, Japón, Francia y Australia (Astudillo *et al.*, 2005). Producto de la disminución de sus densidades, varios países han optado por la fertilización y desarrollo larvario *in vitro*, para diversificar el desarrollo de la acuicultura y mantener la sostenibilidad (Pozo, 2012).

Una característica particular de los erizos de mar es la presencia en su intestino de ciliados comensales que se consideran inofensivos para el animal. En *L. variegatus* se reportan los ciliados: *Anophrys aglycus*, *Anophrys elongata*, *Biggaria bermudensis*, *Cyclidium rhabdotectum*, *Paraphilaster echini* y *Metanophrys* sp. (Jones y Rogers, 1968; Grolière *et al.*, 1978). Aunque se reportan como comensales, la mayoría de estas especies causan lesiones en la superficie y daños en los órganos internos en otros animales, siendo un ejemplo de esto los peces (Piazzon *et al.*, 2014). En el caso particular de *Metanophrys* sp., se reporta la relación parasitaria con *Macrobrachium rosenbergii*, causando mortalidad a gran escala en las larvas (Sahoo *et al.*, 2018). En esta contribución, el estado comensal entre *Metanophrys* sp. y *L. variegatus* es refutado debido al comportamiento agresivo del ciliado contra las larvas del equinoideo.

Los individuos adultos de *L. variegatus* fueron colectados en Boca Chica, República Dominicana, en las coordenadas 19Q 435464.00 E, 2039689.00 N. Siguiendo la metodología propuesta por Catoira-Gómez (2012), los individuos fueron colocados en supinación, en la parte superior de botellas destinadas para la extracción de gametos, las cuales contaban con 1 L de agua de mar esterilizada. Se aplicó una inyección de 5 ml de KCl al celoma, a través del borde de la linterna de Aristóteles. Debido a que no hay un marcado dimorfismo sexual en la especie, se tomó una pequeña muestra de los gametos expulsados para identificarlos bajo el microscopio. Se tomaron muestras de un total de 32 individuos para completar 30 botellas con ambos tipos de gametos. Estos fueron luego alimentados con las microalgas *Nannochloropsis* sp., *Chlorella* sp. y *Spirulina* sp. Finalmente, se realizó una disección a cuatro individuos adultos para observar la presencia de ciliados en el sistema digestivo.

Después de una hora pasada la fertilización, se observó la presencia de ciliados en algunas botellas. Al transcurrir 72 horas, 24 de las 30 botellas tenían individuos de *Metanophrys* sp. con una proporción de aproximadamente 25 individuos por larva, observándose la depredación de los ciliados a las larvas de *L. variegatus*. En la última muestra tomada al cuarto día, no había larvas en las botellas, y el volumen de ciliados disminuyó, solo encontrándose alrededor de materia orgánica muerta. En disecciones realizadas a especímenes adultos, se encontraron los mismos ciliados que depredaron a las larvas. Diferentes autores han planteado la relación interespecífica de comensalismo entre *Metanophrys* sp. y *L. variegatus* (Jones y Rogers, 1968; Grolière *et al.*, 1978), detectando en nuestro estudio un comportamiento depredador de *Metanophrys* sp. en larvas del erizo *L. variegatus*.

El uso de KCl para obtener los gametos, provoca que el cuerpo de *L. variegatus* expulse al exterior los desechos orgánicos donde están presente los ciliados. Debido a la rápida reproducción por mitosis de la mayoría de los ciliados (Lynn, 2008), estos proliferan rápidamente atacando a las larvas. Un punto a tener en cuenta es que estos ciliados en ambientes controlados no tienen depredadores ya que el agua utilizada fue esterilizada. Existen casos conocidos en los que la reproducción *in vitro* de erizos de mar ha sido exitosa, mas hay que tomar en cuenta que según Grolière *et al.* (1978) existen variaciones taxonómicas y de abundancia en la fauna ciliada según la localidad, la cual está influenciada por la dieta del huésped y la diversidad de ciliados en vida libre.

