

# LOS MAMÍFEROS TERRESTRES DE LAS ANTILLAS MAYORES: NOTAS SOBRE SU PALEOGEOGRAFÍA, BIOGEOGRAFÍA, IRRADIACIONES Y EXTINCIONES

Manuel A. Iturralde-Vinent; Grupo de Paleogeografía y Paleobiología, Museo Nacional de Historia Natural, Obispo no. 61, Plaza de Armas, La Habana 10100 CUBA

Ross D. E. MacPhee; Division of Vertebrate Zoology, American Museum of Natural History, New York NY 10024 USA

**RESUMEN.** Los dos principales archipiélagos en el Mar Caribe, las Antillas Mayores y las Menores, cuentan con una larga y compleja historia geológica. Una complejidad semejante caracteriza a la biogeografía histórica de los vertebrados terrestres de estas islas, en torno a los cuales se ha discutido mucho, pero sin que se haya logrado un acuerdo. El objetivo de este breve ensayo consiste en (1) examinar algunas investigaciones recientes sobre la formación de la fauna antillana, con énfasis especial en los datos nuevos sobre la paleogeografía caribeña; y (2) poner en evidencia la diversificación y reducción del número de especies (irradiación y extinción) en las Antillas, con especial referencia a las catástrofes faunales ocurridas en estas islas durante el Cuaternario.

Palabras clave: Caribe / Antillas Mayores / biogeografía / vicarianza / mamíferos / paleogeografía / extinciones del Cuaternario

## **Introducción**

Cualquier tratamiento consecuente del tema del origen de la fauna de vertebrados terrestres antillanos, debe tomar en cuenta la historia de los territorios pertenecientes a la región del Caribe y su entorno (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999). De importancia primordial es el hecho de que las Antillas Mayores y Menores son mucho más recientes

que la propia Cuenca del Caribe, la cual empezó a formarse durante el Jurásico Medio. Ciertamente, las Antillas Mayores, tal como las conocemos en la actualidad, han existido como *masas terrestres continuamente subaéreas* sólo después del Eoceno Medio (40 Ma); las Antillas Menores, como entidades geográficas, son aún más recientes. Está probado que existieron algunas islas en el Caribe durante la Era Mesozoica, y principios de la Cenozoica, las que sin duda soportaron una biota terrestre (Figs. 1A, B). Pero, no hay evidencias fósiles de que alguno de aquellos táxones haya persistido en las islas hasta hoy, sino a partir del Oligoceno (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999).

Si bien es un hecho el descubrimiento de fósiles de vertebrados dentro de rocas del Mesozoico, ahora incorporadas al territorio de Cuba, los táxones en cuestión (peces, reptiles marinos, e incluso pterosaurios), eran acuáticos o voladores, y ello no puede interpretarse en el sentido de que tales ambientes terrestres hubieran existido desde el Jurásico hasta el presente en la Cuenca del Caribe (Iturralde-Vinent, 2003a). También se ha establecido la presencia de un territorio insular con vegetación del Cretácico Inferior en lo que es hoy la República Dominicana, pero los táxones son todos extintos y aquel terreno quedó sumergido hace 110 Ma (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999). En definitiva, los hechos geológicos indican que alrededor de 37-40 Ma es la fecha máxima posible para el surgimiento de ambientes terrestres insulares en el Caribe, que hayan persistido – con modificaciones periódicas, hasta hoy. Este dato aporta un marco paleogeográfico razonable para la posible colonización de las Antillas Mayores por vertebrados terrestres (Iturralde-Vinent, 1982, Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999).

En contraste, de acuerdo a la interpretación de las evidencias inmunológicas (Hedges *et al.* 1992; Hedges, 1996), algunos linajes de reptiles endémicos antillanos podrían ser más antiguos que el Eoceno Medio, tal vez de edad Mesozoica. Una duración tan prolongada de la fauna terrestre es difícil de conciliar con una historia geológica regional de repetidas inundaciones (transgresiones) en el Caribe; mucho menos con los eventos relacionados al impacto del bólido extraterrestre hace 65 Ma (Crother y Guyer, 1996; Tada *et al.*, 2003). No obstante, vista muy en general la evidencia inmunológica –si fuera totalmente válida– acaso sugeriría que los progenitores de la mayoría de los linajes de animales terrestres de las Antillas deben haber llegado a las islas no antes del Cenozoico temprano.

## **Paleogeografía de las Antillas Mayores**

Laurasia Occidental (América del Norte) y Gondwana Occidental (América del Sur) estaban conectadas físicamente como áreas continentales hasta mediados del Jurásico, hace aproximadamente 170 Ma (Iturralde-Vinent, 2003a). Cualquier conexión ulterior entre dichas áreas sólo pudo establecerse por medio de puentes terrestres. En el Cretácico, tres grandes eventos de levantamientos del terreno, que figuran en la historia geológica como discordancias regionales, hiatos, paleosoles, conglomerados y capas rojas, pueden haber dado lugar al surgimiento de conexiones intercontinentales a lo largo del archipiélago de islas volcánicas del Cretácico. Sin embargo, el evento de levantamiento de finales del Campaniano / Maastrichtiano es, con mayor probabilidad, el que produjo un puente terrestre entre los continentes, ya que coincidió con una extinción generalizada del magmatismo en grandes tramos de dicho arco y se apoya en evidencias fósiles de un intercambio faunal entre los continentes (Fig. 1A; Gayet et al., 1992). Por su parte el istmo de Panamá quedó conformado en el Plioceno, hace unos 2.5 Ma, pues la evidencia de un puente terrestre anterior, a finales del Mioceno Medio, aun resulta ambigua (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999). Sin embargo, tal istmo se inundó en diversas oportunidades durante las etapas interglaciales, entre el Plioceno y el Pleistoceno Inferior.

