

## Los Mamíferos Terrestres Fósiles de Cuba: Generalidades sobre su Biogeografía

Stephen Díaz-Franco  
Museo Nacional de Historia Natural

*"...the history of mammals in the West Indies has been characterized by a dynamic process in which islands have changed relative position, size, and topographical features, and climate has fluctuated dramatically and cyclically, [...] These changes have played a major role in the process of evolution and speciation that resulted in the remarkable diversity now known to exist within the mammalian orders that were able to establish themselves on the islands of the West Indies."*

—Woods (1990:645)

### Introducción

Al margen de las antiguas observaciones sobre el origen de la fauna de mamíferos de Cuba (Torre, 1910, 1916, 1917); actualmente no caben dudas de su lejano origen continental (Silva, 1979; Morgan y Woods, 1986; Woods, 1989b; Horovitz y MacPhee, 1999; Whidden y Asher, 2001; White y MacPhee, 2001). Desde hace ya mucho tiempo puede afirmarse con toda seguridad, que hace aproximadamente 1 Ma el archipiélago cubano albergó toda una fauna mucho más rica que la actual, compuesta de variados animales hoy extintos que aparecen en innumerables yacimientos paleontológicos. A diferencia de otros grupos de vertebrados, las categorías taxonómicas superiores no abundan particularmente en los mamíferos, pero sí la diversidad en especies. Cinco órdenes se encuentran representados en el registro paleontológico de los mamíferos terrestres de Cuba (incluidos a los efectos de este trabajo los voladores, y exceptuando mamíferos marinos): Pilosa (perezosos); Primates (monos); Soricomorpha (insectívoros); Rodentia (roedores); y Chiroptera (murciélagos).

Cuando todavía se debate en la literatura no solamente las causas en sí mismo, sino también sus posibles efectos sobre la extinción, nuestros mamíferos vivientes se muestran como un grupo depauperado; con un mayor número de especies a finales del Pleistoceno y principios del Holoceno que en la fauna viviente. El 100% de las pérdidas domina a nivel ordinal en grupos como Pilosa y Primates; mientras que Soricomorpha, Rodentia y Chiroptera poseen representantes vivientes. Su registro fósil está aún muy limitado al Cuaternario.

La carencia de un registro fósil con una aceptable distribución temporal ha preocupado a muchos, y ha limitado por mucho tiempo el estudio del poblamiento antillano. Sin embargo, los últimos hallazgos realizados en algunas islas han contribuido sustancialmente al conocimiento sobre importantes aspectos relacionados con el poblamiento, y la evolución de su biota (MacPhee e Iturralde-Vinent, 1994; 1995; 2000; MacPhee *et al.*, 2003). El registro fósil de la clase Mammalia se ha extendido significativamente en

Cuba hasta el Neogeno, y en las Antillas hasta finales del Paleogeno (MacPhee *et al.*, 2003).

Según Woods (2001), y sin lugar a dudas, la biogeografía de las Indias Occidentales ha experimentado cambios muy rápidamente, debido al progresivo incremento del número de importantes contribuciones de diferentes disciplinas científicas (ej. Paleontología) y en temas como taxonomía, paleoclima, paleogeografía, evolución, extinción, conservación, entre muchos otros (ver Woods, 1989a; Woods y Sergile, 2001).

El presente trabajo pretende reunir y valorar de forma muy sintética algunos aspectos de mucho debate e importancia actual, relacionados con nuestra fauna de mamíferos terrestres fósiles. Se han incluido varios temas en el siguiente orden y con los siguientes títulos: Generalidades biogeográficas; Particularidades de la historia paleogeográfica del archipiélago cubano e irradiación de los mamíferos terrestres; Extinción; y Consideraciones generales sobre el registro fósil.

La visión de los biogeógrafos sobre las afinidades faunales entre las islas que conforman la región del Caribe, ha generado diferentes arreglos en cuanto al número de islas que componen las subdivisiones reconocidas dentro del neotrópico; por lo tanto, ha devenido en una práctica común y útil la definición y uso de algunos términos en la gran mayoría de los trabajos sobre biogeografía relativos al área. De acuerdo con esto, en este trabajo se sigue la definición de Indias Occidentales (West Indies) según la clasificación de Hershkovitz (1958), Morgan y Woods (1986), y Morgan (2001). Los términos como Indias Occidentales, Antillas y derivados, deben ser considerados sinónimos.

### **Generalidades biogeográficas.**

*"Aunque es prematuro, dice el Dr. Glover M. Allen, teorizar acerca de la significación de los Mamíferos fósiles recientemente descubiertos en Cuba, Santo Domingo y Puerto Rico, es claro que los hechos adicionales de distribución de la fauna tienden a confirmar la evidencia de una continuidad anterior de **las masas terrestres de las Antillas Mayores**. ... Estos y otros casos, ... hacen admitir más bien un método estable de distribución, que hechos accidentales; y la más fácil explicación **parece ser que** las masas terrestres Antillanas fueron anteriormente de mayor extensión y que las diferentes islas que ahora las representan **estuvieron en un tiempo unidas**."*

—Torre (1917:249, negritas añadidas)

En el contexto paleogeográfico de las Antillas, las posibilidades más tempranas de poblamiento parecen estar enmarcadas en el período correspondiente a la transición Eoceno-Oligoceno, si se considera la existencia de áreas continuamente emergidas y potencialmente disponibles para una colonización por vertebrados terrestres, por más de 40 Ma (MacPhee e Iturralde-Vinent, 1994; MacPhee e Iturralde-Vinent, 2000).

Particularmente crítico con respecto a este tema (ver propuestas preliminares en Woods, 1989b, 1990 para Rodentia) es el reconocimiento efectivo de tierras emergidas para esa edad, que debieron "conectar" las

Antillas Mayores (Cuba, Española, Puerto Rico), islas Vírgenes, parte de las Antillas menores venezolanas y la Cresta de Aves (GAARlandia, Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999), con la región Norteoccidental de Sur América. En teoría, de alguna forma esta extensión emergida pudo haber propiciado durante el período mencionado el arribo de inmigrantes de origen continental; aunque el registro fósil de mamíferos terrestres correspondiente a este lapso temporal es todavía muy escaso (ver MacPhee *et al.*, 2003: Tabla 1). Sin embargo, MacPhee e Iturralde-Vinent (1994; 2000) han asumido que los ancestros (en su gran mayoría suramericanos) de todos los mamíferos terrestres antillanos del Cuaternario, debieron estar emplazados en la región del Caribe a mediados del Terciario.

El modo en que pudo haber ocurrido la formación faunal de las Antillas ha generado variadas hipótesis y grandes debates (Matthew, 1918; Darlington, 1938; Rosen, 1975; Woods, 1989b; Hedges *et al.*, 1992, 1994; Hedges, 1996a, 1996b; Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999). A diferencia de otros investigadores que consideran un número reducido de mecanismos (reconocidos a menudo como alternativas estrictas y mutuamente exclusivas) para explicar el origen de la fauna de vertebrados terrestres, Iturralde-Vinent y MacPhee (1999) asumen una posición mucho más flexible y dinámica, considerando que algunos o quizás todos los mecanismos propuestos pudieran estar involucrados en la formación faunal antillana. De hecho proponen una combinación, en la que la dispersión (a través de una expansión de tierra) precede a la vicarianza (MacPhee e Iturralde-Vinent, 1994, 1995; Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999).