Debido al comportamiento depredador de *Metanophrys* sp. contra las larvas de *L. variegatus*, no deben considerarse comensales. La etapa larvaria de los erizos de mar es determinante en la sostenibilidad de la especie, debido al alto grado de depredación que experimentan en esta fase, lo que hace de estos ciliados una amenaza para el desarrollo de *L. variegatus* en ambientes controlados para la acuicultura.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a Juana Calderon por el financiamiento del proyecto, la Fundación Verde Profundo, especialmente a Tasha Gough por brindar soporte logístico y poner a disposición sus instalaciones. Una mención especial a Thi Kim Hue Nguyen, Ph.D por su ayuda en la identificación del ciliado. Además, a Nepsis García, Bolívar Segura, Ángel y Darlin, por el apoyo técnico. Gracias a los revisores anónimos del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Astudillo, D., J. Rosas, A. Velázquez, T. Cabrera y C. Maneiro. 2005. Crecimiento y supervivencia de larvas de *Echinometra lucunter* (Echinoidea: Echinometridae) alimentadas con las microalgas *Chaetoceros gracilis* e *Isochrysis galbana*. *Revista de Biología Tropical*, 53 (3): 377–344.
- Buitrago, E. y C. Lodeiros Seijo. 2005. Producción de larvas y postlarvas del erizo verdiblanco del Caribe *Lytechinus variegatus* (Echinodermata: Echinoidea) en condiciones de cultivo. *Revista de Biología Tropical*, 53: 319–328.
- Catoira-Gómez, J. 2014. Optimización del cultivo y manejo del erizo de mar. Observatorio Español de Acuicultura. Recuperado de: <http://www.observatorio-acuicultura.es/informacion-de-interes/proyectos-de-id-destacados/optimizacion-del-cultivo-y-manejo-del-erizo-de-mar>.
- Engstrom, N. A. 1982. Immigration as a factor in maintaining populations of the sea urchin *Lytechinus variegatus* (Echinodermata: Echinoidea) in seagrass beds on the southwest coast of Puerto Rico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 17: 51–60.
- Grolière, C., P. de Puytorac y J. Grain. 1978. Ciliés endocommensaux de l'Oursin *Lytechinus variegatus* des cotes de Ciudad del Carmen (Mexique). *Journal of Protozool*, 25: 554.
- Hendler, G. 1977. The differential effects of seasonal stress and predation on the stability of reef-flat echinoid populations, pp. 217–223. In *Proceedings, Third International Coral Reef Symposium*. University of Miami, Miami, Florida.
- Jones, I. y T. E. Rogers. 1968. Studies on the Endocommensal Ciliate Fauna of Caribbean Sea Urchins. *The Biological Bulletin*, 135: 514–519.
- Lynn, D. H. 2008. *The ciliated protozoa: characterization, classification, and guide to the literature*. Springer, New York, 605 pp. ISBN 978-94-017-7692-9.
- Moore, H. B., T. Jutare, J. Bauer y J. Jones. 1963. The biology of *Lytechinus variegatus*. *Bulletin of Marine Science*, 13: 23–53.



- Piazzon, M. C., J. Leiro y J. Lamas. 2014. Reprint of “Fish immunity to scuticociliate parasites” *Developmental & Comparative Immunology*, 43: 280–289.
- Pozo, F. 2012. Caracterización de la fecundación in vitro y desarrollo larval de *Echinometria vanbruti*. *Bioma*, 1: 9–11.
- Randall, J. E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography*, 5: 665–847.
- Sahoo, P. K., S. Pattanayak, A. Paul, M. K. Sahoo, P. Rajesh Kumar, D. Panda y B. R. Pillai. 2018. First record of *Metanophrys sinensis* (Protozoa: Ciliophora: Scuticociliatida) from India causing large scale mortality in a new host *Macrobrachium rosenbergii* larvae. *Journal of Fish Diseases*, 41: 1303–1307.

