

SISTEMÁTICA DE LAS JUTÍAS DE LAS ANTILLAS (RODENTIA, CAPROMYIDAE)

Rafael BORROTO-PÁEZ, Charles A. WOODS & C. William KILPATRICK

BORROTO-PÁEZ, R., WOODS, C.A. & KILPATRICK, C.W. 2005. Sistemática de las jutías de las Antillas (Rodentia, Capromyidae). In ALCOVER, J.A. & BOVER, P. (eds.): *Proceedings of the International Symposium "Insular Vertebrate Evolution: the Palaeontological Approach"*. *Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears*, 12: 33-50.

Resum

S'estudia la sistemàtica dels capromiïds vivents amb mètodes fenètics i filogenètics, en base a caràcters externs i del crani, i a la seqüència de nucleòtids del citocrom b. L'anàlisi de la variació morfològica i de similitud indiquen que *Mysateles garridoi* és una espècie vàlida i que *Capromys pilorides* es diferencia de la resta d'espècies de capromiïds. El volum cranial discrimina els taxa i ha evidenciat un baix Quocient d'Encefalització, el qual s'interpreta com a resultat d'una evolució sense pressions selectives i/o com a un caràcter primitiu. La divergència en la seqüència de nucleòtids va apuntar *Plagiodontia aedium* com l'espècie més basal. S'ha descobert un nou taxon (una espècie críptica). *Mysateles* es parafilètic i es proposa la nova combinació *Mesocapromys melanurus*. Les dades moleculars i morfològiques recolzen el retorn de *M. gundlachi* a la seva categoria subespecífica (= *M. prehensilis gundlachi*) i la validesa dels cinc gèneres. La major similitud es dona entre *Mysateles* i *Mesocapromys*. El temps de divergència estimat fou de 23 Ma (milions d'anys) per a *Plagiodontia* i *Geocapromys*, i entre 17 i 19 Ma per a *Capromys*, *Mysateles* i *Mesocapromys*. Les subespècies de *Capromys* i *Mysateles* varen divergir fa només 2,4 Ma i 0,8 Ma respectivament. Les anàlisis morfològiques i moleculars permeten establir relacions fenètiques i filogenètiques que justifiquen els canvis taxonòmics proposats.

Paraules clau: Sistemàtica, Capromyidae, Antilles, morfometria, citocrom b, juties.

Resumen

La sistemática de los capromiidos vivientes se estudia en base a métodos fenéticos y filogenéticos, caracteres externos y del cráneo y la secuencia de nucleótidos del gen citocromo b. El análisis de la variación morfológica y de similitud indican que *Mysateles garridoi* es una especie válida y *Capromys pilorides* se separa del resto de las especies de capromiidos. El volumen craneal discrimina a los taxones y demostró el bajo Coeficiente de Encefalización, interpretándose como resultado de una evolución sin presiones selectivas y/o como carácter primitivo. La divergencia en la secuencia de nucleótidos apunta a *Plagiodontia aedium* como la especie más basal. Se descubre un nuevo taxón (una especie críptica). *Mysateles* es parafilético y se propone la nueva combinación *Mesocapromys melanurus*. Los datos moleculares y morfológicos avalan retornar *M. gundlachi* a su posición subespecífica (= *M. prehensilis gundlachi*) y confirman la validez de los cinco géneros, con la mayor similitud entre *Mysateles* y *Mesocapromys*. El tiempo de divergencia calculado fue 23 Ma (millones de años) para *Plagiodontia* y *Geocapromys*, y entre 17 y 19 Ma para *Capromys*, *Mysateles* y *Mesocapromys*. Las subespecies de *Capromys* y *Mysateles* divergieron hace sólo 2,4 Ma y 0,8 Ma, respectivamente. Los análisis morfológicos y moleculares establecieron relaciones fenéticas y filogenéticas que justifican el arreglo taxonómico propuesto.

Palabras clave: Sistemática, Capromyidae, Antillas, morfometría, citocromo b, jutías.

Abstract

The systematics of the recent capromyids were studied with phenetics and phylogenetic methods of external and cranial characters and nucleotide sequence of cytochrome b. Analyses of morphological variation and similarity indicate the validity of *Mysateles garridoi* as a valid species and separate *Capromys pilorides* from the rest of the species of capromyids. Cranial volume discriminated the taxa and demonstrated low encephalization coefficients that could be interpreted as evolution without selective pressures and/or a primitive character state. Analysis of sequence divergence identified *Plagiodontia aedium* as the most basal species and discovered a new taxon (a cryptic species). *Mysateles* was paraphyletic and the new combination *Mesocapromys melanurus* was proposed. Molecular and morphologic data support the return of *M. gundlachi* to subspecific level (= *M. prehensilis gundlachi*) and the validity of five genera, with *Mysateles* and *Mesocapromys* being very similar. Divergence times were estimated to be 23 My for *Plagiodontia* from *Geocapromys* and between 17 and 19 My for the divergence among *Capromys*, *Mysateles* and *Mesocapromys*. The subspecies of *Capromys* and *Mysateles* were estimated to have diverged 2.4 My and 0.8 My, respectively. Morphologic and molecular analyses established phenetics and phylogenetic relationships that justify the taxonomic arrangement.

Key Words: Systematics, Capromyidae, Antilles, morphometrics, cytochrome b, hutias.

INTRODUCCIÓN

La fauna antillana y su origen, evolución, especiación, adaptaciones, taxonomía y relaciones biogeográficas, entre otros, han sido objeto de interés investigativo,

de polémicas y de criterios diversos (Darlington, 1938; Williams, 1989; Woods, 1989a; Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999; Hedges, 2001; Woods & Sergile, 2001). Un grupo focal de estas controversias son los mamíferos, en particular los roedores, por sus peculiaridades morfológicas, su discutida clasificación taxonómica a los distin-

tos niveles y las diferentes hipótesis sobre su origen, biogeografía y relaciones evolutivas (Simpson, 1956; Morgan & Woods, 1986; Woods, 1989 b; 1989c; 1990; Woods *et al.*, 2001).

El orden Rodentia está representado en las Antillas por un gran número de especies endémicas (64), en su mayoría extinguidas (76,6%), que pertenecen a 19 géneros, 8 subfamilias y 4 familias. De estas especies endémicas, 68,8% corresponden a la familia Capromyidae (conocidas comúnmente como jutías), la única familia con especies vivientes (13), la mayoría de ellas en Cuba (10) y las restantes (3) en Jamaica, Bahamas y La Hispaniola. En tiempos recientes se extinguió la especie de la Islas Swan y es discutida la posible existencia de *Isolobodon portoricensis* en La Hispaniola (Woods *et al.*, 1986). Esto elevaría a un total de 15 las especies que han llegado hasta tiempos recientes. Sin embargo, el número de especies y géneros está en constante cambio debido a la descripción de nuevos taxones, la cuestionada validez de algunos y las sinonimias de otros.

Históricamente la mayor controversia se ha relacionado con los arreglos sistemáticos que han tratado de dar una explicación a la relación y afinidad entre las especies de Capromyidae (fósiles y recientes) de Cuba, así como con la validez dudosa de algunas de ellas (especialmente las fósiles). Algunos han considerado monotípica a la subfamilia Capromyinae, con un solo género (*Capromys*) (Allen, 1911; Varona, 1974), mientras que otros agruparon a las especies en *Capromys* y *Geocapromys* (Hall & Kelson, 1959). Mohr (1939) y Kratochvíl *et al.* (1978; 1980) revisan la sistemática de la familia y estos últimos propusieron separar a las especies cubanas vivientes en los géneros *Capromys*, *Mesocapromys* y *Mysateles*, de manera que la subfamilia Capromyinae en Cuba estaría formada por cuatro géneros (incluyendo los representantes fósiles pertenecientes a *Geocapromys*). Miembros de esta subfamilia se encuentran, además, en Jamaica, Bahamas e Islas Caimán. Más recientemente MacPhee & Iturralde-Vinent (1995) describieron del Mioceno temprano la especie fósil *Zazamys veronicae*, primer representante cubano de la subfamilia Isolobodontinae, expandiendo al oeste de las Antillas la distribución de esta subfamilia. Teniendo en cuenta todo lo anterior, Capromyidae tendría 9 géneros en cuatro subfamilias (cuatro en Capromyinae, dos en Plagiodontinae, dos en Isolobodontinae y uno en Hexolobodontinae).

En base a los análisis fenético, a diferentes niveles de integración morfológica, y filogenético, en el análisis molecular del gen citocromo b, se estudia la sistemática de las especies recientes de la familia Capromyidae, lo que permite un mejor entendimiento de las relaciones de afinidad y de la variación morfológica, importantes para lograr un conocimiento más objetivo de los numerosos taxones, especialmente los fósiles.

MATERIALES Y MÉTODOS

La Tabla 1 muestra los taxones estudiados, acrónimos y tamaños de muestras en adultos. Los animales eran pesados, medidos y se les tomaban muestras de vísceras y músculos, que eran congelados o conservadas en alcohol

70%. Las colectas de especímenes cubanos fueron depositadas en la Colección de Mamíferos del IES. Las mediciones fueron realizadas con calibrador Vernier y cinta métrica de 0,1 y 1 mm de precisión respectivamente, en dependencia de la magnitud de la medida.

Las 5 medidas externas (en mm) se realizaron en 11 especies y fueron las longitudes: total (LT), cuerpo y cabeza (CU), cola (CO), altura de la oreja (AO), pie posterior (LP). El peso fue tomado con dinamómetros Homs de 2 kg y 10 kg (20 g y 100 g de precisión respectivamente). Los datos externos de especies no cubanos fueron tomados de colecciones de EEUU (Borroto, 2002).