La Española ha sido considerada un importante centro de diversificación de varios grupos de mamíferos en la región de las Antillas (Morgan y Woods, 1986; Woods, 1989b); y tanto su cercanía como su relación espacial histórica con el archipiélago cubano apoyan el fenómeno de las grandes similitudes en la composición taxonómica entre ambos. Sobre esta base es que preferentemente se ha invocado por algunos autores la vicarianza isla-isla, que eventos aleatorios de dispersión sobre el agua para explicarlo (White y MacPhee, 2001). Reconocer el modelo de la vicarianza isla-isla (en el sentido de MacPhee y Wyss, 1990) como alternativa más plausible para explicar las afinidades taxonómicas entre Cuba y el resto de las islas (ver MacPhee e Iturralde-Vinent, 1995), también sugiere que quizás pudo ser esta una vía importante para adquirir gran parte de nuestra fauna de mamíferos terrestres (roedores caprómidos, primates pitecinos, insectívoros, y perezosos), con una subsecuente irradiación de los grupos en cada isla posterior al "desmembramiento tectónico" de GAARlandia (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999).

Algunos resultados científicos han permitido identificar ciertas rutas de migración o patrones de colonización en dirección occidental para algunos mamíferos terrestres (ej. Rodentia: Woods, 1989b), donde la posición geográfica de Cuba debió haber facilitado el poblamiento de otras áreas como Bahamas, Jamaica, islas Caimán, y Little Swan. Este fenómeno de "dispersión" desde Cuba hacia otras islas, también se ha hecho válido para otros grupos (Morgan, 1994). El orden Pilosa, hasta el momento más antiguo en las Antillas (Oligoceno temprano de Puerto Rico, MacPhee e Iturralde-Vinent, 1995) que el resto de los órdenes mencionados, aparentemente no llegó más allá de Cuba

en su distribución geográfica. Los Primates del Cuaternario constituyen todavía un grupo muy enigmático, sobre todo cuando se trata de contrastar hipótesis filogenéticas y paleogeográficas para explicar problemas de poblamiento. Los representantes de este orden *Paralouatta varonai* (Cuba), *Xenothrix mcgregory* (Jamaica), y *Antillothrix bernensis* (Española) parecen conformar un grupo monofilético, y según MacPhee e Iturralde-Vinent, (2000) la presencia de *X. mcgregory* en Jamaica no armoniza con la hipótesis de GAARlandia.

Aún no tenemos precisión alguna sobre el momento de arribo inicial de los ancestros de la fauna de mamíferos terrestres a nuestro territorio. Aunque no existan tetrápodos fósiles del Eoceno tardío en Cuba, nuestro archipiélago al igual que el resto de las Antillas Mayores, y exceptuando Jamaica por su historia geológica, podría haber comenzado a asimilar algún elemento faunal desde esa edad. Inclusive, según Iturralde-Vinent (1982), las evidencias geológicas examinadas no niegan la posibilidad de un poblamiento temprano anterior al Eoceno Superior, puesto que existen testigos de ambientes terrestres como cortezas de intemperismo, sedimentos de tipo deltaico o aluvial, y restos vegetales. Sin embargo, las probabilidades de subsistencia de algún biótomo dentro de los límites del territorio actual han sido negadas en repetidas oportunidades, al considerarse que en las secuencias estratigráficas anteriores al Eoceno Superior dominan los sedimentos de origen marino, por lo que las localidades donde hubo tierras emergidas con cierta persistencia, están bajo el mar Caribe (Iturralde-Vinent, 1982; Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999; MacPhee e Iturralde-Vinent, 2000).

### **Particularidades de la historia paleogeográfica del archipiélago cubano e irradiación de los mamíferos terrestres.**

La historia paleogeográfica de Cuba debió haber condicionado, incuestionablemente, la evolución de los diferentes grupos de mamíferos terrestres. Aunque de forma extremadamente simplificada, desde el Eoceno al Pleistoceno, parte de la evolución del territorio cubano ha incluido la emersión, sumergimiento, y conexión de cierto número de áreas en forma de grandes y pequeñas islas durante varios períodos de tiempo. La existencia de estos grupos de islas en forma de archipiélagos regionalmente localizados, y la dinámica que en ellos se expresa en un lapso temporal tan extenso (últimos 40 Ma), tuvo que tener, inevitablemente, un impacto en la biota establecida. Por citar solo un ejemplo, entre el Eoceno Superior y el Reciente se reconocen las transgresiones del Eoceno Superior Tardío, Mioceno Inferior a Medio, y Plioceno-Pleistoceno, que debieron reducir drásticamente las áreas emergidas; que posteriormente se vieron ampliadas con las regresiones del Eoceno Superior Temprano, Oligoceno Tardío, Mioceno Medio a Superior, y Cuaternario (para más detalle sobre el tema ver Iturralde-Vinent, 1982; 2003).

Recientemente Iturralde-Vinent (2003) confeccionó varios mapas paleogeográficos representativos del Plioceno-Pleistoceno inferior (3.0 y 2.0 Ma), Pleistoceno Superior (130-120 ka), y Pleistoceno Superior Tardío (25-20 ka). En ellos el autor ilustró las principales modificaciones sufridas por nuestro territorio, caracterizadas por una máxima elevación de las tierras emergidas (Plioceno-Pleistoceno inferior); una máxima inundación (Pleistoceno Superior);

y una nueva etapa de máxima exposición de terreno (Pleistoceno Superior Tardío).

Bajo estas condiciones tan cambiantes de la geografía, de alteraciones de clima y ecosistemas tuvo que evolucionar nuestra biota. Evolución determinada por todo un grupo de periódicas disyunciones y conexiones de áreas, aislamiento geográfico de poblaciones; reducción e incremento de la diversidad de hábitat disponibles; extirpación y extinción de grupos completos hasta nivel ordinal, entre otros factores; que finalmente, condicionaron la distribución geográfica actual, y composición taxonómica final.

La correlación adecuada de todos estos procesos, tanto geológicos como biológicos, para tratar de entender el fenómeno de diversificación en nuestras condiciones es de una importancia crucial. Se han hecho algunas referencias anteriores al respecto (Iturralde-Vinent, 1982, 2003), que recogen de forma sintética el efecto de la interacción entre cambios climático-geográficos y procesos de especiación-extinción. En este sentido Iturralde-Vinent (2003: p.65, Fig.4; y p. 68, Fig.6) correlaciona los periódicos eventos de máxima exposición de terrenos emergidos con probables momentos favorables para la especiación. En realidad, etapas como estas, como correctamente reconoce el autor, habrían servido para que la fauna migrara "internamente" y ampliara su distribución geográfica hacia otras regiones; pero no para favorecer estrictamente el incremento de la diversidad, sino también para que las diferencias surgidas entre poblaciones previamente homogéneas y posteriormente aisladas geográficamente, se atenuaran con el reinicio del intercambio genético. Colateralmente, el incremento progresivo de las áreas por cambios eustáticos y/o tectonismo pudo favorecer alguna diferenciación en nuestra fauna de mamíferos por el surgimiento de nuevos hábitat, nichos disponibles, así como disminuir la severidad competitiva inter-intra específica debido a las reducciones de área.

Contrario a todo lo anteriormente expuesto, los eventos de máxima inundación traerían aparejado reducciones de áreas y hábitat disponibles en grado variable hasta su desaparición total, con la consiguiente extinción de grupos de especies (Iturralde-Vinent, 2003). Del mismo modo, y según el tiempo de aislamiento entre las áreas, estas mismas inundaciones también favorecerían en algún grado los procesos de diferenciación genética entre poblaciones debido al surgimiento de barreras geográficas.

Woods (1990) reconoció para La Española, que estos mismos factores llegaron a generar formas extremas e intermedias (cuando las poblaciones vuelven al contacto) en las tallas de algunos roedores; por lo que especies inicialmente descritas como formas distintas constituyen hoy una sola especie. Un fenómeno similar se observó en algunos mamíferos del Cuaternario de Cuba en cuanto a formas extremas, pero que finalmente han sido puestos en sinonimia (White y MacPhee, 2001).