Por el contrario, existe una extensa evidencia geológica para demostrar que durante la transición Eoceno-Oligoceno (hace 35-33 Ma), las Antillas Mayores en proceso de formación (hasta Cuba central), y la parte noreste de Sudamérica (actualmente Venezuela), estuvieron brevemente conectadas y formaron una “prolongación terrestre” (= *landspan*: prolongación de terreno emergido que conecta un continente con una o más islas situadas fuera de la plataforma continental). Dicha cresta emergida (compuesta por las Antillas Mayores y la cresta de Aves), llamada “GAARlandia” por MacPhee e Iturralde-Vinent (1995b), se ilustra en la Fig. 1C. El evento de levantamiento regional que determinó la aparición de aquella cresta llegó a su fin hace unos 32-30 Ma, debido a un descenso general de los terrenos, con lo cual terminó la fase de GAARlandia. Posteriormente, el neotectonismo caribeño enfatizó la subdivisión estructural de las áreas

terrestres existentes, lo que definió las islas actuales, los canales que las separan, y así quedaron las poblaciones aisladas.

Recientemente Hedges (2001) ha puesto en duda estas concepciones, sobre la base de una serie de “citas textuales” de trabajos a menudo desactualizados, otras veces totalmente ajenas al asunto que pretenden probar. Cualquier crítica seria de nuestras reconstrucciones paleogeográficas, debe examinar los hechos que las sustentan; no oponer citas aparentemente contradictorias, fuera de su contexto y sin tener en cuenta su fundamentación. Analizar aquí dichas críticas tomaría mucho espacio y se alejaría del objetivo de este ensayo; pero nuestro mejor consejo sería que Hedges y sus seguidores leyeran de nuevo nuestra obra de 1999 (pero vea Iturralde-Vinent, en prensa).

### **Biogeografía histórica antillana**

Durante el último cuarto de siglo, la gran mayoría de las discusiones sobre la biogeografía histórica de las Antillas Mayores ha estado polarizada en términos de si la dispersión acuática o la vicarianza ha sido el mecanismo dominante en la formación de la fauna de vertebrados. En la pasada década Hedges y sus colaboradores (Hedges, 1996; Hedges *et al.*, 1992, 1994) han defendido la dispersión acuática hacia otras tierras como el principal, y quizás el único mecanismo adecuado de formación de una fauna de vertebrados en el Caribe, en el cual la vicarianza hubiese jugado un rol limitado o absolutamente nulo. La evidencia presentada por ellos –principalmente las determinaciones de distancias inmunológicas calibradas con respecto a un reloj molecular ha sido críticamente evaluada por Page y Lydeard (1994). Crother y Guyer (1996), Iturralde y MacPhee (1999) e Iturralde-Vinent (en prensa), han analizado críticamente los argumentos de Hedges desde el punto de vista de la biogeografía cladística y la paleogeografía.

Sin embargo, se está de acuerdo en que, dentro de las propias Antillas Mayores, el caso de Jamaica requiere un análisis independiente, porque dicho territorio, a principios del Cenozoico, constituía una porción de terreno de Centroamérica septentrional, que se desgajó posteriormente de esta (Fig. 1B; Domning *et al.*, 1997). En contraste, las otras islas antillanas no tuvieron tal origen, lo cual sugiere que deben haber obtenido su fauna

mediante un mecanismo distinto. Hedges (1996) argumentó que el único medio plausible es la clásica dispersión de balsas de vegetación, mediante el transporte pasivo de propágulos por las corrientes marinas de superficie (y, al menos ocasionalmente, arrastradas por grandes tormentas). En su opinión, las balsas de vegetación expulsadas desde los grandes ríos sudamericanos durante las crecidas, siempre han sido transportadas, de manera preferente, en dirección noroeste, hacia el Mar Caribe (y sus islas); por ser ésta la dirección dominante que toma el flujo de masas en el hemisferio norte, impulsadas por el efecto de Coriolis. Sin embargo, esta suposición no toma en cuenta la importante evidencia experimental referente a los patrones de flujo de corrientes marinas superficiales en el Caribe, y falla al no incorporar los efectos que ejercieron en los rumbos de las corrientes marinas superficiales los cambios en la geografía durante el Cenozoico.

Experimentos modernos utilizando botellas flotantes y boyas con posicionamiento satelital (Brucks, 1971; Molinari *et al*, 1979) indican que la distribución final de los objetos flotantes llevados por las corrientes del Mar Caribe resulta altamente impredecible. En particular, los objetos expulsados por los ríos Orinoco y Amazonas, en su configuración actual, tienen mucha mayor probabilidad de recalar en las costas del sureste de Norteamérica o en América Central, que en las Antillas Mayores. Pero este escenario es válido sólo durante los últimos 2.5 Ma. En épocas anteriores cualquier estimación de las corrientes superficiales en el Mar Caribe, debe tomar en cuenta el marco paleogeográfico en cuestión, distinto al actual. Antes de la formación del puente terrestre de Panamá, en el Plioceno (2.5 Ma), los patrones de flujos de corrientes marinas superficiales en el área del Caribe habrían estado bajo el dominio de la corriente Circum Tropical de rumbo este a oeste. En consecuencia, los objetos expulsados por los ríos desde la América del Sur siempre se habrían desplazado hasta las costas de América Central, no hacia los núcleos terrestres de las futuras Antillas Mayores o Menores en proceso de formación (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999). Este escenario queda reforzado por el hecho de que los patrones de paleodrenaje del Magdalena y del Orinoco, antes del Mioceno terminal, eran radicalmente diferentes a sus patrones actuales. Visto desde esta perspectiva, el hecho de que muy pocos linajes sudamericanos hayan logrado establecerse en Norteamérica antes del gran intercambio biótico del Plioceno-

Cuaternario, es en sí mismo evidencia de que el transporte de balsas de vegetación entre las Américas, o desde tierra firme hacia las islas, fue, durante la mayor parte del Cenozoico, sumamente improbable.