[Recibido: 08 de marzo, 2019. Aceptado para publicación: 25 de abril, 2019]

REPORTE DE LA BIJIRITA DE CONNECTICUT
(*OPORORNIS AGILIS*; AVES: PARULIDAE) EN EL ORIENTE DE CUBA

Report of Connecticut Warbler (*Oporornis agilis*; Aves: Parulidae) in the east of Cuba

Carmen Plasencia León^{1*}, Malbelys Padilla Sánchez^{1**}, Yasit Segovia Vega¹,
Nicasio Viña Dávila² y Freddy Rodríguez Santana¹

¹Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad (BIOECO), Santiago de Cuba. carmen@bioeco.cu; *Dirección para correspondencias; ** orcid.org/0000-0002-6776-0843; ²Secretaría del Corredor Biológico en el Caribe (CBC), Santo Domingo, República Dominicana;  orcid.org/0000-0002-7353-6434.

RESUMEN

La Bijirita de Connecticut (*Oporornis agilis*) es una especie de ave migratoria neotropical. La literatura y los mapas de distribución publicados por eBird sugieren que la especie utiliza la región del Caribe durante la migración otoñal y primaveral. La isla de Cuba solo posee un reporte de la especie en la cayería norte de Ciego de Ávila y Camagüey. Fue capturado un individuo macho en redes de niebla pertenecientes a la Estación de Anillamiento Permanente Juan Christoph Gundlach, ubicada en la Reserva Ecológica Siboney Juticí, del municipio de Santiago de Cuba, provincia Santiago de Cuba. Este constituye el primer reporte de la especie en la zona oriental de Cuba. La falta de avistamientos de Bijirita de Connecticut en Cuba puede estar condicionada por dos factores principalmente: la baja densidad de individuos en la isla durante la migración o la posible confusión de los ornitólogos cubanos con especies similares.

Palabras clave: migración, región del Caribe, Bijirita de Connecticut.

ABSTRACT

The Connecticut Warbler (*Oporornis agilis*) is a species of neotropical migratory bird. Literature and distribution maps published by eBird suggest that the species uses the Caribbean region during the autumn and spring migration. The island of Cuba only has a report of the species in the northern keys of Ciego de Ávila and Camagüey. A male individual was caught in fog nets at the Juan Christoph Gundlach Permanent Banding Station, located in the Siboney Juticí Ecological Reserve, in the municipality of Santiago de Cuba, Santiago de Cuba province, in Cuba. This is the first report of this species in the eastern part of Cuba. The lack of sightings of Connecticut Warbler in Cuba can be conditioned by two factors mainly: the low density of individuals on the island during migration or the possible confusion of Cuban ornithologists with similar species.

Keywords: migration, Caribbean region, Connecticut Warbler.

La Bijirita de Connecticut (*Oporornis agilis*) es una especie de ave migratoria neotropical (Campbell *et al.*, 2001). Es una de las especies que más tarde migra hacia los sitios de invernada y más tarde regresa a áreas de reproducción. Posee rutas diferentes para la migración de primavera y para la invernada, de las cuales se conoce muy poco (Dunn y Garret, 1997). La especie realiza la migración invernada más al este que la de primavera (Dunn y Garret, 1997), cruzando por los Grandes Lagos al oeste de Nueva Inglaterra. En los meses de septiembre y octubre ha sido detectada migrando hacia el sur a través de la costa atlántica y se piensa que utiliza las islas Bermudas con regularidad durante el otoño, pues al paso del huracán Emily en 1987 se reportó la especie en 75 ocasiones (Dun y Garret, 1997).