El fenómeno de irradiación que han manifestado algunos grupos de mamíferos en nuestro contexto se ha reconocido como explosivo (Woods, 1990), si consideramos el elevado número de taxones descritos. En comparación con otras islas antillanas, Cuba posee prácticamente la mayor riqueza en el registro de especies vivientes y extintas. Las causas de semejante imagen de diversidad a niveles taxonómicos inferiores, se han visto fundamentadas básicamente en la compleja historia paleogeográfica de nuestro

archipiélago en comparación con otras áreas de la región antillana. Woods (1990) al analizar el orden Rodentia en Cuba consideró que el alto número de pequeñas islas o cayos que forman parte de nuestro archipiélago, pudieron haber propiciado el aislamiento reproductivo de poblaciones por tiempo muy prolongado, y generar una especiación alopátrica. Colateralmente, tales áreas al encontrarse alejadas de la isla principal y relativamente aisladas del impacto humano debieron favorecer inclusive la conservación de las especies.

La biogeografía de la fauna de las Indias Occidentales es obviamente dependiente, en gran parte, de la historia geológica de las islas (Morgan y Woods, 1986). Independientemente de que Cuba, Española y Puerto Rico hayan estado conectadas en un momento importante de su historia paleogeográfica —propiciándose de alguna forma el compartimento inicial de un acervo de fauna común— la desigual diversidad a varios niveles taxonómicos ilustra un patrón heterogéneo de evolución en cada isla. La Española, a diferencia de Cuba con respecto al orden Rodentia, manifiesta una alta proliferación de familias y géneros y una modesta irradiación a nivel específico. Woods (1990) consideró que estas diferencias pudieran tener una explicación en el papel que pudieron haber jugado como refugio las zonas montañosas durante los ascensos del nivel del mar; la ausencia de una "completa vicarianza" durante los ciclos climáticos del Pleistoceno, con un menor efecto en el grado de las distinciones a nivel de especie; y la carencia de significativos archipiélagos.

Tampoco puede descartarse que las diferencias observadas en la composición de algunos grupos de mamíferos entre islas como Cuba, Española y Puerto Rico, pudieran atribuirse a lo limitado del registro paleontológico, y a cuestiones de índole taxonómica por dilucidar para algunos grupos (ver White y MacPhee, 2001). Dos ejemplos bastan para ilustrar lo anteriormente planteado: primero, hasta 1995 Cuba compartía con la Española una sola subfamilia de roedores (Heteropsomyinae), y era desconocida la subfamilia Isolobodontinae, si consideramos su ausencia en el Cuaternario (MacPhee e Iturralde-Vinent, 1995). Evidentemente, el "mejoramiento" del registro fósil ha tendido a reducir paulatinamente las diferencias observadas a niveles superiores entre las islas. La falta de correspondencia faunal entre estas —considerada aparente la ausencia de heptaxodóntidos en Cuba, de monos platirrínos, y de cubanocninos y megalocninos en Puerto Rico— se ha visto justificada precisamente en este mismo argumento (MacPhee e Iturralde-Vinent, 1994; MacPhee *et al.*, 2000, 2003). Segundo, los últimos trabajos que han incluido revisiones del estatus taxonómico y relaciones entre táxones del orden Pilosa en varias islas (MacPhee *et al.*, 2000; White y MacPhee, 2001), han permitido obtener una visión mucho más clara y homogénea sobre la distribución geográfica e irradiación del grupo en las Antillas. Actualmente, las diferencias entre este trío de islas para el orden Pilosa no rebasan fundamentalmente el nivel específico.

## **Extinción.**

*"Extinction is as much a part of the total pattern of life on this planet as is evolution. Indeed, without the winnowing effect of extinction, the*

*production of new species by evolutionary forces would have long since led to biotic disaster by overburdening the world's available habitats."*

—MacPhee y Marx (1997:169)

Prácticamente todas las islas de la región antillana fueron afectadas por la extinción, y las pérdidas —según han quedado reflejadas en el registro fósil— parecen ser cuantiosas para algunas islas en cuanto a mamíferos (Morgan y Woods, 1986; Woods, 1989b; Woods, 1990; MacPhee y Flemming, 1999). Aunque existe un considerable desacuerdo en cuanto a las causas que pudieron haber provocado las extinciones durante el Cuaternario (MacPhee y Marx, 1997), muchos autores coinciden en que pudieran identificarse causas tanto naturales (cambios climáticos) como antrópicas (Pregill y Olson, 1981; Steadman *et al.*, 1984; Olson, 1982).

En relación con el contexto geográfico que se ha estado analizando, existen aún diversos criterios con muy poco consenso en cuanto a correlaciones, momentos, y causas de extinción (MacPhee, 1997a). Morgan y Woods (1986) consideraron que las extinciones masivas durante el Pleistoceno tardío y el Holoceno alteraron drásticamente la fauna de mamíferos (especialmente no voladores) de las Indias Occidentales; y que probablemente una segunda y probable más extensiva oleada de extinciones tuvieron lugar durante el Holoceno medio (entre 4 500 años y el presente), después del arribo del hombre. Al mismo tiempo Morgan y Woods (1986), y Woods (1990) manifiestan cierta incertidumbre al sospechar que muchas de estas especies que parecen haberse extinguido durante el Pleistoceno tardío pudieron haber sobrevivido en el Holoceno; pero la deficiente calidad del registro fósil (ausencia en depósitos amerindios y postcolombinos) y de suficientes fechados radiocarbónicos, les impide arribar a conclusiones más precisas.

MacPhee (1997a) planteó no tener respuesta alguna ante la interrogante del papel antrópico en la extinción antillana; considerando que los indios parecen no haber introducido vertebrados exóticos que pudieran haber causado directamente amplias extinciones entre la fauna nativa; y que la actividad de caza de estas culturas fue de bajo impacto ambiental o de poca importancia. Valora entonces la variante del efecto de enfermedades exóticas (ver MacPhee y Marx, 1997).

MacPhee *et al.* (1999) propusieron, aunque para el Holoceno, una hipótesis de dos fases de extinción en las Antillas, donde un episodio debió ocurrir durante el Holoceno medio y que debió afectar preferentemente animales de gran talla (perezosos, algunas especies de roedores y primates platirrinos), y otro más reciente (alrededor de 1 500 años) relacionado necesariamente a animales más pequeños (microfaunal). También, sorpresivamente, reconocen la posibilidad de no haber ocurrido extinción alguna en las Antillas a finales del Pleistoceno, basado en un amplio estudio de la evidencia.

Posteriormente, MacPhee e Iturralde-Vinent (2000:150) reconocieron que aunque existe muy poca documentación sobre extinciones anteriores al Cuaternario tardío en las Antillas, sí debieron haber ocurrido pérdidas y en forma sustancial. Ejemplos de extinciones prehumanas (anteriores al arribo de amerindios en las Antillas: 7 ka) y por lo tanto no relacionadas a factores antrópicos, son los de *Amblyrhiza inundata* de Aguilla y St. Martin (McFarlane

et al., 1998), y *Clidomys osborni* y *C. parvus* de Jamaica (Morgan y Woods, 1986).