Las 33 medidas de cráneo (mm) se ilustran en Borroto (2002). Se tomaron en 14 especies y fueron: **Longitudes:** COND- condilobasal; PAL- palatilar; PBN- parte basal del neurocráneo; D- diastema maxilar; R- rostral; HAM- hilera alveolar maxilar; B- bula; N- nasal; F- frontal; DHP- horizontal del preorbital; DHO- horizontal de la órbita; FI- foramen incisivo; BA- bulas a la hilera alveolar; PLT- palatino. **Anchuras:** NC- neurocráneo; PZ- postcigomática; PO- postorbital; AF- frontal; IO- interorbital; RO- rostral; NP- nasal posterior; NA- nasal anterior; AP- arco orbital; AZ- arco cigomático; DHF- foramen magno; ANCOA- coana; ANPA- palatino; CIGO- cigomática; ANORB- orbital. **Alturas:** BU- bula; AR- rostral; VFP- preorbital; DVF- del foramen magno. No se utilizaron las medidas de la mandíbula para poder incluir a *M. garridoi*, descrita a partir de un cráneo sin mandíbula, y porque análisis previos con caracteres craneales y mandibulares no cambian la distribución de las especies en el espacio morfológico de los Componentes Principales (Borroto, 2002). Además, la forma de la mandíbula de los capromidos muestra similitud entre las distintas especies (Woods & Howland, 1979).

Se calcularon la media, desviación estándar (DE) y la amplitud, se comprobó la normalidad por la Prueba D de Kolmogorov-Smirnov y se realizaron pruebas *t* de Student y pruebas F para comparar las medias y las varianzas (Sokal & Rohlf, 1995), utilizando el programa Statmost, Versión 3.0. Con el programa NTSYS-PC (Rohlf, 1994), se estudió la variación multivariada con los Análisis de Agrupamientos, de Componentes Principales (CP) y del método de Burnaby para el ajuste de tamaño (Burnaby, 1966). El análisis de CP se realizó a partir de dos tipos de matrices: de correlación, para la variación intraespecífica y de varianza-covarianza, para los análisis alométricos, previa transformación logarítmica de los datos. Las matrices fueron estandarizadas cuando fue necesario. Los agrupamientos fueron por el método de pares asociados al azar sin peso aritmético (UPGMA) a partir del índice de Distancia Taxonómica Promedio y se calcularon los Coeficientes de Correlación Cofenéticos (Sneath & Sokal, 1973; Marcus, 1990).

Para el análisis del volumen craneal (VC) se utilizó el método empleado por Eisenberg & Wilson (1978). El coeficiente de encefalización (E.Q.) se calculó como el cociente del VC observado (Eo) entre el VC esperado (Ev) (Jerison, 1973). Ev se calculó partir de la fórmula alométrica, que se deriva de la regresión entre VC contra peso del cuerpo. Se calcularon tres E.Q.: E.Q. (Mammalia) a partir de la fórmula $Ev=0,055 (\text{Peso del Cuerpo})^{0,74}$, derivada de 300 mamíferos (Eisenberg & Wilson, 1978); E.Q. (Rodentia) a partir de la fórmula $Ev=0,102 (\text{Peso del Cuerpo})^{0,64}$, derivada de 45 roedores (Eisenberg, 1981), y el que se obtuvo en este trabajo para 11 taxones de Capromyidae.

Se usaron análisis de regresión, pruebas F, transformación logarítmica y análisis bivariado.

El análisis molecular fue a partir del ADN mitocondrial del gen citocromo b, muy útil para estudio entre especies estrechamente relacionadas (Irwin *et al.*, 1991). Se tomaron muestras de tejidos de 26 especímenes de jutías (Tabla 1). Se incluyó la secuencia de dos grupos externos, *Octodon degus*, (Lessa & Cook, 1998) y *Thrichomys apereoides* (Lara *et al.*, 1996). El ADN fue extraído por el método de la proteinasa K/fenol/cloroformo (Blin & Stafford, 1976; Sibley & Ahlquist, 1981). Los tejidos se lavaron con agua destilada y buffer de lisis y se homogeneizaron según Longmire *et al.* (1991). Este fue rehidratado en un microtubo de 1,5 ml con 700 µl de agua destilada y el ADN fue liberado con la adición de 70 µl de SDS 10% y 5 µl de proteinasa K (20mg/ml); entonces fue incubado a 55 °C de 10 a 48 horas y el tejido se destruyó mecánicamente. Las componentes celulares fueron tomadas mediante dos extracciones con 700 µl de una mezcla tamponeada de fenol/cloroformo (1:1) y cloroformo/alcohol isoamílico (24:1), seguidas de otras dos extracciones de esta última. El ADN fue precipitado con la adición de 20 µl de cloruro de sodio 0,5 M y al menos 900 µl de etanol frío 100%; enfriado a -70 °C durante 10 min. y colectado por centrifugación a 9000 rpm a temperatura ambiente por 1 min. y posteriormente lavado con 1 ml de etanol frío 70% y secado al aire, después de lo cual fue resuspendido en 100 µl de agua destilada y almacenado a 4 °C.

Una porción del gen citocromo b fue amplificada por la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) (Saiki *et al.*, 1988) usando: 35 ciclos de 94 °C (1 min.) desnaturalización, 50 °C (1 min.) temperatura de unión, y 72 °C (1 min. 10 seg.) extensión. La reacción de amplificación fue realizada en 25 µl usando esferas PCR, 0,5 mM de cada cebador y 2,5 µl de ADN muestra y con el uso de los cebadores (referido a la secuencia de *Mus*, Bibb *et al.*, 1981) L-14115 GATATGAAAACCATCGTTG y H-14541 CAGAATGATATTTGTCCTCA (Sullivan *et al.*, 1997). Los productos de amplificación fueron purificados usando precipitación con polietilenglicol (Maniatis *et al.*, 1982). La secuencia de ADN fue realizada automáticamente por un equipo Applied Biosystems 373, utilizando terminadores de color y siguiendo el método de secuenciado cíclico. Excesos de terminadores marcados con color fueron eliminados con columnas de centrifugación G-50 Sephadex y los productos de esta secuencia fueron secados en un SpeedVac y almacenados a -80°C.

El análisis de la secuencia de nucleótidos se realizó a partir de la del género *Mus* (Bibb *et al.*, 1981). El porcentaje de la divergencia en la secuencia y las distancias genéticas se hallaron por el método de Kimura (1980) y Tamura & Nei (1993). Estas distancias facilitan la comparación de los niveles de divergencia con otros roedores hispanicognatos (Lara *et al.*, 1996; Lessa & Cook, 1998) y otras especies de mamíferos (Johns & Avice, 1998). Para estimar los árboles más parsimoniosos fueron usadas al menos 20 búsquedas heurísticas. Se obtuvo el árbol consenso a partir de los árboles igualmente parsimoniosos, empleando la opción estricto. La confiabilidad de los nodos se determinó empleando el método de *bootstrap* (Felsenstein, 1985) y el índice o soporte de Bremer (Bremer, 1994). Se usaron los programas PAUP (Versión 4.0b4, Swofford, 1999) y Autodecay (Eriksson, 1997).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Caracteres Externos

La exploración de los datos reveló que todos se distribuyen normalmente (D entre 0.85 y 1, $P < 0.001$) y no se detectó diferencia entre sexo ni para las medias, ni para las varianzas. En la Tabla 2 se dan los valores de los caracteres externos, la relación cola-cuerpo (CO/CU) y el peso de las especies estudiadas. Otros caracteres de la morfología externa se presentan en Borroto (2002). En la Fig. 1 se

Taxones utilizados	Tamaño de muestras por análisis			
	MEP	MC	VC	M
<i>Capromys pilorides</i> (sensu lato), Cp	235	68	37	-
<i>C. p. pilorides</i> , Cpp	147	-	18	2
<i>C. p. relictus</i> , Cpr	16	-	7	2
<i>C. p. ciprianoi</i> , Cpc	59	-	12	2
<i>C. p. doceleguas</i> , Cpd	-	-	-	-
<i>C. pilorides</i> ssp. Cpss	13	-	-	-
<i>Capromys</i> sp. Csp	-	-	-	1
<i>Mysateles garridoi</i> , Mgar	-	1	-	-
<i>Mysateles prehensilis</i> , Mp	118	33	25	2
<i>Mysateles gundlachi</i> , Mg	42	27	15	4
<i>Mysateles melanurus</i> , Mm	43	45	15	5
<i>Mysateles meridionalis</i> , Mmer	-	2	-	-
<i>Mysateles</i> sp. Msp	3	3	-	1
<i>Mesocapromys auritus</i> , Meau	6	17	3	-
<i>Mesocapromys sanfelipensis</i> , Mesa	-	7	-	-
<i>Mesocapromys angelcabrerai</i> , Mean	24	14	6	2
<i>Mesocapromys nanus</i> , Mena	10	7	-	-
<i>Geocapromys browni</i> , Gb	30	31	5	1
<i>Geocapromys thoracatus</i> , Gt	10	9	-	-
<i>Geocapromys ingrahami</i> , Gi	21	24	7	2
<i>Plagiodontia aedium</i> , Pa	14	21	2	2
TOTALES	556	309	115	26

Tabla 1. Especies y subespecies estudiadas en los diferentes análisis. MEP, medidas externas y peso; MC, medidas craneales; VC, volumen craneal; M, estudio molecular. En la suma de totales se considera a *Capromys pilorides* en *sensu lato*. *Capromys* sp. es un espécimen de Cayo Ballenato del Medio, Bahía de Nuevitas, al Norte de Camaguey, localidad que esta fuera de la distribución de *C. p. gundlachianus*. *Mysateles* sp. son especímenes de las localidades de Monte Verde, Yateras y Baracoa, Guantánamo, con variaciones en el color del pelaje.