El nuevo reporte de la Bijirita de Connecticut para Cuba se realizó en la Estación de Anillamiento Permanente Johan Christoph Gundlach, ubicada en la Reserva Ecológica Siboney Juticí (Fig. 1), del municipio de Santiago de Cuba, provincia Santiago de Cuba, en Cuba. La Estación de Anillamiento se encuentra en funcionamiento desde julio del 2010 y ha trabajado desde su apertura tres días cada mes. La Estación de Anillamiento ha permitido procesar un total de 8 319 individuos pertenecientes a 53 especies (5 092 capturas y 3 227 recapturas). El 47 % corresponde a especies migratorias invernales, el resto son residentes permanentes y migratorias veraniegas.

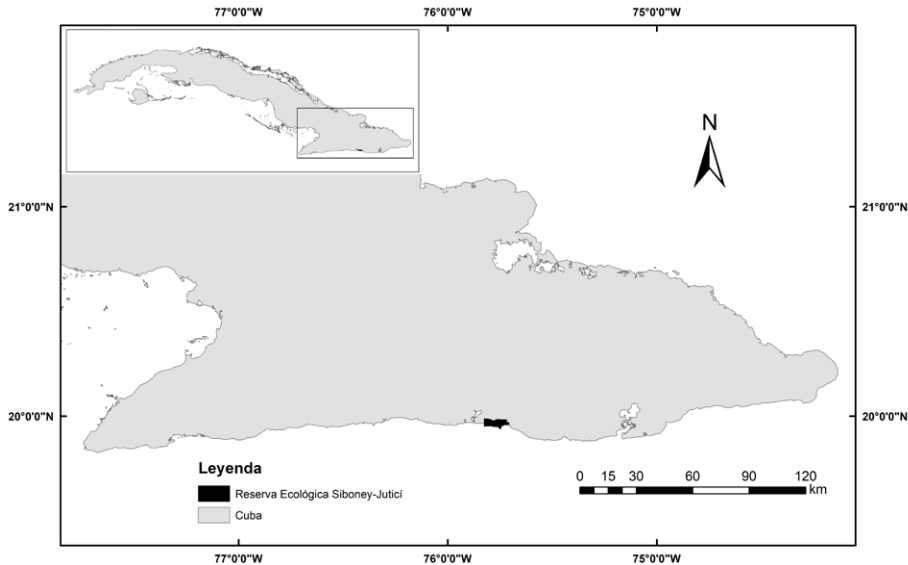


Figura 1. Ubicación geográfica de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí, Santiago de Cuba, Cuba.

El 22 de mayo del 2014, en el horario de las 11:00 a.m. se capturó un individuo macho, adulto de Bijirita de Connecticut. Presentó mediciones de pico = 9.55 mm, tarso = 19.75 mm, ala = 70 mm y cola = 45 mm. En el momento de la captura poseía cúmulos de grasa en la fúrcula y en la zona del vientre, mostraba el plumaje reproductor y no se observaron evidencias de presencia de muda.

Los reportes de la especie para Cuba son escasos y muy recientes. La especie Bijirita de Connecticut no se encuentra reportada en la Guía de aves de Cuba (Garrido y Kirkconnell, 2000). La base de datos de eBird (eBird, 2019), tuvo el primer reporte de la especie en noviembre del 2018 en Cayo Coco, Cuba. La lista de la avifauna cubana (Navarro y Reyes, 2017) reportan la presencia de la especie en el 2017 y la clasifican según su estatus de abundancia como “Muy rara”. El sitio digital de Avibase (Lepage, 2019) reconoce la presencia de la especie en Cuba. Otras listas de aves de Cuba como la de Audubon (Speare, 2015) no presenta reportes de la especie. Excepto el reporte de eBird, las demás fuentes no identifican la localidad del reporte.