Independientemente de que los sitios arqueológicos constituyan para nuestros análisis un importante marco temporal de referencia para el Holoceno ( $\leq 7$  ka hasta el presente), el incremento de los fechados radiocarbónicos ha permitido obtener un panorama cada vez más preciso sobre el probable momento de extinción de algunos grupos de mamíferos cubanos; sobre todo si advertimos que se han dilatado al Holoceno, los límites de supervivencia de fauna que históricamente fue considerada propia o extinta durante el Pleistoceno. Los únicos fechados radiocarbónicos disponibles en nuestro registro paleontológicos son los siguientes: (*Megalocnus rodens*,  $6\ 330 \pm 50$  años: corregido según MacPhee y Flemming [1999]; Pilosa indet., 5 ka y 9 ka: Iturralde-Vinent [2003]; *Nesophontes micrus*, 1 295-1 430 y 1 040-1 275 años: MacPhee et al. [1999]). Estos nuevos datos también demuestran, de alguna forma, que muchas de las edades inferidas por asociación estratigráfica u otros argumentos para muchas especies extintas de Cuba, pudieran no ser reales (Díaz-Franco, en prensa).

Algunos trabajos recientes han abordado de forma general el tema de la extinción de mamíferos terrestres en los últimos 1500 años; y han realizado numerosas observaciones con referencia a las Antillas y particularmente sobre Cuba (MacPhee y Marx, 1997; MacPhee y Flemming, 1999). De todo el registro fósil de nuestros mamíferos terrestres, MacPhee y Marx (1997) incluyeron ocho especies en sus análisis, y solo dos (*Boromys offella* y *N. micrus*) reunían todos los atributos para ser reconocida entre las extinciones resueltas, y sin mucha ambigüedad entre las extintas con fechado de extinción efectiva (EED) menor de 1 500 años (para el significado de los términos consultar MacPhee y Flemming, 1999). El resto de las especies como *Boromys torrei*, *Geocapromys columbianus*; *Solenodon arredondo*, *Nesophontes longirostris*, *N. submicrus*, *N. superstes*, y *N. major* fueron incluidas entre las extinciones no resueltas por poseer una fecha dudosa de desaparición —para los objetivos del trabajo posterior a 1 500 años— o un estatus taxonómico incierto. Posteriormente, MacPhee y Flemming (1999) en un análisis similar incluyen a *G. columbianus* y *N. micrus* dentro del listado de las extinciones resueltas, y a *Nesophontes longirostris*; *N. major*; *N. submicrus*; *N. superstes*; *Boromys offella*; y *B. torrei* dentro de las no resueltas.

La magnitud de las pérdidas expresadas en por ciento para tres de los cinco órdenes de mamíferos terrestres fósiles del Cuaternario de Cuba es ilustrada en la Tabla 1. Como también ocurrió en otras islas antillanas los diferentes grupos de mamíferos terrestres cubanos sufrieron una extinción diferencial, en la que órdenes y familias desaparecieron por completo de nuestro territorio, y algunos grupos aún persisten.

Tabla 1. Magnitud de la extinción en algunos grupos de mamíferos terrestres del archipiélago cubano.

<b>Orden</b>	Pilosa	Primates	Chiroptera <sup>a</sup>
<b>Familia</b>	100%	100%	— <sup>b</sup>
<b>Subfamilia</b>	100%	100%	16.7%
<b>Género</b>	100%	100%	8.7%

<b>Especie</b>	100%	100%	25.7%
	<sup>a</sup> Cálculos obtenidos a partir de datos de Morgan (2001); <sup>b</sup> no reconocida		

Aunque básicamente todos los grupos de mamíferos cubanos están siendo objeto de estudios generales y de revisiones (Condis, 2001; Díaz-Franco, 2001a, 2001b; White y MacPhee, 2001; Woods *et al.*, 2001; Díaz-Franco, 2002; Silva *et al.*, in prep.), aún es deficiente la calidad de la información para este tipo de análisis (ver más abajo). Considerando la imposibilidad de analizar con objetividad todos los grupos de mamíferos y con el mismo nivel de resolución, el autor prefirió excluir de la Tabla 1 los representantes de los órdenes Rodentia y Soricomorpha. A continuación se abordarán algunas cuestiones con respecto a la extinción de todos estos grupos en general.

#### *Rodentia*

Con respecto a los roedores no existen dudas de la extinción de algunos de sus representantes durante el Holoceno, debido a que existe una verdadera correlación temporal entre el registro arqueológico precolombino y el momento de extinción de algunas especies. Además, su utilización por las comunidades aborígenes como parte de su dieta ha sido ampliamente documentada en la literatura.

Guarch (1984) consideró que algunos táxones como *Geocapromys columbianus*, *G. pleistocenicus*, *Boromys offella*, y *B. torrei*, pudieron haber sobrevivido por algún tiempo después de la ocupación europea en la isla. Según el autor, los restos de estas especies extintas provienen de estratos no alterados (dos fogones) de los que se obtuvo un fechado radiocarbónico de  $590 \pm 100$  AP. *Capromys pilorides*, *Geocapromys columbianus*, *Boromys offella*, y *B. torrei*, se mencionan como extremadamente abundantes en sitios amerindios (Córdova y Arredondo, 1988; Castellanos y Pino, 1988); y *Geocapromys columbianus* ha sido identificada de casi todos los depósitos arqueológicos precolombinos. *Geocapromys pleistocenicus* (siempre asociada a formas extintas en la isla) fue extremadamente abundante en el depósito arqueológico "El Mango", Granma (Córdova y Arredondo, 1988).

El examen de material de roedores fósiles cubanos indica que todos los tamaños y pesos fueron afectados por la extinción. Los heteropsóminos estuvieron entre los roedores cubanos más pequeños; y los capróminos, con un rango más amplio de tamaño y peso, poseen representantes fósiles en todo su espectro. La subfamilia Isolobodontinae (Fm. Lagunitas, Mioceno temprano, MacPhee e Iturralde-Vinent, 1995) no ha sido registrada en depósitos fosilíferos recientes, por lo que representa hasta el momento el único caso de extinción precuaternaria del orden. El resto de las subfamilias de mamíferos manifiesta la distribución de sus extinciones durante el Pleistoceno (necesitadas de mayor documentación) y el Holoceno.

#### *Pilosa*

Todos los representantes de este grupo de mamíferos se hayan extintos a nivel antillano (Tabla. 1). La mayor parte de los miembros de este orden poseen una distribución cronológica limitada al Cuaternario; solo *Imagocnus zaza* (Megalonychidae *incertae sedis* según White y MacPhee, 2001) ha sido

registrado del Neogeno en sedimentos de la formación Lagunitas, Mioceno temprano, según MacPhee e Iturralde-Vinent (1995). Excepto *I. zaza* (edad obtenida según el contexto) y *M. rodens*, el resto de los integrantes del orden carecen de un fechado efectivo sobre el cual basar su distribución temporal con mayor precisión durante el Cuaternario. Por lo tanto, todavía no disponemos de datos concretos sobre cuando estos mamíferos pudieron verdaderamente haberse extinguido.

Las causas relacionadas con la extinción de los megaloníquidos han estado básicamente fundamentadas en los cambios climáticos ocurridos durante el Pleistoceno (Arredondo, 1960, 1961; Mayo, 1980; Woloszyn y Mayo, 1974); aunque también se han propuesto otras entre las que se incluye el posible impacto humano sobre sus poblaciones (Mayo, 1980; Rodríguez *et al.*, 1984; Arredondo en Pradas, 1998; Arredondo, 1999). Esta última hipótesis ha suscitado algunas controversias en la literatura científica, pero el análisis riguroso de las evidencias no favorece convincentemente el que se reconozca al hombre como factor secundario o determinante en la extinción del grupo o de alguno de sus miembros (Díaz-Franco, en prensa).