Otro punto importante es que se puede demostrar que los linajes de mamíferos terrestres endémicos de las Antillas colonizaron las propias islas hace un largo periodo de tiempo. Ello indica que, sean cuales fueran los procesos biogeográficos que intervinieron en la formación de la fauna de estas islas, ellos operaron en uno o varios momentos remotos en el tiempo, no de manera continuada (y aleatoria) como requeriría la dispersión por balsas flotantes. De acuerdo a la evidencia aportada por los restos fósiles, desde el Mioceno Inferior ya se encontraban roedores capromíidos, primates pitecinos, perezosos megaloníquidos, y posiblemente insectívoros nesofontidos, en una o más de las Antillas Mayores (MacPhee *et al.*, 2003). Si la posibilidad de dispersión pasiva mediante balsas hubiese sido igualmente posible a través de todo el Cenozoico, de acuerdo a la insistente argumentación de Hedges (1996) en el caso de los reptiles, entonces ¿cómo se explica la escasa introducción de mamíferos terrestres por vía natural desde el Mioceno con la única excepción del oryzómido sigmodontino?

Rosen (1975, 1985) y otros autores (como Guyer y Savage, 1987), que se inclinaron por la vicarianza de los continentes a las islas como explicación del origen, composición y distribución de la fauna terrestre del Cenozoico de las Antillas, también han pasado por alto algunos puntos de importancia crucial. Algo persistentemente omitido es el hecho de que los ambientes terrestres de las Antillas Mayores, y las propias islas como las conocemos hoy, no existieron de manera permanente antes del Eoceno Superior (Iturralde-Vinent, 1982; Iturralde-Vinent y MacPhee, 1996, 1999). Es decir, aunque es indudable la existencia de algunas islas en el Caribe antes del Eoceno Medio tardío (> 40 Ma atrás), no existe evidencia de que alguna de ellas perdurara como tal (es decir, emergida), a través del Paleógeno y luego siguiera emergida hasta hoy. Aun si ello hubiera sucedido, cualquier especie terrestre se habría perdido durante los periodos de grandes transgresiones marinas, cuya ocurrencia está bien documentada en las Antillas (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999).

El hecho de que las transgresiones provocaron extinciones en la fauna de las Antillas Mayores tiene elocuente confirmación en el descubrimiento, en contextos del Eoceno

Inferior a Medio, de un rinocerontoide hyracodóntido y un pequeñísimo therio de afinidad desconocida, provenientes de Seven Rivers, en el noroeste de Jamaica (Domning *et al.*, 1997; MacPhee *et al.*, 1999a). El rinocerontoide *Hyrachyus* sp. es bien conocido en contextos continentales de edad Eoceno Inferior a Medio del hemisferio Norte. Sin embargo, el terreno de Jamaica Occidental quedó sumergido en el Eoceno Medio a Superior por una transgresión, y no volvió a emerger totalmente hasta el Mioceno Medio. Aunque el *Hyrachyus* y Therio jamaicanos pudieran ser considerados en última instancia como taxones emplazados producto de la vicarianza, no hay evidencias de que estos hayan podido sobrevivir las transgresiones ni propagarse hacia otras tierras. Aquellos animales presumiblemente habitaron lo que después vino a ser Jamaica occidental, mucho antes de que esta última se separara de Centroamérica, y se convirtiera en una isla (Fig. 1A). De hecho, estos fósiles llegaron a la actual isla de Jamaica contenidos en las rocas de su basamento, no como seres vivos, razón por la cual es erróneo considerarles animales antillanos como afirmó Hedges (2001).

### **Combinación de dispersión y vicarianza: la hipótesis GAARlandia**

El modelo de GAARlandia es consistente con la mayoría de los aspectos conocidos de la biogeografía de los mamíferos terrestres antillanos. La hipótesis de GAARlandia contempla la ocurrencia de una breve fase inicial de dispersión, hace unos 35-33 Ma, desde el nordeste de América del Sur hasta Cuba central, por vía de un terreno emergido. Durante esta fase, tal terreno funcionó como un potente filtro que sólo permitió el paso efectivo y ulterior establecimiento de unos pocos linajes sudamericanos. Las posibilidades de dispersión terrestre se vieron drásticamente reducidas alrededor de 32-30 Ma atrás debido al hundimiento parcial de Gaarlandia, y la consecuente formación de tierras aisladas y desaparición de la conexión terrestre con América del Sur.