Taula 1. Espècies i subespècies estudiades a les diferents anàlisis. MEP, mesures externes i pes; MC, mesures cranials; VC, volum cranià; M, dades moleculars. A la suma de totals es considera *Capromys pilorides* en *sensu lato*. *Capromys* sp. és un espécimen de Cayo Ballenato del Medio, Badia de Nuevitas, al Nord de Camaguey, localitat que es troba fora de l'àrea de distribució de *C. p. gundlachianus*. *Mysateles* sp. són espécimens de les localitats de Monte Verde, Yateras i Baracoa, Guantánamo, amb variacions en el color del pelatge.

presenta la proyección bivariada de los valores medios del peso respecto LT y la relación CO/CU. La media del peso varía entre 3782,7 g en *Capromys pilorides* y 483 g en *Mesocapromys angelcabrerai*. Dentro de este intervalo caen los pesos de las especies de los otros tres géneros; *Mysateles* con especies que promedian entre 1231,4 y 1799,4 g; *Geocapromys* que varía entre 737,9 y 1741,9 g y *Plagiodontia* promedia 936,5 g. Los valores medios y las amplitudes de los caracteres morfológicos externos coinciden con los de otros autores (Varona, 1970a, 1979, 1986; Varona en Varona & Garrido, 1970; Kratochvíl *et al.*, 1978; Anderson *et al.*, 1983; Morgan, 1985, 1989; Woods & Ottenwalder, 1992).

Capromys pilorides ocupa el extremo de la distribución con mayor LT y *Mesocapromys nanus* es la más pequeña dentro de la familia. Las especies de *Mysateles* y *C. pilorides* se separan en este carácter; mientras que *Mesocapromys*, *Geocapromys* y *Plagiodontia* solapan algo sus distribuciones. La cola (CO) es uno de los caracteres de mayor importancia taxonómica, con variación en los 5 géneros tanto en su valor absoluto, como en su valor relativo al tamaño de la longitud cabeza-cuerpo (CO/CU). Solamente *Mysateles* y *Mesocapromys* tienen una relación muy semejante en esta proporción que les confiere similitud en su aspecto externo (Fig. 1). La cola también difiere

en los diferentes géneros en cuanto a su carácter prensil: *Mysateles* y *Mesocapromys* muestran este carácter, en *Capromys* y *Plagiodontia* la cola es "semiprensil" y en *Geocapromys* la cola es muy pequeña y no prensil.

Hay especies de las que se tienen pocos ejemplares en colecciones y los datos disponibles son escasos. En *M. garridoi*, los únicos datos de la morfología externa que existen son los del holotipo y estos valores están dentro de la amplitud del género *Mysateles*, excepto la relación CO/CU que está por debajo; esta relación CO/CU y el color negruzco de la piel fueron caracteres importantes para ubicarla en *Capromys*, aunque con algunas reservas (Varona, 1970b). Los datos ofrecidos en la descripción de *M. meridionalis* (Varona, 1986), están dentro de la amplitud de *M. prehensilis* y *M. gundlachi*, pero la relación CO/CU está muy por debajo para *Mysateles* y fue un carácter importante al describir la especie. De *M. sanfelipensis* se conocen 4 especímenes y sus medidas están dentro de la variación de *Mesocapromys*.

En el análisis multivariado las contribuciones de las variables a cada componente principal (CP) son: en el CP-I la mayor variación (48,8%) la aportan las variables LT, CU y Peso; mientras que en el CP-II (24,2%) son las variables CO, LP y AO. Las medidas más representativas del tamaño de una especie son el peso corporal, la longi-

X ± DE Amplitud (N)							
Especies	Peso	LT	CO	CU	CO/CU	AO	LP
Cp	3 782,7±986,9 1 880-6 903 (228)	740,7±56,8 561-960 (226)	244,9±25,9 131-315 (226)	495,8±43,0 336-625 (233)	0,50±0,05 0,34-0,69 (226)	36,9±3,2 25,0-46,2 (230)	98,1±6,8 78,2-125,0 (229)
Mp	1 799,4±348,8 1 120-2 800 (118)	691,7±34,2 603-780 (117)	303,5±20,3 250-355 (116)	388,0±22,6 334-452 (117)	0,78±0,06 0,66-0,94 (117)	29,0±2,7 22,3-38,8 (108)	80,6±4,6 69,4-90,0 (109)
Mg	1 660,5±354,8 1 000-2 280 (42)	650,1±35,3 580-707 (40)	281,6±18,8 240-322 (40)	370,0±24,9 329-439 (42)	0,77±0,05 0,61-0,87 (40)	29,6±2,9 21,0-41,5 (42)	77,7±3,9 66,5-84,3 (42)
Mm	1 231,4±160,2 1 000-1 640 (45)	615,6±31,9 541-687 (46)	273,3±20,6 212-322 (46)	343,6±17,3 309-378 (46)	0,80±0,05 0,61-0,90 (46)	25,9±2,32 21,6-34,5 (46)	73,1±4,1 65,0-80,6 (46)
Meau	632,8±103,2 450-800 (14)	485,2±24,7 430-513 (14)	197,5±13,5 175-220 (14)	265,3±21,6 235-299 (14)	0,74±0,10 0,64-0,94 (14)	24,4±2,5 20,0-28,1 (14)	60,0±3,2 53,0-65,0 (14)
Mean	483,0±60,1 340-570 (24)	425,9±21,9 399-499 (20)	175,5±11,4 158-208 (20)	251,9±13,1 223-291 (24)	0,70±0,04 0,64-0,81 (19)	24,0±1,6 20,5-27,3 (24)	53,1±2,3 48,9-58,4 (24)
Mena	- -	359,4±40,3 293-395 (5)	163,8±25,9 119-182 (5)	204,7±26,7 174-250 (6)	0,83±0,09 0,69-0,92 (5)	16,5±2,6 14,0-19,0 (4)	43,0±5,8 36,3-46,9 (3)
Gb	1 741,9±576,0 780-2 610 (14)	418,3±60,9 286-514 (31)	52,1±12,4 27-81 (31)	367,3±63,7 250-470 (31)	0,15±0,05 0,07-0,25 (31)	20,5±3,3 15,0-24,0 (6)	70,9±5,1 60,0-78,0 (17)
Gt	850 -	400,9±19,0 375-429 (10)	64,9±4,2 57-70 (10)	336,0±15,2 314-359 (10)	0,19±0,01 0,18-0,20 (10)	- -	65,7±2,6 63,5-69,8 (5)
Gi	737,9±314,7 400-1 240 (10)	387,5±42,7 323-484 (20)	67,8±9,7 52-85 (20)	319,8±36,7 265-399 (20)	0,21±0,03 0,15-0,26 (20)	22,0±4,49 15,0-30,0 (13)	56,0±4,61 51,0-65,0 (13)
Pa	936,5±189,7 720-1 130 (4)	466,5±34,7 378-496 (15)	137,9±9,3 125-156 (14)	330,8±27,1 268-358 (15)	0,4±0,05 0,35-0,53 (14)	21 - (2)	67,7±2,9 65,0-72,0 (4)

Tabla 2. Media (en mm), desviación estándar, amplitud y tamaño de muestra de las medidas externas tradicionales en 11 especies de jütias vivientes. Simbología de las especies en Tabla 1 y caracteres externos definidos en el capítulo de Materiales y Métodos.

Taula 2. Mitjana (en mm), desviació típica, valors màxims i mínims i mida de la mostra de mesures externes tradicionals a 11 espècies de jüties vivents. Símbols de les espècies, com a la taula 1, i caràcters externs definits al capítol de materials i mètodes.

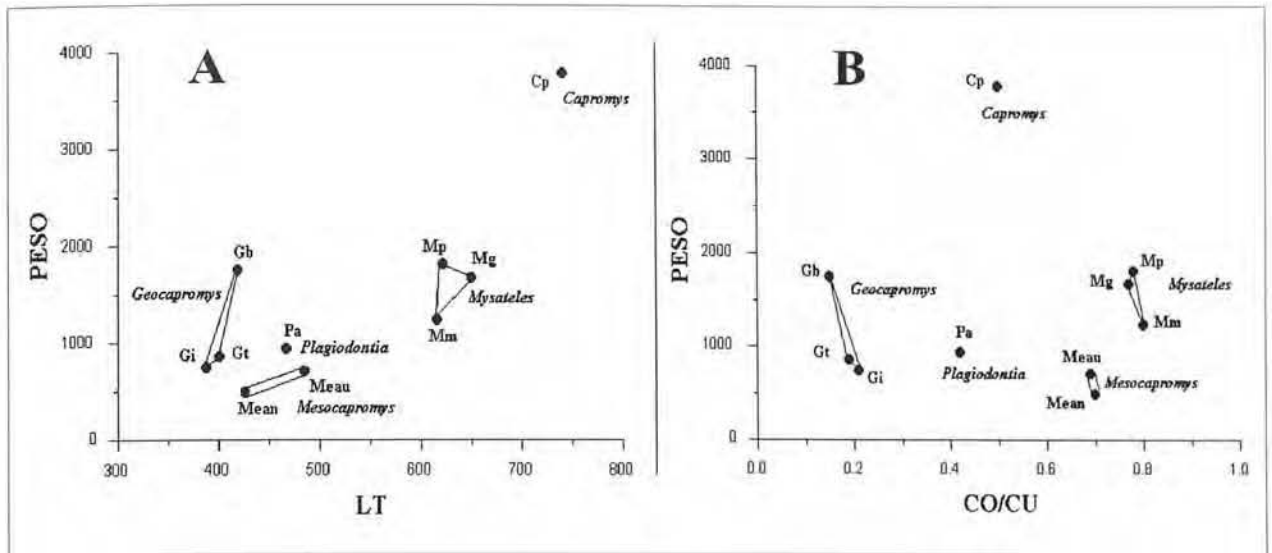


Fig. 1. Proyección bivariada de los valores medios del peso (g) con: A, las longitudes totales (LT) y B, la proporción CO/CU en 11 especies de jutías. Simbología de las especies en Tabla 1.