No se descarta que nuevos hallazgos y fechados radiocarbónicos pudieran incrementar —y de hecho confirmar— las posibilidades de este discutido contacto espacio-temporal, pero es evidente que existe un problema en la forma de documentar y evaluar el fenómeno de la interacción (megafauna-hombre) en Cuba. Esto ha condicionado que otros investigadores también desestimen las evidencias presentadas (Morgan y Woods, 1986; MacPhee e Iturralde-Vinent, 2000), hasta el punto de considerar que existe una ausencia de evidencia de explotación de la megafauna en Cuba, y que esto pudiera explicarse mejor, asumiendo su desaparición al comienzo o inmediatamente después de la ocupación humana (MacPhee *et al.*, 1999).

#### *Soricomorpha*

Los insectívoros al igual que otros mamíferos cubanos fueron muy afectados por la extinción, al punto de prescindir en la actualidad de toda una familia (Nesophontidae), y del 50% de los representantes de la familia Solenodontidae. La presencia de restos de *Solenodon* y *Nesophontes* en numerosos sitios arqueológicos de Cuba, ha sido interpretada como una evidencia directa de su uso como parte de la dieta aborigen (Arredondo, 1951, 1970; Torres y Rivero, 1970). También existen algunos reportes que sugieren una extinción más tardía (ej. postcolombina) para algunas especies, al aparecer asociadas a especies introducidas (Koopman y Ruibal, 1955; Arredondo en Acevedo *et al.*, 1972; Fischer, 1977). De acuerdo con Morgan y Woods (1986) a pesar de que todas las especies de *Nesophontes* parecen haber sobrevivido la extinción del Pleistoceno, la predación por, o la competición con *Rattus*, indudablemente resultó en su extinción final a través de las Antillas Mayores.

La "calidad" de las asociaciones entre las especies extintas cubanas de insectívoros e introducidas (*Rattus*) fue cuestionada por MacPhee *et al.* (1999), al mismo tiempo que reconocen no haber hallado evidencia alguna que demuestre la extinción de *Nesophontes* por la predación por, o competición con ratas o especies exóticas introducidas. Recientes fechados radiocarbónicos de material de *Nesophontes micrus* extienden con más fundamento las

probabilidades de su existencia en el archipiélago hasta el Holoceno precolombino (MacPhee *et al.*, 1999).

No existen reportes de *Solenodon arredondi* en sitios amerindios o postcolombinos (menor de 7 ka), y de acuerdo con la fauna asociada en los depósitos se asumió una edad Pleistoceno tardío-Holoceno temprano. Morgan y Ottenwalder (1993) valoraron que las causas de extinción de esta especie son aún desconocidas, y a pesar de reconocer su ausencia en el registro arqueológico se inclinan a considerar el factor antrópico entre los candidatos más probables, en la forma de destrucción de hábitat y predación por perros introducidos por los amerindios.

### *Primates*

El registro fósil de Primates de Cuba, aunque reducido, es el más amplio y con evidencias de mayor antigüedad en las Antillas: *Paralouatta varonai*, Rivero y Arredondo, 1991, procedente de la Cueva del Mono Fósil, Pinar del Río, y adjudicado al Cuaternario tardío (Jaimez *et al.*, 1992); y *Paralouatta marianae* MacPhee, Iturralde-Vinent y Gaffney, 2003, del Domo de Zaza, Sancti Spíritus; el único platirrino del Neógeno en las Antillas (MacPhee e Iturralde-Vinent, 1995). De Jamaica existe un reporte de mamífero no identificado de mayor antigüedad, referido dudosamente al orden Primates; Eoceno medio, Guys' Hill Fm., St. James (MacPhee *et al.*, 2000; 2003).

Con respecto a la distribución cronológica, la asignación del astrágalo de Zaza al género *Paralouatta* imprime al género un considerable lapso temporal de casi 17-18 Ma (MacPhee *et al.*, 2003), aunque en reiteradas ocasiones se ha puesto en duda la edad "Cuaternario tardío" del táxon congénico; por lo que se ha sugerido que pudiera ser significativamente más antiguo (MacPhee e Iturralde-Vinent, 1995; Horovitz y MacPhee, 1999; MacPhee *et al.*, 2003).

Desconsiderando los aspectos taxonómicos y afinidades biogeográficas, los primates Antillanos constituyen uno de los grupos de mamíferos menos conocidos. Todavía es imposible contar con un estimado más preciso sobre el momento de extinción para los primates cubanos, sobre todo si valoramos que sus restos fósiles han sido reportados de un número muy reducido de localidades y que no existen evidencias en sedimentos claramente asignables al Holoceno; como es el caso de *Xenothrix mcgregory* asociado a *Rattus* en Jamaica (MacPhee, 1997b; MacPhee y Flemming, 1997). De ser correcta la asignación genérica propuesta por MacPhee *et al.* (2003) sobre el espécimen de Zaza, en última instancia lo que se ha logrado es incrementar la edad, no reducirla, y ampliar la distribución geográfica del género al centro de Cuba.

Con respecto a la extinción, Rivero y Arredondo (1991:10-11) plantearon que pudiera asumirse como el resultado de agentes antropogénicos, pero que resultaba enigmático la ausencia de restos de estos mamíferos en los sitios arqueológicos. Hasta el momento tampoco se han reportado restos de primates en el registro arqueológico cubano (aprox. 7 ka-presente), y en un plano puramente especulativo es probable que su ausencia sea una evidencia de una extinción muy temprana. Las particularidades de la asociación fósil de Cueva Alta y del Mono Fósil, poco valorada en un inicio (Jaimez *et al.*, 1992: Tabla 1.), más la ubicación del depósito y el que no se hayan reconocido miembros del orden entre los cientos de depósitos reportados del Cuaternario de Cuba,

ha sugerido una antigüedad aún mayor para la fauna de ambas localidades (MacPhee e Iturralde-Vinent, 1995).

### *Chiroptera*

Del total de mamíferos terrestres de la región antillana los murciélagos constituyen, al parecer, el grupo menos afectado. De las aproximadamente 76 especies de mamíferos terrestres registrados en las Indias Occidentales, 67 especies (88 %) se ha extinguido desde el Pleistoceno tardío, mientras que solo 6 de las 57 especies reconocidas de murciélagos (11 %) se ha extinguido en el mismo intervalo de tiempo (Morgan y Woods, 1986; Morgan, 2001). Según Morgan (2001), todas las extinciones de los murciélagos antillanos pueden ubicarse entre el Pleistoceno tardío y el Holoceno. Hasta la actualidad no existen fechados radiocarbónicos para ningún táxon extinto de murciélago cubano, pero se ha reconocido en general una antigüedad entre 20 ka y 5 ka (Cuaternario tardío, Morgan [2001]). *Phyllops vetus* es conocido del Holoceno en la Isla de La Juventud (Silva y Woloszyn, 1975), y de acuerdo con Koopman (1958) y Woloszyn y Mayo (1974) *Desmodus rotundus* aparenta un rango temporal de mayor amplitud (Pleistoceno tardío-Holoceno).

A diferencia de otros grupos de mamíferos, los cambios climáticos se han reconocido como el factor de mayor importancia en la extinción de los representantes de este orden (Silva, 1979), aunque también se ha considerado al hombre como causante de extinciones en algunas islas antillanas como Antigua y Haití (Steadman *et al.*, 1984; Woods, 1986). Morgan (2001) sugirió que en islas pequeñas debieron haber operado mayormente los cambios en los ambientes cavernarios y de disponibilidad de refugios, mientras que en islas como las Antillas Mayores deben haber funcionado mayormente los cambios en los ambientes cavernarios. Morgan y Woods (1986) y Morgan (2001) definieron para la región en estudio un patrón en el que se observa un alto porcentaje de extinción (63 %) para los murciélagos cavernícolas obligatorios, y de un 37 % para los murciélagos arborícolas y facultativos.