A partir de entonces el conjunto de especies que habían colonizado GAARlandia, quedó subdividido en poblaciones independientes a medida que las Antillas Mayores comenzaron a asumir su conformación actual desde el Mioceno, al separarse en una serie de islas. Esta forma de vicarianza (descrita como de “isla a isla”, en contraposición a “continente a isla”, de Rosen) constituye una explicación de la impresionante similitud

postmiocénica que presentan las faunas de mamíferos terrestres a través de las Antillas Mayores septentrionales. La dispersión pasiva en balsas flotantes entre islas es una explicación menos efectiva, dado que, al tratarse de un proceso aleatorio, no debiera conducir a una distribución uniforme y de iguales taxones a lo largo de una cadena de islas o, si ello realmente ha tenido lugar, entonces el proceso no debería ser aleatorio.

## **Irradiación**

Aunque se ha encontrado sólo un puñado de vertebrados terrestres fósiles del Eoceno, Oligoceno y Mioceno en el substrato rocoso de las Antillas (MacPhee *et al.*, 2003), la historia de la irradiación de los principales clados debe ser inferida de la evidencia que aportan los grupos que sobrevivieron hasta el Cuaternario tardío. Las irradiaciones de los diversos grupos endémicos antillanos de roedores es un tema que ha sido tratado antes (Woods, 1989), pero otros clados de mamíferos han sido virtualmente ignorados.

Uno de los ejemplos de irradiación adaptativa entre mamíferos antillanos es el de los perezosos endémicos (familia Megalonychidae). Los megaloníquidos alcanzaron los mayores tamaños entre los mamíferos terrestres antillanos, aunque algunos de los roedores endémicos más grandes coincidían en talla con los perezosos más pequeños. Los ancestros de los perezosos, al igual que casi todos los mamíferos terrestres antillanos (con la posible excepción de los insectívoros), se encontraban en América del Sur, donde los fósiles registran a los megaloníquidos desde principios del Terciario. El más viejo de ellos está representado por un fémur de perezoso del Oligoceno Inferior, hallado en Yauco, en el suroeste de Puerto Rico (MacPhee e Iturralde-Vinent, 1995b). Además se conoce *Imagocnus zazaе*, del Mioceno Inferior cubano (MacPhee e Iturralde-Vinent, 1994). Sin embargo, la mayor diversidad de la fauna del Cuaternario, con respecto a los registros más antiguos, es obviamente un artefacto debido a la mejor preservación de los fósiles en las capas del Pleistoceno-Holoceno, y de la mayor cantidad de sitios paleontológicos de esta edad. La diversidad de los perezosos cuaternarios, según MacPhee *et al.* (2000) y White y MacPhee (2001), muestra que la estructura taxonómica de la irradiación de los megaloníquidos en Cuba y La Española fue en esencia la misma. En otras palabras, estas dos islas compartían casi el mismo conjunto de perezosos a nivel

genérico, incluyendo especies de *Megalocnus*, *Parocnus*, *Neocnus*, y *Acratocnus*; más aún, en varios casos los taxones más próximos vivían en las márgenes opuestas del Paso de los Vientos, y no en el interior de las islas. Esta distribución sólo es explicable por la vicarianza isla a isla, que tuvo lugar como resultado de la apertura del Paso de los Vientos durante el Mioceno. La especie *Acratocnus odontrigonus* es el único perezoso que se conoce del Cuaternario de Puerto Rico. Aunque también hubo especies de *Acratocnus* en La Española y Cuba, indicativo de que la fauna puertorriqueña tuvo su vicarianza. Futuras investigaciones paleontológicas en Puerto Rico deberían revelar la ocurrencia de otros taxones. Jamaica parece que no tuvo perezosos en ninguna época, según los conocimientos actuales, y en consonancia con la historia tectónica de esta isla (Fig. 1).

Otro dato importante se encuentra en el grado de diversidad adaptativa mostrado por los perezosos antillanos, pues hubo especies auténticamente “terrestres”, otras totalmente arbóreas, y algunas que operaban tanto en el suelo como en los árboles. Ello sugiere que los megaloníquidos pudieron irradiarse hacia un número de nichos que, dentro de un contexto continental, probablemente hubieran sido ocupados por miembros de otros clados.

Los primates endémicos de las Antillas Mayores también se diversificaron, pero en escala mucho menor. Los estudios más recientes sobre este grupo conducidos por MacPhee (1996) y Horovitz y MacPhee (1999) sugieren que los primates pudieron llegar a las Antillas Mayores tan temprano como los perezosos, puesto que *Paralouatta marianae* se ha reportado del Mioceno Inferior en Domo de Zaza, en el centro de Cuba (MacPhee e Iturralde-Vinent, 1995b; MacPhee *et al.*, 2003). La evidencia fósil de primates en las otras Antillas es exclusiva del Cuaternario, y consiste en las especies *Xenothrix mcgregori* (Jamaica), *Antillothrix bernensis* (La Española) y *Paralouatta varonai* (Cuba). Estos tres taxones parecen abarcar un grupo monofilético, cuyo taxón hermano más próximo es *Callicebus* de Sudamérica (Horovitz y MacPhee, 1999). Aunque la distribución de estos primates en el Cuaternario no fue isócrona, es probable que se hayan derivado de un ancestro común, lo cual le daría a estas especies la categoría de irradiación adaptativa. Sin embargo, de ser esto correcto, resulta difícil de conciliar la existencia del pitecino en Jamaica, pues la conexión de las Blue Mountains con

GAARlandia, propuesta por Iturralde-Vinent y MacPhee (1999), es hipotética (Fig. 1B). Es posible que *Xenothrix* se haya derivado de algún otro linaje de pitecinos, pero resulta sumamente improbable que su historia particular pueda viajar hacia atrás 50 Ma, a la época del *Hyrachyus* de Seven Rivers. En este caso, ¿cómo hubiera podido sobrevivir las transgresiones posteriores al Eoceno Medio?