Los reportes de la especie publicados en eBird hasta enero del 2019 (eBird, 2019) muestran que existen menos de 40 avistamientos en el área del Caribe. Los sitios con mayores detecciones (más de 9) son Puerto Rico y Aruba, de esta última proceden los primeros reportes para el Caribe (1957). La especie también ha sido observada en La Española, Islas Vírgenes Británicas, Guadalupe, Bahamas, Jamaica, Barbados, Islas Caimán y Cuba, siendo este el reporte más reciente. La mayoría de los reportes se restringen a los meses de agosto a diciembre,

el mes de octubre es el mejor representado, con 26. En la migración primaveral solo existe un reporte en el mes de mayo en Jamaica, casi la totalidad de las detecciones de la especie se obtuvieron en la Península de la Florida (eBird, 2019).

Un individuo procesado en la Estación de Anillamiento Johan Christoph Gundlach constituye el primer reporte bijirita de Connecticut en la región oriental cubana. La presencia de esta especie en Cuba durante el mes de noviembre en la cayería norte (eBird, 2019) y en mayo del 2014 en la costa sur oriental sugieren su paso por la isla durante la migración.

Dunn y Garret (1997) afirman que la migración de primavera se realiza sobre la región del Caribe durante los meses de marzo a mayo. Esto se ratifica al evaluar los datos disponibles para la especie en eBird (eBird, 2019), la migración otoñal solo presenta 8 reportes en la costa este de la Florida entre Key West y Jacksonville hasta el 2018. La migración primaveral es significativamente diferente, entre Key West y Key Largo se acumularon 52 reportes entre 1998 y 2018, con una mayor cantidad de observaciones entre el 2013 y 2018.

Los ejemplares detectados en los cayos del extremo sur de la Florida tienen alta probabilidad de haber atravesado la isla de Cuba en su migración primaveral. Si bien es una especie rara (con excepción de algunas zonas de cría en Canadá [Sibley, 2000]), consideramos que los reportes de su paso través de la isla son muy escasos. Esto se puede deber al desconocimiento de los ornitólogos locales sobre la especie y que los estudios de migración en Cuba se han concentrado fundamentalmente en la migración invernal, incluidos los estudios con redes de niebla. Los tres aspectos combinados pueden estar condicionando los pocos reportes de la especie en la isla de Cuba y esto a su vez limitar los análisis sobre amenazas en su paso por la isla (eBird, 2019).

Esta situación no es solo ocurre en Cuba, en eBird hay más de 14 000 observaciones a lo largo de su rango de distribución (eBird, 2019). De esos reportes el 99 por ciento corresponden a Canadá y Estados Unidos de América, en zonas de reproducción y paso durante su migración. Solo el uno por ciento de los reportes corresponde a zonas de invernada. Si bien es posible un sesgo de reportes por el número de observadores, este no ocurre en especies comunes y bien conocidas, por lo que hay que considerar como factor importante en el menor número de reportes la capacidad de identificar la especie.

RECOMENDACIONES

Se recomienda el desarrollo de estudios durante la migración primaveral y en zonas claves para la migración de la especie en la isla de Cuba. Una de estas zonas claves es la comprendida entre La Habana y Varadero, según los datos de distribución espacial y temporal de los reportes en La Florida. Estas acciones serán útiles para aumentar el conocimiento de los patrones migratorios de la Bijirita de Connecticut y otro grupo de aves en su migración primaveral.

AGRADECIMIENTOS

Al equipo de técnicos y guardaparques de la Reserva Ecológica Siboney Jucicí por su apoyo durante el anillamiento. A la organización alemana NABU, la Universidad de Cornell, Nueva York, EE.UU. y a la Secretaría del Corredor Biológico en el Caribe (CBC), Santo Domingo, República Dominicana, que apoyaron con los materiales necesarios para el funcionamiento de la Estación de Anillamiento Permanente Johan Christoph Gundlach. Al Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad (BIOECO) de Santiago de Cuba, por su apoyo en el desarrollo de este monitoreo por tantos años.