Según los análisis de Morgan y Woods (1986), y Morgan (2001) el comportamiento de la extinción en el archipiélago cubano se ajusta básicamente al patrón general observado anteriormente en las Antillas; con un 57.1 % de extinción para los cavernícolas obligatorios y un 42.9 % para los facultativos y arborícolas. Sin embargo, según G. Silva Taboada (Com. Personal 2004.), la relación que existe actualmente en las Antillas entre la menor cantidad de murciélagos arborícolas y facultativos, y mayor número de cavernícolas obligatorios —y en efecto potencialmente identificable en los depósitos paleontológicos—, no debió haber sido siempre la misma.

Debido a que los murciélagos arborícolas poseen una alta proporción en el continente con respecto a otros grupos, existen grandes posibilidades de que hayan sido precisamente estos los que en mayoría hayan tempranamente colonizado las Antillas (Silva, 1979). Hasta el momento, el registro fósil no ilustra este hecho en toda su posible magnitud, y pudiera tener una explicación en cuestiones preferentemente tafonómicas. Morgan (2001) reconoció que la propia autoecología de los murciélagos fruteros estenodermátinos hace escaso su registro fósil, por las pocas posibilidades de conservarse sus restos en las regiones tropicales.

Silva (1979:370-371), sobre la base de los argumentos anteriores, previó hipotéticamente para Cuba la inversión de su patrón actual de extinción con un posible mayor número de especies extintas dentro del grupo de los murciélagos arborícolas. El re-análisis de los datos anteriores a partir de información más actualizada (Tabla 2.), ofrecen un nuevo panorama que favorece la hipótesis anterior, quedando la distribución de las extinciones de la siguiente forma (total de especies entre paréntesis): Phyllostomidae (5), Mormoopidae (3), y Natalidae (1), por un incremento del número de especies extintas dentro de la familia Phyllostomidae (Stenodermatinae). Los casos de extinción quedan aún concentrados en el 50 % de las familias (Mormoopidae, Phyllostomidae y Natalidae), y al elevarse a 35 el total de especies reconocidas, y dentro de estas a 8 el de las especies extintas, se invierte el patrón de extinción de acuerdo con los siguientes datos: 37.5 % de extinción para los cavernícolas obligatorios y un 62.5 % para los facultativos y arborícolas.

Tabla 2. Representación de especies vivientes y extintas del orden Chiroptera en Cuba.

<b>Categoría Taxonómica</b>	<b>Total por categoría</b>	<b>Vivientes</b>	<b>Extintos (%)</b>
Subfamilia	6	5	1 (16.7)
Género	23	21	2 (8.7)
Especie	35 <sup>a</sup>	27	8 (22.6)

<sup>a</sup>Incluye *Phyllops silvai* Suárez y Díaz-Franco (2003), y nuevo Stenodermatinae, Mancina y García (Dato no publicado).

Formando parte de todo este fenómeno general de extinción, aunque a menor escala, están también las extirpaciones; reflejadas en las notables reducciones de los rangos de distribución geográfica para algunos grupos de mamíferos terrestres vivientes, con poblaciones actualmente relictas (Arredondo, 1951; Gonzáles, 1981; Abreu *et al.*, 1990; Silva, 1979). El incremento del área de estas especies vivientes, hoy geográficamente restringidas, está influenciado por la identificación de las mismas en yacimientos paleontológicos a veces distantes. Pero las dudas en cuanto a las determinaciones taxonómicas que afectan a varias especies (ej. Rodentia) y que aún no han sido resueltas, proporcionan cierta incertidumbre en cuanto a la validez de sus posibles antiguas distribuciones geográficas. Las causas de tales distribuciones aún no tienen en la literatura una explicación definitiva, aunque se aluden fundamentalmente causas antrópicas. Dentro de estas se consideran la destrucción de hábitat y la predación por gatos y perros introducidos (Morgan y Ottenwalder, 1993). El peso de la(s) posible(s) causa(s) como hipótesis sobre este fenómeno de distribución actual, entre naturales, antrópicas, o una combinación de ambas, aún debe precisarse.

### **Consideraciones generales sobre el registro fósil.**

Evaluar preliminarmente el registro fósil y la calidad de la información disponible es de gran utilidad, sobre todo si cuando aplicamos la lógica anterior de razonamientos, términos y conceptos, observamos que nuestros resultados en cualquiera de los temas aquí debatidos pudieran estar sesgados. Entre los

factores a considerar pudieran enumerarse la incertidumbre en cuanto a la validez taxonómica de muchas especies necesitadas de revisión, algunas pobremente documentadas o basadas en hipodigmas extremadamente limitadas; distribución limitada únicamente a la localidad tipo; carencia de suficientes determinaciones cronométricas de alta calidad, y la falta de "asociaciones confiables" entre fauna extinta e introducida.

Es justo reconocer que esta situación sobre el registro fósil cubano ha sido advertida previamente en muchos trabajos (Woods, 1990, 1993; MacPhee, 1997a; MacPhee y Flemming, 1999; Díaz-Franco, 2001a, Díaz-Franco, en prensa); y algo más o menos similar también ocurre con otras islas. También, es importante advertir que cualquiera de los estimados realizados sobre irradiación, extinción, o cualquier interpretación ya publicada con anterioridad sobre nuestra fauna de mamíferos terrestres (*s. l.*), se haya limitada en parte por los factores antes señalados.

Con respecto a los ambientes deposicionales es importante adicionar que aproximadamente el 92 % de los sitios paleontológicos reconocidos en Cuba son de tipo cavernario (Díaz-Franco, 2003), y en los mismos mayormente no existe una estratigrafía definible. En términos generales se ha asumido para la gran mayoría, sino para todos, una edad Cuaternario, pero dentro del mismo es más bien imprecisa en muchos casos si valoramos los criterios utilizados para adjudicarla (Mayo, 1969; Arredondo, 1970; Arredondo y Varona, 1974; Varona y Arredondo, 1979; Mayo, 1980).

Muchos de estos sitios, al parecer por su propia ubicación topográfica, son objeto de una dinámica tal que afecta ocasionalmente su estructura y composición. De acuerdo con el aspecto (*s. l.*) de sus entidades preservadas, parecen como formados por acumulaciones periódicas, y constituidos por asociaciones mezcladas con diferentes historias tanto bioestratinómica como fosildiagenética. De lo anterior se deduce que aunque haya sido una práctica nuestra bastante común, la asignación de una edad tentativa única para el conjunto de todas las entidades fósiles presentes en un depósito, tal decisión es errónea. La práctica ha demostrado que pudiera ser muy útil el análisis preliminar independiente de los taxones, y evitar valorarlos *a priori* de conjunto (Flemming y MacPhee, 1999).

En los niveles más superficiales de estos depósitos también es muy común el hallazgo de especies introducidas mezcladas con taxones extintos, por lo que habría que recurrir inevitablemente a análisis tafonómicos si pretendiéramos lograr (aunque relativamente) alguna distinción de tipo cronoestratigráfica. Desafortunadamente, la gran mayoría de los reportes sobre mamíferos terrestres fósiles realizados en Cuba carecen por completo de estos análisis, y al proveer básicamente listados de su composición faunal se limita grandemente su utilidad.

*Agradecimientos:* Al colega M. A. Iturralde Vinent del Museo Nacional de Historia Natural de La Habana, por la lectura crítica del manuscrito y observaciones realizadas.