Fig. 1. Projecció bivariada dels valors mitjans del pes (g) respecte: A, les llargàries totals (LT) i B, la proporció CO/CU a onze espècies de juties. Sigles de les espècies com a la Taula 1.

tud del cuerpo (CU) y la longitud total (LT), ésta última muy influida por el tamaño de la cola. Estas medidas definen las variaciones morfológicas externas y tienen gran importancia como caracteres específicos. Es posible discriminar a los géneros y algunas especies en el análisis de CP (Fig. 2). En el CP-I la amplitud de variación es grande, con *C. pilorides* bien separada en el extremo superior, las tres especies de *Mysateles* en un agrupamiento bien definido y en los límites inferiores de la distribución se agrupan *Mesocapromys* y *Geocapromys* y *Plagiodontia aedium*. En el CP-II las tres especies de *Geocapromys* y *P. aedium*, junto a *C. pilorides*, se separan marcadamente de las especies de *Mysateles* y *Mesocapromys* las que ocupan el límite inferior, evidenciando dos tendencias morfológicas diferentes relacionadas con la robustez. El CP III representó muy poca variación.

En el análisis de agrupamiento a partir de una matriz de Distancia Taxonómica (Fig. 3), se pudieron observar dos agrupamientos mayores formados: uno por las espe-

cies del género *Mesocapromys* (pequeñas en tamaño), y el otro por las restantes especies. Dentro de este último se formaron tres subgrupos, el primero compuesto por las especies *C. pilorides* y *G. browni*, el segundo por las especies del género *Mysateles*, con una similitud muy grande entre *M. gundlachi* y *M. prehensilis* y el tercero por dos especies de *Geocapromys* y *Plagiodontia aedium*. Estos grupos están influidos por el efecto del tamaño corporal.

Para extraer el posible efecto del tamaño en estos análisis, se realizó otro agrupamiento después del procesamiento de la matriz de datos por el Método de Burnaby

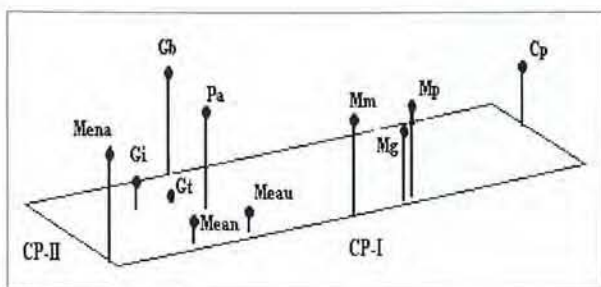


Fig. 2. Proyección tridimensional de los Componentes Principales a partir de la matriz de correlación. Datos estandarizados de la morfología externa en las 11 especies de capromiidos recientes. Se muestran datos promedios. Simbología de las especies en Tabla 1.

Fig. 2. Projecció tridimensional dels Components Principals a partir de la matriu de correlació. Dades estandaritzades de la morfologia externa a les 11 espècies de capromiids recents. Es mostren les dades mitjanes. Sigles de les espècies, com a la Taula 1.

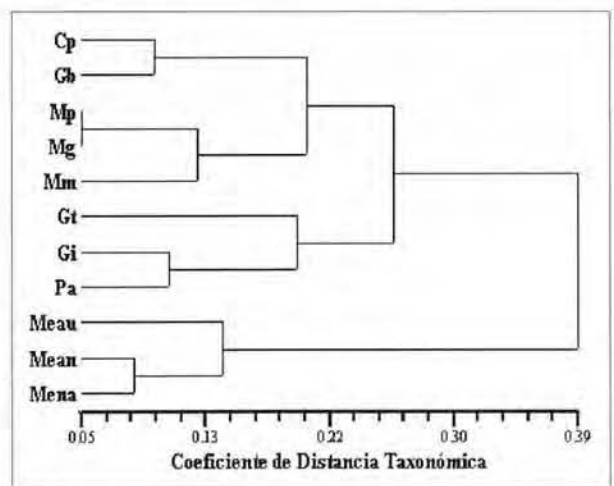


Fig. 3. Dendrograma calculado a partir de la matriz del Coeficiente de la Distancia Taxonómica (opción UPGMA) y 6 variables morfológicas externas en 11 especies de capromiidos. El Coeficiente de Correlación Cofenética (r) fue 0,81. Simbología de las especies en Tabla 1.

Fig. 3. Dendrograma calculat a partir de la matriu del Coeficient de la Distància Taxonòmica (opció UPGMA) i 6 variables morfològiques externes a 11 espècies de capromiids. El Coeficient de Correlació Cofenètica (r) va ser 0,81. Sigles de les espècies com a la Taula 1.

(Fig. 4). Se forman dos agrupamientos, uno con *C. pilorides*, *P. aedium* y las tres especies de *Geocapromys*, mientras que el otro lo conformaron las especies de los géneros *Mysateles* y *Mesocapromys*, que muestran una estructura corporal y proporciones semejantes, y refleja la estrecha relación fenética entre estos dos géneros con respecto a la forma corporal. En la nueva matriz sin efecto del tamaño los nuevos dos primeros componentes principales explican 81,1% y 15,3% de la variación.

Al extraer el efecto del tamaño corporal las especies se agrupan en cuanto a su forma y ambos grupos representan las dos tendencias en las formas morfológicas que se observan en los capromiidos: las especies robustas, de cola

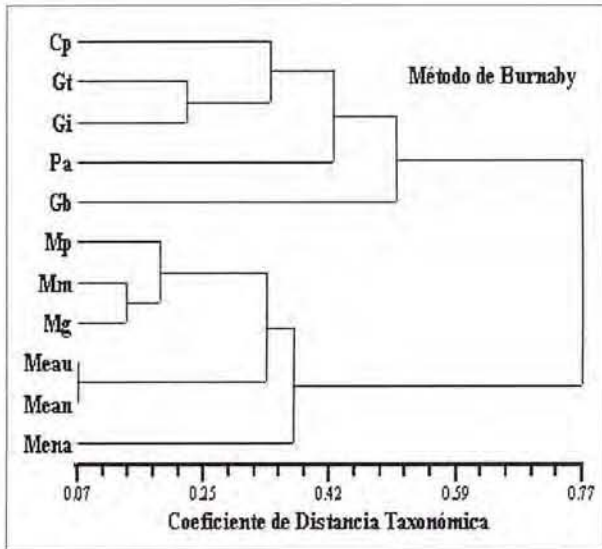


Fig. 4. Dendrograma calculado a partir de la matriz ajustada del Coeficiente de la Distancia Taxonómica (opción UPGMA) obtenida por el Método de Burnaby, para 6 variables morfológicas externas en 11 especies de capromiidos. El Coeficiente de Correlación Cofenética (r) fue 0,86. Simbología de las especies en Tabla 1.

Fig. 4. Dendrograma calculat a partir de la matriu ajustada del Coeficient de la Distància Taxonòmica (opció UPGMA) obtinguda pel Mètode de Burnaby, per a 6 variables morfològiques externes a 11 espècies de capromiïds. El Coeficient de Correlació Cofenètica (r) va ser 0,86. Sigles de les espècies com a la Taula 1.

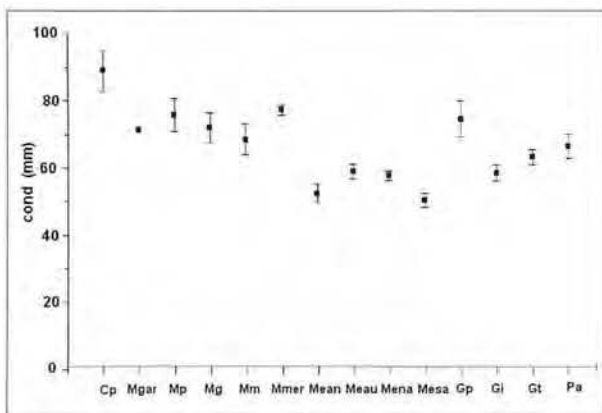


Fig. 5. Media (en mm) y desviación estándar de la longitud condilobasal (COND) en las 14 especies de capromiidos. Simbología de las especies en Tabla 1.

Fig. 5. Mitjana (en mm) i desviació típica de la llargària condilobasal (COND) a les 14 espècies de capromiïds. Sigles de les espècies com a la Taula 1.

más corta y poco prensil, de hábitos más terrestres; y las especies menos robustas, con cuerpos más estilizados, cola larga y prensil, de hábitos más arborícolas. El primer grupo es más diverso por los miembros que lo componen, mientras que, *Mysateles* y *Mesocapromys* muestran afinidades estrechas en la forma de su morfología externa y sólo varían en el tamaño.