### **Extinciones del Cuaternario**

Aunque deben haber ocurrido un número sustancial de extinciones en las Antillas entre la primera llegada de los mamíferos y el presente, existe poca documentación que hable de taxones perdidos anteriores al Cuaternario terminal, sobre todo debido al incompleto registro fósil de que se dispone hoy. Lo que más se aproxima a una extinción en el pre-Holoceno es la aparente desaparición simultánea, durante o muy poco después del interglacial de Sangamón, que abarcó a roedores en islas situadas en los extremos opuestos de las Antillas (*Clidomys* spp., en Jamaica, y *Amblyrhiza inundata* en Anguilla/St. Martin) (McFarlane *et al.*, 1998, 1999). Esas bajas pueden haber sido causadas por la reducción en proporciones catastróficas de los terrenos habitables, debido a la elevación del nivel del mar. Anguilla/St. Martin, por ejemplo, sufrió una reducción de 94 por ciento de su área emergida durante el sangamoniano, hecho que debe haber afectado la dinámica poblacional de *Amblyrhiza* (cuyo peso llegó hasta 150 kg.). Semejantes procesos de reducción (etapas de interglacial) y posterior extensión (etapas de glacial) de la superficie emergida también tuvieron lugar en Cuba, con consecuencias importantes para la biota (Iturralde-Vinent, 2003b).

Los mamíferos holocénicos de las Antillas (incluyendo los murciélagos) han sido afectados en mayor proporción que otros mamíferos de talla similar en otras islas. En suma, 88 por ciento de las especies cuaternarias conocidas ya no existen. Sorprendentemente, 38 por ciento de las extinciones de mamíferos ocurridas en el planeta en los últimos 500 años sucedieron en las Antillas (Morgan y Woods, 1986; MacPhee y Flemming, 1999). Sin embargo, aun son insuficientes los fechados radiométricos en fósiles de vertebrados en estas islas, lo cual dificulta la elaboración de generalizaciones

aceptables. No obstante, parece que hubo dos fases diferentes de extinciones en el Holoceno.

La primera no puede ser calculada con certeza más allá del Holoceno medio. Las bajas pueden haber sido algo asincrónicas a través de las Antillas Mayores, siendo en Cuba donde ocurrieron las primeras (posiblemente por ser éste el primer lugar donde llegaron seres humanos). La más reciente de las “últimas ocurrencias” de megaloníquidos, fechada en 6,250 <sup>±</sup> 50 AP, se determinó en *Megalocnus rodens* de Cueva Beruvides (cerca de Agramonte, Matanzas, Cuba) (MacPhee *et al.*, 1999). Aunque se han reportado varias supuestas asociaciones de huesos de perezosos y artefactos humanos en la literatura (por ej., Harrington, 1921), ninguna de ellas ha resistido un escrutinio cuidadoso, y dudamos de su validez. No se sabe con certeza cuál de los otros taxones pueden haber desaparecido más o menos al mismo tiempo que los perezosos. La mayoría de los mamíferos antillanos parece haber escapado a este evento, sólo para verse perjudicado por el siguiente.

La segunda fase de las extinciones del Holoceno ocurrió en fecha muy próxima a la llegada de los europeos. Fue la más destructiva en términos del total de especies perdidas, pero se le ha dedicado menos atención porque casi todos los taxones afectados eran pequeños y no se reportaron adecuadamente por observadores experimentados. Aunque hace ya tiempo se aceptó que el arribo de los primeros europeos a las islas, cerca del año 1500 de nuestra era, produjo una serie de bajas, no se ha examinado de manera crítica el tiempo que tomó este proceso de extinción. MacPhee *et al.* (1999) fecharon una “última ocurrencia” para un pequeño *Nesophontes* hacia finales del siglo XV, que antes se consideraba que había seguido existiendo hasta comienzos del siglo XX. La mayor parte de las extinciones de mamíferos pequeños parecen haber sucedido con extrema rapidez, tras la introducción de las ratas desde el Viejo Mundo con las enfermedades de que son portadoras (MacPhee y Marx, 1997).

Aunque algunas bajas pueden ubicarse en fechas muy recientes (*Megalomys* y *Oligoryzomys* spp. a principios del siglo XX en las Antillas Menores), resulta claro que el grueso de la fauna de mamíferos restante se extinguió antes. Lo triste de la situación presente consiste en que, en la mayoría de las islas antillanas, los mamíferos endémicos se han extinguido completamente o se han reducido a una o dos especies. En ese orden,

La Española cuenta solo con dos mamíferos terrestres no voladores (*Solenodon paradoxus* y *Plagiodontia aedium*), tras haber tenido en el Cuaternario por lo menos veinte. Jamaica tiene uno (*Geocapromys brownii*); Puerto Rico ninguno. Sólo Cuba ha conservado algunos rasgos de la diversidad que tenía en el Cuaternario, pero los sobrevivientes son miembros muy cercanos de una misma familia de roedores (Capromyidae) y un insectívoro *Solenodon cubenus*, que se encuentra amenazado.