### **Literatura citada**

- Abreu, R., A. Rams, y J. de la Cruz 1990. El almiquí (*Solenodon cubanus*). Algunos aspectos de su historia, biología, y conservación. *Poeyana*, 410:1-20.
- Acevedo González, M., O. Arredondo, y N. G. Gotera 1972. La Cueva del Túnel. La Habana, Cuba: Instituto Cubano del Libro. 73 pp.
- Arredondo, C. 1999. Los edentados extintos del Cuaternario de Cuba. Tesis doctoral. Fac. Biol. Univ. Habana, Cuba, 97 pp.
- Arredondo, O. 1951. Sorprendente hallazgo del almiquí en Pinar del Río. *Lux*, La Habana, 15-17.
- Arredondo, O. 1960. Origen, evolución y extinción del *Megalocnus rodens*. *El Cartero Cubano*. Enero. 9-12.
- Arredondo, O. 1961. Descripciones preliminares de dos nuevos géneros y especies de edentados del Pleistoceno cubano. *Bol. Grupo Explor. Cient.*, 1:19-40.
- Arredondo, O. 1970. Dos nuevas especies subfósiles de mamíferos (Insectívora: Nesophontidae) del Holoceno Precolombino de Cuba. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle*, 30(86):122-152.
- Arredondo, O., y L. S. Varona 1974. Nuevos género y especie de mamífero (Carnívora: Canidae) del Cuaternario de Cuba. *Poeyana*, 131:1-12.
- Castellanos, N., y M. Pino 1988. Aspectos generales de las comunidades aborígenes agroalfareras del Norte de Holguín y Las Tunas. *An. Arqueol., Edit. Acad., La Habana*, 194-212.
- Condis F., M. M. 2001. Revisión taxonómica del género *Nesophontes* (Insectívora: Nesophontidae) en Cuba. Tesis de maestría, Fac. Biol. Univ. La Habana. 61 pp.
- Córdova, A., y O. Arredondo 1988. Análisis de restos dietarios del sitio arqueológico El Mango, Río Cauto, Granma. *An. Arqueol., Edit. Acad., La Habana*, 111-132.
- Darlington, P. J. 1938. The origin of the fauna of the Greater Antilles, with discussion of dispersal of animals over water and through the air. *Q. Rev. Biol.* 13:274-300.
- Díaz-Franco, S. *en prensa*. Análisis de la extinción de algunos mamíferos cubanos, basado en evidencias paleontológicas y arqueológicas. *Biol.*
- Díaz-Franco, S. 2001a. Situación taxonómica de *Geocapromys megas* (Rodentia: Capromyidae). *Carib. J. Sci.*, 37(1-2):72-80.
- Díaz-Franco, S. 2001b. Estructura dental interna y modificación del diseño oclusal inferior en *Boromys offella* (Rodentia: Echimyidae). *Biol.*, 15(2):152-157.
- Díaz-Franco, S. 2002. La variación del diseño oclusal inferior en *Boromys torrei* (Rodentia: Echimyidae). *Biol.*, 16(1):60-65.
- Díaz-Franco, S. 2003. Manuscrito sobre el Catálogo de Vertebrados Fósiles de Cuba. *Mus. Nac. Hist. Nat.* [Inédito].
- Fischer, K. H. 1977. Quartäre Mikromammalia Cubas, vorwiegend aus der Höhle San José de la Lamas, Sante Fé, Provinz Habana. *Z. Geol. Wiss., Berlin*, 5:213-255.

- Flemming, C., y R. D. E. MacPhee 1999. Redetermination of Holotype of *Isolobodon portoricensis* (Rodentia, Capromyidae), with notes on recent mammalian extinctions in Puerto Rico. *Amer. Mus. Novitates*, 3278:1-11.
- González, N. 1981. El record subfósil más occidental del almiquí, *Solenodon cubanus* (Insectivora: Solenodontidae). *Misc. Zool.*, 12:2-3.
- Guarch, J. M. 1984. Evidencias de la existencia postcolombina de *Geocapromys* y *Heteropsomys* (Mammalia: Rodentia) en Cuba. *Misc. Zool.*, 18:1.
- Hedges, S. B. 1996a. The origin of West Indian amphibians and reptiles. *En* R. Powell y R. W. Henderson (eds.), *Contributions to West Indian herpetology: a tribute to Albert Schwartz*: pp. 95-128. Ithaca, NY.
- Hedges, S. B. 1996b. Historical biogeography of West Indian vertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27:163-196.
- Hedges, S. B., C. Hass, y L. Maxson 1992. Caribbean biogeography: molecular evidence for dispersal in West Indian terrestrial vertebrates. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 89:1909-1913.
- Hedges, S. B., C. Hass, y L. Maxson 1994. Reply: toward a biogeography of the Caribbean. *Cladistics*, 10:43-55.
- Hershkovitz P. 1958. A geographical classification of Neotropical mammals. *Fieldiana: Zoology*, 36:581-620.
- Horovitz, I., y R. D. E. MacPhee 1999. The Quaternary Cuban plathyrrhine *Paralouatta varonai* and the origin of Antillean monkeys. *J. Human Evol.*, 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. A. 2003. Ensayo sobre la paleogeografía del Cuaternario de Cuba. *Mem. V Congr. Geol. Minería. La Habana*, 24-28 Marzo. 54-74.
- Iturralde-Vinent, M. A., y R. D. E. MacPhee 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 238:1-95.
- Jaimez Salgado, E., D. G. Calvache, R. D. E. MacPhee, y G. C. Gould 1992. The monkey caves of Cuba. *Cave Sci.*, 19:25-28.
- Koopman, K. F. 1958. A fossil vampire bat from Cuba. *Mus. Comp. Zool., Breviora*, 90:1-5.
- Koopman, K. F., y R. Ruibal 1955. Cave-fossil vertebrates from Camaguey, Cuba. *Breviora*, 46:1-8.
- MacPhee, R. D. E. 1997a. Digging Cuba: the lesson of the bones. *Nat. Hist.* 106(11):50-54.
- MacPhee, R. D. E. 1997b. Vertebrate paleontology of Jamaican caves. *En* A. Fincham (ed.), *Jamaica Underground*, 2<sup>nd</sup> edn., pp. 47-56. Press Univ. West Indies, Kingston, Jamaica.

- MacPhee, R. D. E., C. Flemming, R. Portell, y D. P. Domning 2000. New Cenozoic mammals from Jamaica. *J. Vert. Paleontol.*, 20(suppl.):55A.
- MacPhee, R. D. E., C. Flemming, y D. P. Lunde 1999. "Last occurrence" of the Antillean insectivoran *Nesophontes*: new radiometric dates and their interpretation. *Amer. Mus. Novitates*, 3261:1-20.
- MacPhee, R. D. E., J. L. White, y C. A. Woods 2000. New megalonychid sloths (Phyllophaga, Xenarthra) from the Quaternary of Hispaniola. *Amer. Mus. Novitates*, 3303:1-32.
- MacPhee, R. D. E., M. A. Iturralde-Vinent, y 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. *Amer. Mus. Novitates*, 3394:1-42.
- MacPhee, R. D. E., y A. R. Wyss 1990. Oligo-Miocene vertebrates from Puerto Rico, with a catalog of localities. *Amer. Mus. Novitates*, 2965:1-45.
- MacPhee, R. D. E., y C. Flemming 1997. Brown-eyed, milk-giving, and extinct: Losing mammals since AD 1500. *Nat. Hist.* 106(3):84-88.
- MacPhee, R. D. E., y C. Flemming 1999. *Requiem aeternam*: the last five hundred years of mammalian species extinctions. *En* R. D. E. MacPhee (ed.), *Extinctions in near time: causes, contexts, and consequences*: 333-372. New York: Kluwer Acad./Plenum Publ.
- MacPhee, R. D. E., y M. A. Iturralde-Vinent 1994. First Tertiary land mammal from Greater Antilles: an early Miocene sloth (Xenarthra, Megalonychidae) from Cuba. *Amer. Mus. Novitates*: 3094:1-13.
- MacPhee, R. D. E., y M. A. Iturralde-Vinent 1995. Origin of the Greater Antillean land mammal fauna, 1: New Tertiary fossils from Cuba and Puerto Rico. *Amer. Mus. Novitates*, 3141:30 pp.
- MacPhee, R. D. E., y M. A. Iturralde-Vinent 2000. A short history of Greater Antillean land mammals: biogeography, paleogeography, radiations, and extinctions. *Tropics*, 10(1):145-154.
- MacPhee, R. D. E., y P. A. Marx 1997. The 40, 000-year plague: humans, hyperdisease, and first-contact extinctions. *En* S. Goodman and B. Patterson (eds.), *natural change and human impact in Madagascar*, pp. 169-217. Washington DC. Smithsonian Inst. Press.
- Matthew, W. D. 1918. Affinities and origins of the Antillean mammals. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 29:657-666.
- Mayo, N. A. 1969. Nueva especie de Megalonychidae y descripción de los depósitos cuaternarios de la Cueva del Vaho, Boca de Jaruco, La Habana. *Mem. Fac. Cien. Ser. Cien. Biol.*, 3:1-58.
- Mayo, N. A. 1980. Nueva especie de *Neocnus* (Edentata: Megalonychidae de Cuba) y consideraciones sobre la evolución, edad y paleoecología de las especies de este género. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*. Buenos Aires. T. III:223-236.