Los análisis bivariados y multivariados de la morfología externa de los capromiidos discrimina bien a la mayoría de las especies y géneros. *M. gundlachi* y *M. prehensilis* son las especies que tienen una mayor similitud en casi todos sus caracteres, y ocupan posiciones muy cercanas en las proyecciones de ambos tipos de análisis. La separación morfológica de estas especies no es lo suficientemente amplia, como era de esperar, para especies diferentes y más bien presentan una diferenciación de nivel subespecífico, como fueron descritas inicialmente. En todos los análisis los tres ejemplares denominados como *Mysateles* sp. se ubicaron dentro de la dispersión de *M. melanurus* y deben ser reconocidos dentro de dicha especie. *G. ingrahami* y *G. thoracatus* también mostraron afinidad morfológica. A nivel de género, *Mysateles* y *Mesocapromys* son estructuralmente muy semejantes y esta relación de similitud aumenta al extraer el efecto de tamaño en los análisis.

Caracteres del cráneo

En la Tabla 3 se muestran las medidas de los 33 caracteres craneales utilizados. En el análisis de comparación de medias (Prueba t) y de varianza (prueba F) entre sexo para las 33 variables, solamente 2 caracteres presentan diferencias significativas entre las medias y ninguno para las varianzas y en las dos variables los mayores valores correspondieron a las hembras. El dimorfismo sexual en tamaño no fue apreciable y para el resto de los análisis se combinan los sexos.

Con excepción del arco preorbital (AP) que fue mayor en *G. browni*, *G. thoracatus* y *P. aedium* (criterio taxonómico importante respecto a los otros géneros cubanos) en el resto de las medidas craneales *C. pilorides* tiene los valores mayores. *M. garridoi* tiene la mayoría de los valores de las medidas craneales dentro de la amplitud de variación morfológica craneal que define a *Mysateles*. La dimensión condilobasal (COND) es una de las más importantes en taxonomía ya que refleja bien el tamaño corporal. La Fig. 5 muestra cómo varía en los capromiidos y las similares dimensiones para los miembros de un mismo género. La mayoría del resto de las variables del cráneo tienen la misma tendencia de variación entre las especies.

El análisis multivariado de los caracteres craneales se realizó en las 14 especies y con las 33 variables craneales. El CP-I aportó 75,8% de la variación, CP-II y CP-III lo hicieron en 5,8 y 2,3% de variación, respectivamente. Dado que el CP-I es considerado como un componente de tamaño corporal, tiene implícito las variaciones basadas en diferencias de tamaño. Una gran cantidad de caracteres contribuyeron con la variación del CP-I, evidenciado por las altas cargas de muchos de ellos, pero los principales aportes fueron: COND, AR, R, IO, CIGO, D y VFP. Para el CP-II los principales aportes fueron de AP, B, BU, ANORB, DHO y N; mientras que en el CP-III los caracteres ANCOA, ANPA, ANORB, DHF y NP son los más importantes.

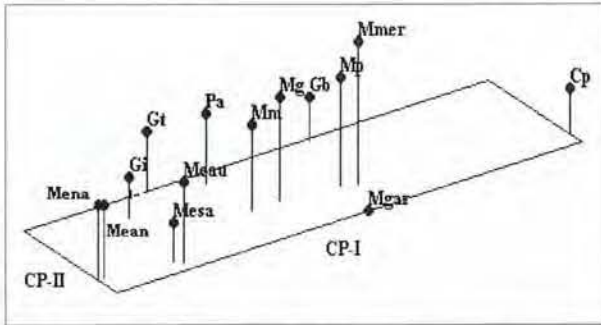


Fig. 6. Proyección tridimensional de los tres primeros Componentes Principales (CP) de 33 caracteres craneales. Datos estandarizados y matriz de correlación. Simbología de las especies en Tabla 1.

Fig. 6. Projecció tridimensional dels tres primers Components Principals (CP) de 33 caràcters cranians. Dades estandaritzades i matriu de correlació. Sigles de les espècies com a la Taula 1.

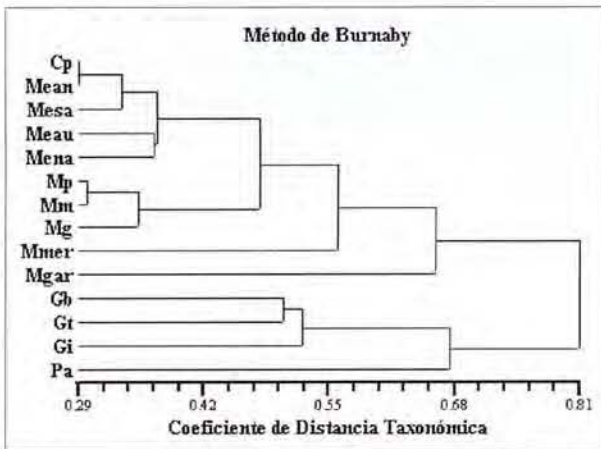


Fig. 8. Dendrograma calculado a partir de la matriz ajustada del Coeficiente de la Distancia Taxonómica (opción UPGMA) obtenida por el Método de Burnaby para 33 caracteres craneales (sin caracteres de la mandíbula) en 14 especies de capromiidos. El Coeficiente de Correlación Cofenética (r) fue 0,87. Simbología de las especies en Tabla 1.

Fig. 8. Dendrograma calculat a partir de la matriu ajustada del Coeficient de la Distància Taxonòmica (opció UPGMA) obtinguda pel Mètode de Burnaby per a 33 caràcters cranians (sense els caràcters de la mandíbula) a 14 espècies de capromiïds. El Coeficient de Correlació Cofenètica (r) fou 0,87. Sigles de les espècies com a la Taula 1.

La proyección tridimensional de los tres CP (Fig. 6) revela que en el eje del CP-I se extienden las especies de acuerdo con su dimensión corporal, por lo que se observa un gradiente bien definido en el que las especies del género *Mesocapromys* y *C. pilorides* ocupan los valores extremos de la distribución. Las especies de *Mysateles*, *Geocapromys* y *P. aedium* ocuparon el centro de este eje; y dentro de los géneros mantuvieron su relación. En el eje CP-II hay una marcada separación de las especies de *Mesocapromys*, *Mysateles* y *C. pilorides*, con relación a *Geocapromys* y *P. aedium* que ocupan el extremo superior de CP-II, expresando la variación en forma del cráneo. En la dimensión CP-III se observó que *M. garridoi* se separó del resto de las especies.

En la Fig. 7 se muestra el análisis de agrupamiento a partir de la Distancia Taxonómica y se evidencia que los agrupamientos tienen un alto componente de tamaño pues los tres grupos están asociados al tamaño grande,

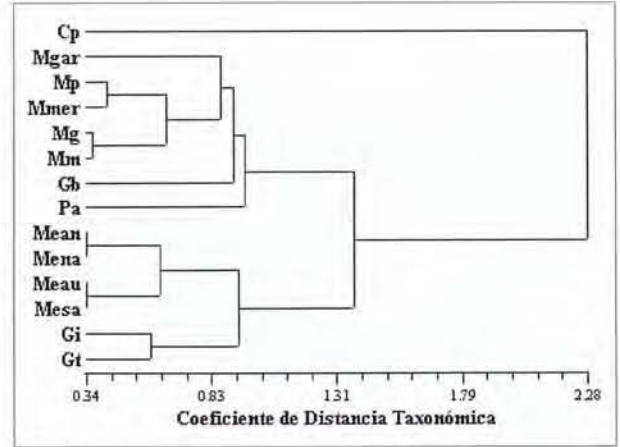


Fig. 7. Dendrograma calculado a partir de la Distancia Taxonómica de 33 caracteres craneales (sin caracteres de mandíbula) en 14 especies de capromiidos (opción UPGMA). El Coeficiente de Correlación Cofenética (r) fue 0,83. Simbología de las especies en Tabla 1.

Fig. 7. Dendrograma calculat a partir de la Distància Taxonòmica de 33 caràcters cranians (sense els caràcters de la mandíbula) a 14 espècies de capromiïds (opció UPGMA). El coeficient de Correlació Cofenètica (r) fou 0,83. Simbologia de las especies en Tabla 1.

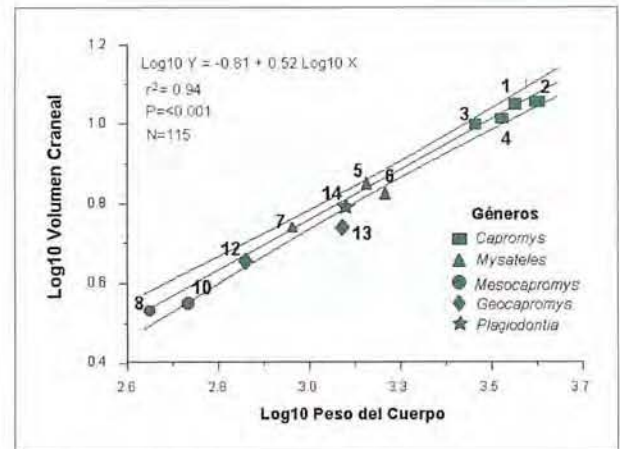


Fig. 9. Regresión del \log_{10} del volumen craneal (cm^3) contra los \log_{10} del peso corporal (g) para roedores capromiidos. Los puntos representan la media de las especies y los símbolos los géneros. 1, *Capromys p. pilorides*; 2, *Capromys p. ciprianoi*; 3, *Capromys p. relictus*; 4, *Capromys pilorides* (sensu lato); 5, *Mysateles prehensilis*; 6, *Mysateles gundlachi*; 7, *Mysateles melanurus*; 8, *Mesocapromys angelcabrerai*; 10, *Mesocapromys auritus*; 12, *Geocapromys ingrahami*; 13, *Geocapromys browni*; 14, *Plagiodontia aedium*.