## Referencias

- Brucks, J.T., 1971, Currents of the Caribbean and adjacent regions as deduced from drift-bottle studies. *Bulletin of Marine Science* 21 : 455-65.
- Crother, B.I. y Guyer, C., 1996. Caribbean historical biogeography: was the dispersal-vicariance debate eliminated by an extraterrestrial bolide? *Herpetologica* 52 : 440-465.
- Domning, D.P., Emry, R.J., Portell, R.W., Donovan S.K. y Schindler, K. S., 1997, Oldest West Indian land mammal: rhinocerotoid ungulate from the Eocene of Jamaica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17 : 638-641.
- Gayet, M., Rage, J.C., Sempere, T., y Gagnier, P.Y., 1992. Modalité des échanges de vertébrés continentaux entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud au Cretacé superior et au Paléocène. *Soc. géol. France Bull.* 163: 781-791.
- Guyer, C. y Savage, J., 1987. Cladistic relationships among anoles (Sauria: Iguanidae). *Systematic Zoology* 35: 509-531.
- Harrington, M.R., 1921. Cuba before Columbus. *Indian Notes and Monographs*, 2 vols. Museum of the American Indian/Heye Foundation, New York.
- Hedges, S.B., 1996. Historical biogeography of West Indian vertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 163-196.
- Hedges, S.B., 2001 Biogeography of the West Indies: An overview, In C.A. Woods, F.E. Sergile eds. *Biogeography of the West Indies Patterns and Perspectives*. Second Edition, CRC Press, 15-33

- Hedges, S.B., Hass, C. y Maxson, L., 1992. Caribbean biogeography: molecular evidence for dispersal in West Indian terrestrial vertebrates. *Proceedings of National Academy of Sciences* 89: 1909-1913.
- Hedges, S.B., Hass, C. y Maxson, L., 1994. Reply: Towards a biogeography of the Caribbean. *Cladistics* 10 : 43-55.
- Horovitz, I y MacPhee, R.D.E., 1999. The Quaternary Cuban platyrrhine *Paralouatta varonai* and the origin of the Antillean primates. *Journal of Human Evolution* 36: 33-68.
- Iturralde-Vinent, M.A., 1982. Aspectos geológicos de la biogeografía de Cuba. *Ciencias de la Tierra y del Espacio* 5:85-100.
- Iturralde-Vinent, M., 2003a. A brief account of the evolution of the Caribbean seaway: Jurassic to Present. In: Prothero, D., L. Ivany & E, Nesbitt (Ed.). *From Greenhouse to Icehouse: The Marine Eocene-Oligocene Transition*. Chapter 22, p. 386-396. *Colombus University Press, New York*.
- Iturralde-Vinent, M., 2003b. Ensayo sobre la paleogeografía del Cuaternario de Cuba. *Memórias Resúmenes y Trabajos, V Congreso Cubano de Geología y Minería*, CD ROM, ISBN 959-7117-II-8., 74 p.
- Iturralde-Vinent, M.A. [presentado para publicación]. *Biogeographic implications of Caribbean Paleogeography: The origin and evolution of an inter-oceanic seaway*.
- Iturralde-Vinent, M.A. y MacPhee, R.D.E., 1996. Age and paleogeography of Dominican amber. *Science* 273: 1850-1852.
- Iturralde-Vinent, M.A. y MacPhee, R.D.E., 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238: 1-95.
- MacPhee, R.D.E., 1996. The Greater Antillean monkeys. *Revista de Ciencia* 18: 13-32.
- MacPhee, R.D.E., 1997. Vertebrate paleontology of Jamaican caves. In: Fincham, A., ed., *Jamaica Underground*, 2nd ed., pp. 47-56. *University of the West Indies Press, Kingston*.
- MacPhee, R.D.E., y Flemming, C., 1999. Requiem aeternum: The last five hundred years of mammalian species extinctions. In: MacPhee, R.D.E., ed., *Extinctions in Near*

- Time: Causes, Contexts, and Consequences, pp. 333-372. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- MacPhee, R.D.E., y Grimaldi, D.A., 1996. Mammal bones in Dominican amber. *Nature* 380 : 489-490.
- MacPhee, R.D.E., y Iturralde-Vinent, M.A., 1994. First Tertiary land mammal fossils from Greater Antilles : an Early Miocene sloth (*Xenarthra*, *Megalonychidae*) from Cuba. *American Museum Novitates* 3094: 1-13.
- MacPhee, R.D.E., y Iturralde-Vinent, M.A., 1995a. Earliest monkey from Greater Antilles. *Journal of Human Evolution* 28: 197-200.
- MacPhee, R.D.E., y Iturralde-Vinent, M.A., 1995b. Origin of the Greater Antilles land mammal fauna 1: New Tertiary land mammals from Cuba and Puerto Rico. *American Museum Novitates* 314: 1-31.
- MacPhee, R.D.E. and Iturralde-Vinent, M.A. 2000. A short history of Greater Antillean land mammals: Biogeography, paleogeography, radiation, and extinctions. *Tropics* 10(1): 145-154.
- MacPhee, R.D.E., and M.A. Iturralde-Vinent, E. S. Gaffney. 2003. Domo de Zaza, an early Miocene vertebrate locality in south-central Cuba: with notes on the tectonic evolution of Puerto Rico and the Mona Passage. *AMNH Novitates* No. 3394: 1-42.
- MacPhee, R.D.E., y Marx, P.A., 1997. The 40,000-year plague : humans, hyperdisease, and first-contact extinctions. In: Goodman, B.D., eds., *Natural Change and Human Impact in Madagascar*, pp. 169-217. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- MacPhee, R.D.E., Flemming, C., Domning, D., Portell, R. y Beatty, B., 1999. Eocene? Primate petrosal from Jamaica: morphology and biogeographical implications: *Journal of Vertebrate Paleontology* 19 (suppl. 3); 61A.
- MacPhee, R.D.E., Flemming, C., y Lunde, D.P., 1996. "Last occurrence" of the Antillean insectivore *Nesophontes*: New radiometric dates and their interpretation. *American Museum Novitates* 3264: 1-19.