LITERATURA CITADA

- Campbell, R., N. K. Dawe, I. McTaggart-Cowan, J. M. Cooper, G. W. Kaiser, A. C. Stewart y M. C. McNell. 2001. *Vol.5: Passerines. Wood Wablers Through Old World Sparrow*. Royal B.C., Victoria, B.C. and Canada Wildlife Service, Delta, B.C.
- Dun, J. L. y K. Garret. 1997. *A field guide to wablers of North America. Peterson Field Guide Series*. Houghton Mifflin Company, New York. EUA.
- eBird. 2019. *eBird: a citizen-based bird observation network in the biological sciences*. Recuperado de <http://www.ebird.org>. Accesado: 5 de septiembre de 2015.
- Garrido, O. y A. Kirkconnell. 2000. *Aves de Cuba*. NY: Cornell Univ. Press, Ithaca, USA.
- Lepage, D. 2019. *Lista de verificación de las aves de Greater Antilles. Avibase, la base de datos mundial de aves*. Obtenido de: <https://avibase.bscceoc.org/checklist>.
- Navarro, N. y E. Reyes. 2017. *Annotated checklist of the birds of Cuba*. Saint Augustine, Florida, Ediciones Nuevos Mundos, USA:
- Sibley, D. A. 2000. *The Sibley Guide to Bird* (First edition ed.). Alfred A. Knopf, Inc., New York.
- Speare, B. 2015. *Annoted checklist for mass Audubon Cuba Birdind survey*. Recuperado de <https://www.massaudubon.org/...../Cuba-Final-checklist-2015>.

[Recibido: 07 de febrero, 2019. Aceptado para publicación: 17 de mayo, 2019]

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, 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. 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 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. 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 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. 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 14. Julio, 2019

CONTENIDO

Artículos

- A revision of the genus *Audantia* of Hispaniola with description of four new species (Reptilia: Squamata: Dactyloidae)
Gunther KÖHLER, Caroline ZIMMER, Kathleen MCGRATH & S. Blair HEDGES.....1
- The first record of parasitism by *Forcipomyia* (Diptera: Ceratopogonidae) in Cuban odonates
Adrian TRAPERO-QUINTANA, Yusdiel TORRES-CAMBAS, Anais RIVAS-TORRES, Sónia FERREIRA
& Adolfo CORDERO-RIVERA.....105
- Hàbitats de cría de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en Jutiapa, Guatemala
Milton Vinicio MONZÓN, Jaime RODRÍGUEZ, Lorenzo DIÉGUEZ, Pedro M^a. ALARCÓN-ELBAL
y José Luis SAN MARTÍN.....111
- Descripción de dos especies nuevas de *Cerion* (Mollusca: Pulmonata: Cerionidae) en estado subfósil,
para Holguín, Cuba
Alexis SUÁREZ.....121
- Diversidad de invertebrados bentónicos del Sistema Lagunar de Mandinga, Veracruz, México
Asela del Carmen RODRÍGUEZ-VARELA, Omar Alfredo BARRETO-SEGURA
y Horacio VÁZQUEZ-LÓPEZ.....128
- Lista actualizada de las especies y nuevos registros de gasterópodos en el arrecife “Verde”, Veracruz, México
Ricardo Ernesto OLMOS-GARCÍA, Felipe de Jesús CRUZ-LÓPEZ
y Ángeles Jaqueline RAMÍREZ-VILLALOBOS.....147
- ### Notas
- Depredación de las larvas del erizo verdiblanco *Lytechinus variegatus* por *Metanophrys* sp.
Francisco SANTOS-MELLA, Vasti GARCÍA-GÓMEZ, Karina HIERRO-SANTOS, Nabab FELIZ-FELIZ
y Argenis SOLANO.....159
- Reporte de la Bijirita de Connecticut (*Oporornis agilis*; Aves: Parulidae) en el oriente de Cuba
Carmen PLASENCIA LEÓN, Malbelys PADILLA SÁNCHEZ, Yasit SEGOVIA VEGA,
Nicasio VIÑA DÁVILA y Freddy RODRÍGUEZ SANTANA.....163