Fig. 9. Regressió del \log_{10} del volum cranial (cm^3) respecte els \log_{10} del pes corporal (g) per a rosegadors capromiïds. Els punts representen les mitjanes de les espècies i els símbols els gèneros. 1, *Capromys p. pilorides*; 2, *Capromys p. ciprianoi*; 3, *Capromys p. relictus*; 4, *Capromys pilorides* (sensu lato); 5, *Mysateles prehensilis*; 6, *Mysateles gundlachi*; 7, *Mysateles melanurus*; 8, *Mesocapromys angelcabrerai*; 10, *Mesocapromys auritus*; 12, *Geocapromys ingrahami*; 13, *Geocapromys browni*; 14, *Plagiodontia aedium*.

mediano y pequeño del cráneo de las especies. Las variables que definen estos agrupamientos son las identificadas en el análisis de componentes principales para el CP I. Al aplicar el Método de Burnaby se obtuvo el dendrograma de la Fig. 8, que agrupó a las especies de acuerdo con la forma. Ahora las especies se separan en dos grandes grupos: las especies cubanas por un lado, con dos

subgrupos, uno con *C. pilorides* y las especies de *Mesocapromys* y el otro con las especies de *Mysateles*. Al igual que en el análisis de la morfología externa, al extraer el efecto de tamaño la relación fenética entre *Mysateles* y *Mesocapromys* fue mayor. Las especies del resto de las Antillas formaron el otro grupo, con las especies de *Geocapromys* en un subgrupo y con *P. aedium* por el otro. El Coeficiente de Correlación Cofenético fue adecuado (0,87). Este nuevo componente principal explica el 77,7% y el 10,2% de la variación en los primeros dos componentes.

También desde el punto de vista de la morfometría de los caracteres del cráneo, los 3 ejemplares denominados como *Mysateles* sp., se deben considerar como *M. melanurus*.

Volumen Craneal

Para 11 taxones y 115 especímenes de jufías con pesos conocidos, el tamaño del cerebro (expresado en volumen craneal) y el tamaño del cuerpo están funcionalmente relacionados por una tendencia lineal positiva (Fig. 9), expresada por la ecuación: $\text{Log}_{10} \text{Volumen} = -0,81 + 0,523 \text{Log}_{10} \text{Peso}$ (coeficiente de determinación de 0,88 y una correlación de 0,94). La distribución de las especies mostró la separación de *Capromys* con respecto a las otras especies, con los valores más altos de volumen cra-

neal para un tamaño del cuerpo dado. Los valores menores correspondieron a *Mesocapromys* y en el medio de la dispersión se ubican los otros géneros. La separación entre especies de diferentes géneros fue marcada.

Esta distribución avala la separación de las especies cubanas en más de un género, contrario al criterio de considerar a *Capromys* como único género para expresar la variación existente en la subfamilia Capromyinae en Cuba (Varona, 1974). Según Lande (1979), dentro de grupos de especies muy relacionadas el principal modo de evolución es, en principio, a través de las dimensiones del cerebro y del cuerpo, recalando el valor adaptativo del cerebro y su relación con la inteligencia y la significación selectiva del tamaño del cuerpo con respecto a la tasa metabólica, fecundidad, habilidad competitiva, etc.

En la Tabla 4 se muestran los datos de peso, longitud del cuerpo y volumen craneal de los taxones de caprómidos analizados, y los correspondientes valores del coeficiente de encefalización (E.Q.). Las tres subespecies de *C. pilorides*, *Mysateles prehensilis* y *M. melanurus* mostraron valores de E.Q. (Capromyidae) mayores a 1. Estas tres especies son las más abundantes y con mayor distribución entre los caprómidos cubanos y de las Antillas. Pudiera interpretarse que valores altos de encefalización entre los caprómidos, permiten a las especies un mayor éxito por la supervivencia ante factores ecológicos a que tienen que enfrentarse.

Especies	X ± DE (N)		X ± DE Volumen Endocraneal (cm ³)	E.Q.		
	Peso (g)	Cabeza+Cuerpo (mm)		Mammalia	Rodentia	Capromyidae
1- <i>Capromys pilorides pilorides</i>	3 908,9±1 161,1 (18)	497,7±56,7 (24)	12,74±1,9	0,509	0,682	1,114
2- <i>Capromys pilorides ciprianoi</i>	4 377,5±1 147,0 (12)	495,9±50,6 (12)	12,28±1,5	0,451	0,612	1,013
3- <i>Capromys pilorides relictus</i>	3 060,0±723,1 (7)	473,8±30,4 (7)	11,29±0,7	0,541	0,705	1,122
4- <i>Capromys pilorides (s. lato)</i>	3 913,2±1 147,2 (37)	489,4±31,1 (43)	12,10±1,7	0,483	0,647	1,075
5- <i>Mysateles prehensilis</i>	1 632,0±509,3 (25)	389,4±31,1 (27)	7,45±0,8	0,568	0,691	1,026
6- <i>Mysateles gundlachi</i>	1 757,3±406,7 (15)	370,2±37,7 (24)	7,02±0,1	0,507	0,622	0,930
7- <i>Mysateles melanurus</i>	1 172,7±209,1 (15)	343,5±13,4 (17)	6,22±0,4	0,606	0,711	1,017
8- <i>Mesocapromys angelcabrerai</i>	436,7±77,4 (6)	259,5±19,8 (6)	3,59±0,8	0,726	0,764	0,981
9- <i>Mesocapromys nanus</i>	-	201,8±28,7 (5)	3,59±0,3	-	-	-
10- <i>Mesocapromys auritus</i>	726,7±87,4 (3)	290,7±7,2 (3)	4,41±0,3	0,612	0,681	0,925
11- <i>Geocapromys thoracatus</i>	-	333,3±17,1 (6)	4,55±0,5	-	-	-
12- <i>Geocapromys ingrahami</i>	784,1±243,9 (7)	320,6±44,7 (10)	4,81±0,3	0,631	0,708	0,970
13- <i>Geocapromys browni</i>	1 776,4±392,1 (5)	388,7±46,9 (14)	6,40±0,6	0,459	0,564	0,844
14- <i>Plagiodontia aedium</i>	1 409,5±112,4 (2)	356,2±73,2 (5)	6,63±0,3	0,563	0,675	0,986
15- <i>Dasyprocta fuliginosa</i>	3 900,0±1 555,6 (3)	521,0±23,2 (3)	24,37±3,6	0,975	1,305	-
16- <i>Proechimys guyannensis</i>	220,0±84,8 (2)	247,5±55,8 (2)	2,51±0,1	0,843	0,823	-
17- <i>Proechimys longicaudatus</i>	307,6±88,5 (3)	218,3±34,0 (3)	3,02±0,03	0,791	0,802	-
18- <i>Cavia porcellus</i>	575,7±107,7 (3)	262,5±23,2 (3)	4,45±0,6	0,733	0,796	-

Nota : E.Q. (Mammalia) calculado a partir de la línea de regresión de la clase Mammalia; E. Q. (Rodentia) calculado a partir de la línea de regresión del orden Rodentia ; E. Q. (Capromyidae) calculado a partir de la línea de regresión de la familia Capromyidae.

Tabla 4. Peso corporal, longitud corporal y coeficientes de encefalización en roedores caprómidos y en 4 especies de roedores histricomorfos sudamericanos.

Taula 4. Pes corporal, llargària corporal i coeficients d'encefalització a rosegadors capromiïds i a quatre espècies de rosegadors histricomorfes sudamericans.

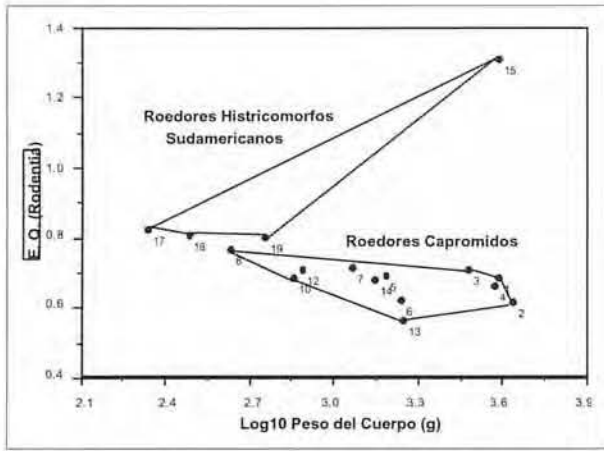


Fig. 10. Diagrama de dispersión del cociente de encefalización [E. Q. (Rodentia)] contra peso corporal en g (\log_{10}) para 4 histricomorfos sudamericanos y los roedores capromíidos. Simbología de las especies como en Figura 9 y 15, *Dasyprocta fuliginosa*; 16, *Proechimys guyannensis*; 17, *P. longicaudatus*; 18, *Cavia porcellus*.

Fig. 10. Diagrama de dispersió del coeficient d'encefalització [E. Q. (Rodentia)] respecte el pes corporal en g (\log_{10}) per a 4 histricomorfos sudamericans i els rosegadors capromíids. Sigles de les espècies com a les Figures 9 i 15, *Dasyprocta fuliginosa*; 16, *Proechimys guyannensis*; 17, *P. longicaudatus*; 18, *Cavia porcellus*.

Entre los capromíidos, *Capromys pilorides* es la especie que muestra mayor plasticidad ecológica, habita en una gran variedad de tipos de vegetación, se alimenta de una gran variedad de plantas y es la más abundante y mejor distribuida. Todas estas características pueden estar relacionadas con las presiones de selección que han favorecido un mayor tamaño relativo del cerebro en *C. pilorides*.