- MacPhee, R.D.E., Singer, R., y Diamond, M. (2000). Late Cenozoic fossil mammals from Grenada, Lesser Antilles Island Arc. *American Museum Novitates*, 3302:1-20.
- MacPhee, R.D.E., White, J.L. y Woods, C.A. (2000). New Species of Megalonychidae (Phyllophaga, Xenarthra) from the Quaternary of Hispaniola. *American Museum Novitates*, 3003:1-32.
- McFarlane, D.A., Lundberg, J., Flemming, C., MacPhee, R.D.E y Lauritzen, S.-E, 1998. A second pre-Wisconsin locality for the extinct Jamaican rodent *Clidomys* (Rodentia: Heptaxodontinae). *Caribbean Journal of Science* 34 : 315-317.
- McFarlane, D.A, MacPhee, R.D.E. y Ford, D.C., 1998. Body size variability and a Sangamonian extinction model for *Amblyrhiza*, a West Indian megafaunal rodent. *Quaternary Research* 50 : 80-89.
- Molinari, R.L., Atwood, D.K., Duckett, C., Spillane, M., y Brooks, I., 1979. Surface currents in the Caribbean Sea as deduced from satellite tracked drifting buoys. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 1979 : 106-113.
- Morgan, G.S. y Woods, C.A., 1986. Extinction and the zoogeography of West Indian land mammals. *Biological Journal of the Linnean Society* 28 : 167-203.
- Page, R.D.M. y Lydeard, C., 1994. Towards a cladistic biogeography of the Caribbean. *Cladistics* 10: 21-41.
- Rosen, D.E., 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology* 24: 431-464.
- Rosen, D.E., 1985. Geological hierarchies and biogeographical congruence in the Caribbean. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 636-659.
- Tada, R., M. Iturralde-Vinent, T. Matsui, E. Tajika, T. Oji, K. Goto, Y. Nakano, H. Takayama, S. Yamamoto, K. Toyoda, D. García-Delgado, C. Díaz-Otero, R. Rojas Consuegra, 2003. K/T Boundary deposits in the Paleo-western Caribbean basin. *AAPG Mem. Chapter 26*. 23 p.
- White, J.L. y MacPhee, R.D.E. 2001. The sloths of the West Indies: a systematic and phylogenetic review. En: C.A. Woods y F.E. Sergile, eds., *Biogeography of the West Indies: Patterns and perspectives*, 201-235, CRC Press, Boca Raton.

Woods, C.A., 1989. The biogeography of West Indian rodents. In: Woods, C.A., ed.,  
Biogeography of the West Indies, pp. 741-749. Sandhill Crane Press, Gainesville.