- McFarlane, D. A., R. D. E. MacPhee, y D. C. Ford 1998. Body size variability and a Sangamonian extinction model for *Amblyrhiza*, a West Indian rodent. *Quaternary Res.*, 50:80-89.
- Morgan, G. S. 1994. Late Quaternary fossil vertebrates from the Cayman Islands. *En* M. A. Brunt y J. E. Davies (eds.), *The Cayman Islands: natural history and biogeography*, pp.465-508. Kluwer Acad. Publ. Netherlands.
- Morgan, G. S. 2001. Patterns of extinction in West Indian bats. *En* C. A. Wood y F. E. Sergile (eds.), *Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives*, pp. 369-407. CRC. Press, Boca Raton.
- Morgan, G. S., y C. A. Woods 1986. Extinctions and zoogeography of West Indian Land Mammals. *Biol. J. Linnean Soc.*, 28:167-203.
- Morgan, G. S., y J. A. Ottenwalder 1993. A new extinct species of Solenodon (Mammalia: Insectivora: Solenodontidae) from the Late Quaternary of Cuba. *Ann. Carnegie Mus.*, 62(2):151-164.
- Olson, S. L. 1982. Biological archeology in the West Indies. *Florida Anthropol.*, 35:162-168.
- Pradas, T. 1998. ¿Hubo un neanderthal en Cuba?. *Bohemia*, Año 90, No. 20: 4-13.
- Pregill, G., y S. L. Olson 1981. Zoogeography of West Indian vertebrates in relation to Pleistocene climatic cycles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12:75-98.
- Rivero, M., y O. Arredondo 1991. *Paralouatta varonai*, a new Quaternary platyrrhine from Cuba. *J. Human Evol.*, 21:1-11.
- Rodríguez, R., O. Fernández, y E. Vento 1984. La convivencia de la fauna de desdentados extinguidos con el aborígen de Cuba. *Kobie. Diputación floral de Vizcaya, Bilbao*, 14: 561-566.
- Rosen, D. E. 1975. A vicariance model of the Caribbean biogeography. *Syst. Zool.*, 24:431-464.
- Silva Taboada, G., y B. W. Woloszyn 1975. *Phyllops vetus* (Mammalia: Chiroptera) en Isla de Pinos. *Inst. Zool. Acad. Cienc. Cuba, Misc. Zool.*, 1:3.
- Silva T., G. 1979. Los murciélagos de Cuba. *Edit. Acad.* 423 pp.
- Steadman, D. W., G. K. Pregill, y S. L. Olson 1984. Fossil vertebrates from Antigua, Lesser Antilles: evidences for late Holocene human-caused extinctions in the West Indies. *Proc. Nat. Acad. U.S.A.*, 81:4448-4451.
- Suárez, W., y S. Díaz-Franco, 2003. A new fossil bat (Chiroptera: Phyllostomidae) from a Quaternary cave deposit in Cuba. *Carib. J. Sci.*, 39(3):371-377.
- Torre, Carlos de la 1910. Restauration of *Megalocnus rodens*, and discovery of a Continental Pleistocene fauna in Central Cuba. *Compte Rendu du XI Congrès Géologique International*, p. 1023. Stockholm.
- Torre, Carlos de la 1916. Presentación del esqueleto restaurado del *Myomorpus* o *Megalocnus rodens*. *Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. Felipe Poey*, vol. 2 (**1916-1917**): 94-101.

- Torre, Carlos de la 1917. Nuevas especies de mamíferos fósiles de Cuba y otras antillas. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. Felipe Poey, vol. 2 (**1916-1917**): 234-251.
- Torres Valdés, P., y M. Rivero de la Calle 1970. La Cueva de la Santa. Ser. Espeleol. Carsol. 13:1-42.
- Varona, L. S., y O. Arredondo 1979. Nuevos táxones fósiles de Capromyidae (Rodentia: Caviomorpha). Poeyana, 195:1-51.
- Whidden, H. P., y R. J. Asher 2001. The origin of the Greater Antillean insectivorans. *En* C. A. Wood y F. E. Sergile (eds.), Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives, pp. 237-252. CRC. Press, Boca Raton.
- White, J. L., y R. D. E. MacPhee 2001. The sloths of the West Indies: a systematic and phylogenetic review. *En* C. A. Wood y F. E. Sergile (eds.), Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives, pp. 201-231. CRC. Press, Boca Raton.
- Woloszyn, B. W., y N. A. Mayo 1974. Postglacial remains of a vampire bat (Chiroptera: *Desmodus*) from Cuba. Acta Zool. Cracoviensia, 19(13):253-265.
- Woods, C. A. 1986. The mammals of the National Park of Haiti: US Agency Internatl. Development.
- Woods, C. A. 1989a. The biogeography of West Indies: past, present and future. 878 pp. Gainesville, Fl. Sandhill Crane Press.
- Woods, C. A. 1989b. The biogeography of West Indian Rodents. *En* C. A. Woods (ed.), Biogeography of the west Indies: past, present and future, pp. 741-797. Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida.
- Woods, C. A. 1990. The fossil and recent land mamals of West Indies: an analysis of the origin, evolution and extinction of an insular fauna. *En* A. Azzaroli (ed.), Biogeographical aspects of insularity, Atti Convegna Lincei. 85:641-680. Rome, Accad. Naz. Lincei, Rome.
- Woods, C. A. 1993. Rodentia: Hystricognath: Capromyidae (Capromyinae). *En* D. E. Wilson y D. M. Reeder (eds.), Mammals species of the world, a taxonomic and geographic reference. 2<sup>nd</sup> ed., pp. 800-803. Smithsonian Inst. Press, Washington.
- Woods, C. A. 2001. Introduction and historical overview of patterns of West Indian biogeography. *En* C. A. Wood y F. E. Sergile (eds.), Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives, 2<sup>nd</sup> ed., pp. 1-14. CRC. Press, Boca Raton.
- Woods C. A., R. Borroto, y C. W. Kilpatrick 2001. Insular pattern and radiations of West Indian rodents. *En* C. A. Woods and F. E. Sergile (eds.), Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives. 2<sup>nd</sup> edn., pp. 335-353, CRC. Press, Washington.
- Woods, C. A., y F. E. Sergile 2001. Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives. 2<sup>nd</sup> edn., 582 pp. CRC. Press, Boca Raton.