Al analizar los valores de E.Q. sobre la base de la ecuación para la clase Mammalia, Capromyidae muestra valores entre los más bajos dentro del orden Rodentia y definitivamente los más bajos dentro de Hystricognathi. Esto significa que los capromíidos tienen un tamaño del cerebro mucho menor que el valor promedio hipotético de la clase Mammalia, en comparación con otros roedores. Los valores de E.Q. (Rodentia) contra peso del cuerpo para cuatro histricomorfos de Sudamérica y los capromíidos, mostraron que estos últimos presentan una menor proporción de tamaño del cerebro para su peso corporal (Fig. 10). Al hacer el análisis de los valores de E. Q. (Mammalia) y el peso corporal de los capromíidos y los insectívoros de la familia Tenrecidae (Fig. 11), se ve que los capromíidos también muestran una relación del tamaño del cerebro con su peso corporal, semejante a la mostrada por esta familia de insectívoros primitivos (considerados como un grupo típico por su estructura cerebral básica o primitiva), y que muestran los menores valores de E.Q. para un peso del cuerpo dado entre los mamíferos. Los histricomorfos han sido considerados, en sentido general, como roedores con altos coeficientes de encefalización (Eisenberg, 1981; Pagel & Harvey, 1989). Los resultados en capromíidos muestran que los histricomorfos tienen una mayor amplitud de variación y los capromíidos (que viven en islas) una tendencia evolutiva diferente.

Los valores bajos de encefalización en los capromíidos con respecto a otros histricomorfos, pueden deberse a su evolución aislada en las Antillas, donde actuó la pre-

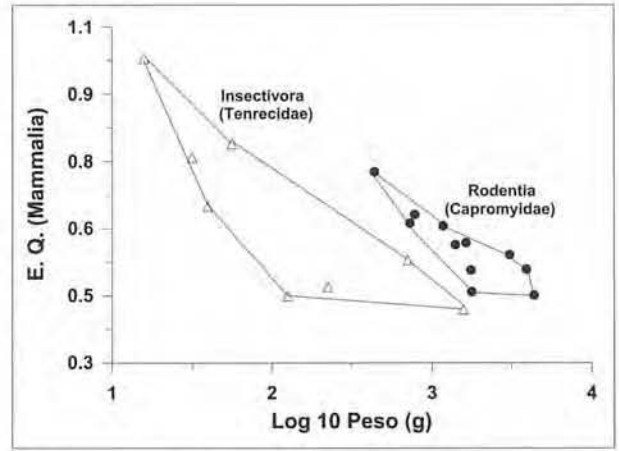


Fig. 11. Diagrama de dispersión del coeficiente de encefalización [E.Q. (Mammalia)] contra peso corporal (\log_{10}) para insectívoros tenrecíidos en comparación con roedores capromíidos. Los datos de Tenrecidae obtenidos de Eisenberg & Wilson (1981).

Fig. 11. Diagrama de dispersió del coeficient d'encefalització [E.Q. (Mammalia)] respecte el pes corporal (\log_{10}) per a insectívors tenrecíids en comparació amb els rosegadors capromíids. Les dades de Tenrecidae provenen d'Eisenberg & Wilson (1981)

sión selectiva de evolución sin la presencia de muchos depredadores, más abundantes en zonas continentales. El aislamiento produce especialización del nicho ecológico porque ayuda a evitar la posible competencia directa entre especies relacionadas. Resultados similares se han encontrado al comparar mamíferos de zonas continentales con los de islas (Jerison, 1973; Mace & Eisenberg, 1982). La baja encefalización también puede ser considerada como un carácter primitivo del grupo, comparable en valor a los insectívoros tenrecíidos. El tamaño relativo del cerebro tiende a incrementarse durante el tiempo filogenético, en las formas actuales se demuestra que tienden a poseer un grado de encefalización mayor que sus formas ancestrales (Jerison, 1973; Eisenberg, 1981).

Los capromíidos presentan un nicho trófico especializado, con modificaciones en la anatomía del aparato digestivo, que favorecen su alimentación casi exclusivamente a partir de las hojas de una gran variedad de plantas (disponibles de forma continua). Esto puede haber actuado también como presión selectiva para mantener los pequeños tamaños relativos del cerebro en los capromíidos, en comparación con otros roedores de mayor diversidad dietaria. Mace *et al.* (1981) han encontrado que en pequeños mamíferos (roedores y lagomorfos), las especies folívoras tienden a tener menor encefalización que las frugívoras, insectívoras, granívoras y generalistas, que involucran una estrategia de forrajeo más compleja para recursos menos disponibles todo el año y requieren de un gasto energético mayor.

Análisis Molecular

Los resultados aquí mostrados son la continuación y actualización de análisis moleculares previos (Woods *et al.*, 2001). Alguna información será repetida para mantener la integración de este trabajo. Las estimas de la diver-

gencia de secuencia de las primeras 415 bases del gen citocromo b mitocondrial se dan en la Tabla 5, con el índice 2-parámetros de Kimura (Kimura, 1980) y la distancia genética de Tamura-Nei, dentro y entre todos los taxones de capromidos examinados. La Tabla 6 muestra las estimas de los porcentajes de divergencia de secuencia y de distancia genética (Tamura & Nei, 1993) dentro y entre los principales grupos y géneros.

La divergencia de secuencia entre los taxones de Capromyidae osciló entre 0,4 y 21,7 %, con el nivel más bajo (0,4%) entre dos subespecies de *Capromys pilorides* (*ciprianoi* y *relictus*) de la Isla de la Juventud y similar al que fue observado dentro de las subespecies de *C. pilorides* ($X = 0,2\%$, amplitud 0-0,5%). Entre la subespecie de la Isla de Cuba, *Capromys pilorides pilorides* y las formas de la Isla de la Juventud la divergencia fue 1,8%. Un nivel similar (1,2%) fue observado entre la población de *Mysateles prehensilis* de la región occidental de Cuba y *Mysateles gundlachi* de la Isla de la juventud. Entre los capromidos que viven en diferentes islas, la divergencia fue de 6,5% entre *Geocapromys*

browni y *G. ingrahami*, mientras que la divergencia de *Plagiodontia aedium* con *G. browni* y *C. pilorides* fue de 21,7 y 12,6 % respectivamente (Tablas 5 y 6).

La divergencia entre *Mesocapromys angelcabrerai* y *Mysateles melanurus* fue 3,2%, pero fue 8,8 y 8,3% cuando se comparó esta última con *M. prehensilis* y *M. gundlachi*, respectivamente. El nivel de divergencia entre *C. pilorides* y las especies del género *Mysateles* varió entre 8,6 y 8,7% para *prehensilis* y *gundlachi* y 11,5% para *M. melanurus*, mientras que el nivel de divergencia entre *Capromys* y *M. angelcabrerai* fue 11,5%.

El espécimen referido *a priori* como *Capromys* sp. muestra una tendencia diferente y el grado de divergencia, con respecto a las otras subespecies de *Capromys* (entre 5,5 y 6,4%), es mayor que el esperado. Estos valores son muy altos si se tiene en cuenta que entre las subespecies de *C. pilorides* la variación fue entre 1,9 y 0,4%, por lo que deben ser considerados indicativos de especie diferente. El árbol que muestra las transversiones separa completamente a este taxón de las subespecies de *Capromys*

Taxon	Cpp	Cpc	Cpr	Csp	Mp	Mg	Gi	Gb	Pa	Mean	Mm	Msp
Cpp	0,000	0,017	0,018	0,061	0,095	0,095	0,140	0,153	0,144	0,137	0,137	0,134
Cpc	0,017	0,005	0,004	0,053	0,095	0,092	0,137	0,130	0,138	0,128	0,127	0,125
Cpr	0,019	0,004	0,002	0,055	0,093	0,093	0,138	0,131	0,142	0,129	0,128	0,125
Cpg ¹	0,064	0,055	0,056	—	0,081	0,075	0,140	0,143	0,137	0,094	0,111	0,106
Mp	0,099	0,100	0,097	0,084	—	0,012	0,133	0,142	0,134	0,086	0,081	0,077
Mg	0,099	0,096	0,097	0,077	0,012	0,003	0,139	0,148	0,140	0,089	0,086	0,077
Gi	0,145	0,142	0,143	0,147	0,136	0,142	0,000	0,064	0,180	0,158	0,144	0,139
Gb	0,140	0,138	0,139	0,153	0,150	0,157	0,065	—	0,204	0,142	0,131	0,132
Pa	0,148	0,142	0,147	0,142	0,136	0,143	0,188	0,217	—	0,166	0,165	0,158
Mean	0,147	0,137	0,138	0,099	0,088	0,091	0,165	0,151	0,174	0,030	0,030	0,035
Mm	0,147	0,136	0,137	0,118	0,083	0,088	0,149	0,138	0,172	0,030	0,011	0,013
Msp	0,143	0,134	0,134	0,112	0,079	0,079	0,143	0,139	0,164	0,035	0,013	

Tabla 5. Estimaciones de la divergencia en la secuencia basada en las primeras 415 bases del citocromo b para las especies y subespecies, con el índice 2-parámetros de Kimura encima de la diagonal y la distancia Tamura-Nei debajo de la diagonal. Simbología de las especies en Tabla 1.

Taula 5. Estimacions de la divergència en la seqüència de les primeres 415 bases del citocrom b per a les espècies i subespècies analitzades: l'índex 2-paràmetres de Kimura damunt la diagonal i la distància Tamura-Nei sota la diagonal. Simbologia de les espècies com a la Taula 1.