Figura 1A

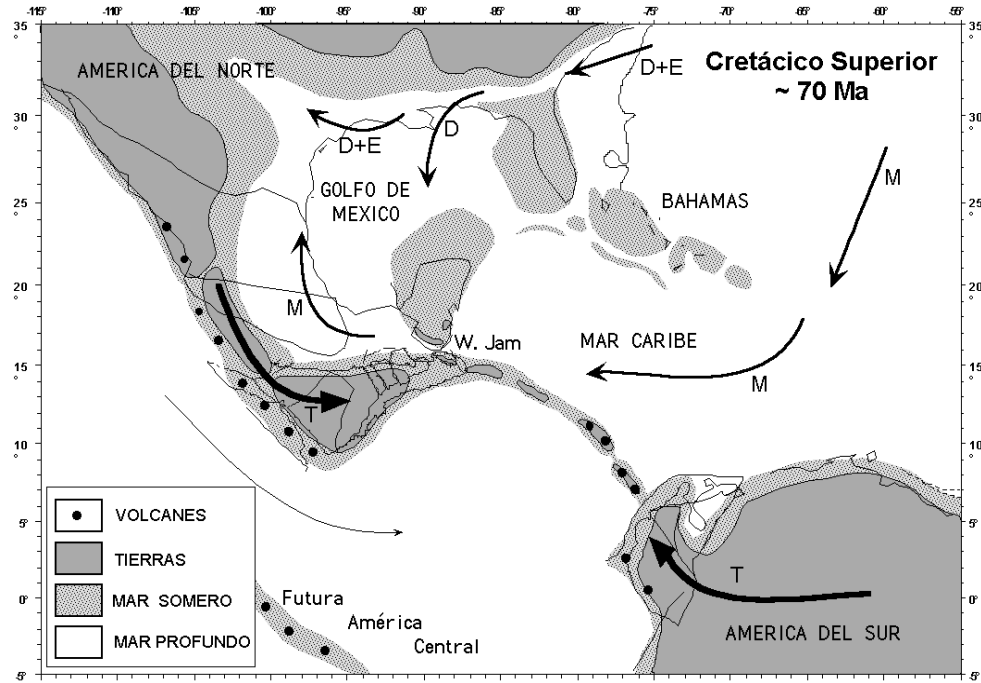


Figura 1B

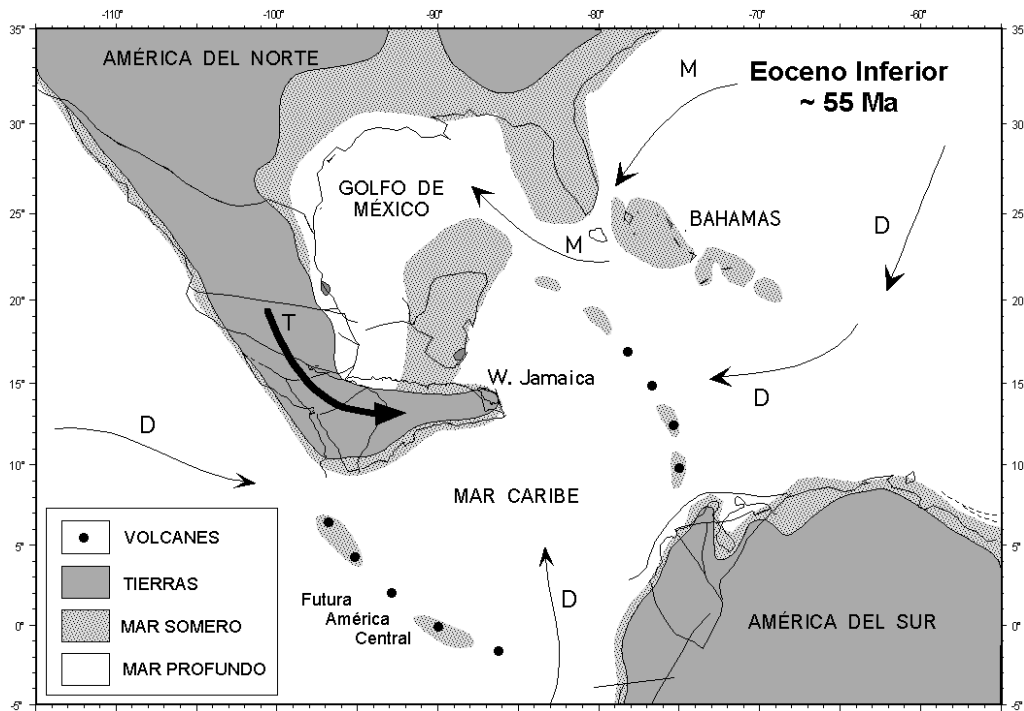


Figura 1C

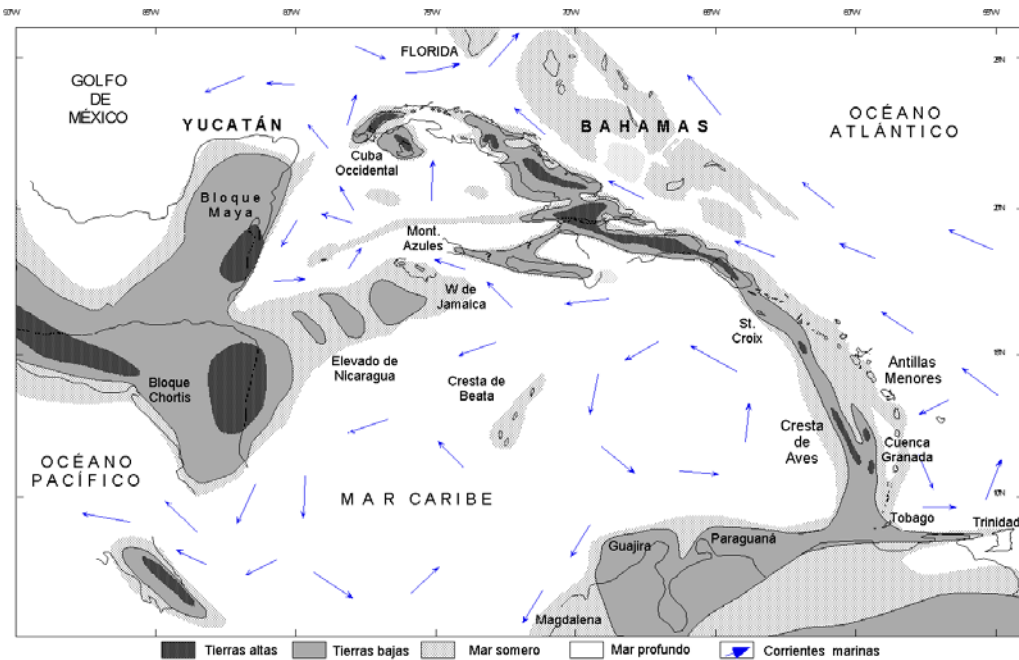


Figura 1. Paleogeografía del Caribe, sobre la base del modelo alóctono de tectónica de placas. A: *Cretácico Superior* (~70 Ma). Etapa de elevación máxima de los terrenos y posible formación de un puente terrestre entre los continentes. B: *Eoceno Inferior* (~55 Ma). Observe la posición de W. Jamaica como parte de América Central y “landspan” de América del Norte. Este terreno fue posteriormente hundido, desgajado de Centroamérica y trasladado a su lugar actual, donde emergió después del Mioceno Medio. C: Tránsito *Eoceno-Oligoceno* (33-35 Ma) según Iturralde-Vinent y MacPhee 1999. Observe la cresta emergida de GAARlandia tipo “landspan” de Sudamérica hasta Cuba Central, que permitió la migración de las biotas terrestres hacia los terrenos Antillanos. Dicha conexión desapareció hace 32-30 Ma. Las flechas gruesas sugieren la migración de las biotas terrestres (T- tetrápodos), y las saetas finas la migración de las biotas marinas (M-moluscos, D-decápodos, E-equinodermos).