Taxones	Capromys	Mesocapromys	Mysateles A	Mysateles B	Geocapromys	Plagiodontia
Capromys	2,3	9,8	8,3	11,2	12,1	12,6
Mesocapromys	0,115	2,9	7,1	3,0	12,5	13,6
Mysateles A	0,095	0,078	1,2	7,5	12,4	12,5
Mysateles B	0,135	0,031	0,082	1,2	12,2	14,2
Geocapromys	0,143	0,149	0,146	0,142	6,0	16,2
Plagiodontia	0,145	0,160	0,142	0,167	0,198	-----

Tabla 6. Estimaciones de la divergencia en las primeras 415 bases del citocromo b dentro y entre géneros y para los clados de *Mysateles*. El porcentaje de la divergencia en la secuencia entre taxones está encima de la diagonal, dentro de los taxones está en la diagonal y la distancia genética de Tamura-Nei (Tamura & Nei, 1993) está debajo de la diagonal. *Mysateles A* incluye *M. prehensilis* y *M. gundlachi* y *Mysateles B* incluye *M. melanurus* y un espécimen *Mysateles* sp.

Taula 6. Estimacions de divergència a les primeres 415 bases del citocrom b, dintre i entre gèneres i als clades de *Mysateles*. El percentatge de divergència a la seqüència entre taxa és a damunt la diagonal, dintre dels taxa és a la diagonal, i la distància genètica de Tamura-Nei (Tamura & Nei, 1993) és per sota de la diagonal. *Mysateles A* inclou *M. prehensilis* i *M. gundlachi*, i *Mysateles B* inclou *M. melanurus* i un espècimen de *Mysateles* sp.

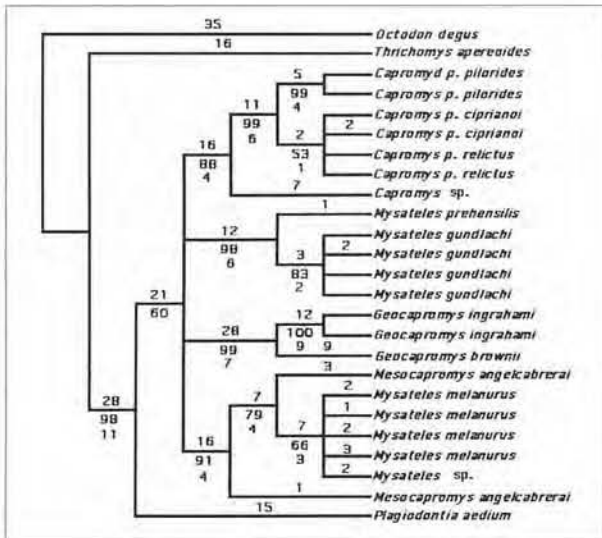


Fig. 12. Árbol consenso estricto de 48 árboles igualmente parsimoniosos de 258 pasos (CI = 0.554; RI = 0.786) de la relación entre capromiinos (se usaron los 110 caracteres filogenéticamente informativos de la secuencia de nucleótidos del gen citocromo b) y *Octodon degus* y *Thrichomys apereoides* como grupos externos. Valores de la longitud de las ramas mostradas encima de las ramas y los índices bootstrap y Bremer debajo.

Fig. 12. Àrbol de consens estricte de 48 arbres igualment parsimoniosos de 258 passes (CI = 0.554; RI = 0.786) de la relació entre els capromiïns (es varen emprar els 110 caràcters filogenèticament informatius de la seqüència de nucleòtids del citocrom b), emprant *Octodon degus* i *Thrichomys apereoides* com a grups externs. Valors de la llargària de les branques situades a damunt de les mateixes i valors de bootstrap a davall.

(Fig. 13). Se le denominará *Capromys* sp. nov.; sin embargo, para la definición de este posible taxón es necesario esperar la obtención de nuevos ejemplares y de información más precisa sobre el mismo. Este ejemplar, que es morfológicamente igual a *Capromys pilorides*, fue colectado en Cayo Ballenato del Medio, en el extremo este del Archipiélago Sabana-Camagüey. En su captura el cráneo fue deteriorado y hay referencias de que parte de las poblaciones de este cayo son introducidas.

El análisis de máxima parsimonia de los 110 sitios filogenéticamente informativos permitió obtener 48 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de árbol de 258 pasos. *Plagiodontia* es el único miembro en el clado basal y todos los otros taxones son incluidos en una politomía de cuatro clados. *Capromys* y *Geocapromys* forman clados monofiléticos; *Mysateles*, sin embargo se ubica en dos clados diferentes, uno que contiene a *M. prehensilis* y *M. gundlachi* y el segundo a *M. melanurus*, el espécimen identificado como *Mysateles* sp. y a *Mesocapromys angelcabrerai*. Los cuatro clados están bien soportados por los índices de *bootstrap* y de Bremer (Fig. 12).

La Fig. 13 es el árbol consenso estricto de 5 árboles igualmente parsimoniosos de 50 pasos, usándose sólo todas las transversiones con información filogenética, mostrando a *Capromys pilorides* como la más basal de las especies cubanas y la que divergió de *Plagiodontia*. El hecho de que *Capromys pilorides* y *Plagiodontia aedium* compartan el tipo de hígado multilobulado (único en mamíferos), avala la posible relación de filogenética entre ambas especies.

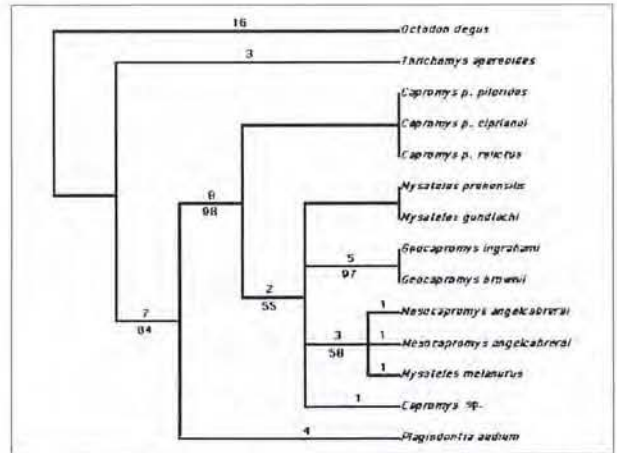


Fig. 13. Árbol consenso estricto de 5 árboles igualmente parsimoniosos de 50 pasos (CI = 0.780; RI = 0.823) de la relación entre capromiinos (se usaron solo las transversiones filogenéticamente informativas de la secuencia de nucleótidos del gen citocromo b) y *Octodon degus* y *Thrichomys apereoides* como grupos externos. Valores de la longitud de las ramas mostradas encima de las ramas y los índices bootstrap debajo.

Fig. 13. Àrbol de consens estricte de 5 arbres igualment parsimoniosos de 50 passes (CI = 0.780; RI = 0.823) de la relació entre els capromiïns (emprant només les transversions filogenèticament informatives de la seqüència de nucleòtids del citocrom b), emprant *Octodon degus* i *Thrichomys apereoides* com a grups externs. Valors de la llargària de les branques situades a damunt de les mateixes i valors de bootstrap a davall.

Aunque morfológica y conductualmente hay diferencias que soportan el reconocimiento de *C. pilorides ciprianoi* y *C. p. relictus* como distintas subespecies del N y del S de la Isla de la Juventud (Borroto *et al.*, 1992), genéticamente hay muy poca divergencia entre estas subespecies. Evaluar la divergencia molecular en subespecies, donde es posible el intercambio genético, es complicado. La categoría subespecífica muchas veces se considera como una categoría geográfica, ecológica e incluso de conservación, pero carece de la objetividad de la categoría de especie y por tanto su significado evolutivo debe ser evaluado con cuidado.

Las estimas de divergencia de secuencia y el análisis de parsimonia soportan el reconocimiento de las dos especies de *Geocapromys* vivientes. Sin embargo *Mysateles prehensilis* del occidente de Cuba y *M. gundlachi* de la Isla de la Juventud tienen ligeramente menos divergencia de secuencia que la observada entre *C. p. pilorides* de Cuba y *C. p. relictus* de la Isla de la Juventud. Estos dos taxones de *Mysateles* forman un clado monofilético y deberían ser reconocidas como subespecies de *Mysateles prehensilis* (*M. p. prehensilis* y *M. p. gundlachi*). Igualmente, el espécimen *Mysateles* sp. genéticamente es *M. melanurus*, cosa que concuerda con los resultados morfológicos.

El análisis de parsimonia ubicó las formas de *Mysateles* en dos clados distintos. *Mesocapromys angelcabrerai* es el taxón hermano de *Mysateles melanurus* en un clado; mientras que las dos subespecies de *Mysateles prehensilis* están en el otro (Fig. 12). El nivel de divergencia observado entre *Mesocapromys* y *Mysateles melanurus* (3,2%) sugiere que estos taxones son congénicos, siendo incluso de nivel semejante al de poblaciones de una

misma especie, a pesar de distinguirse perfectamente desde el punto de vista morfológico. Teniendo en cuenta este nivel de divergencia sería conveniente ubicar a *melanurus* en el género *Mesocapromys* y la similitud existente entre esta especie y *Mysateles prehensilis* sería explicada por un proceso de convergencia evolutiva. La amplitud de la variación morfológica del género *Mesocapromys* sería mayor, al mismo tiempo se acortaría la variación de *Mysateles*.

Plagiodontia aparece como el linaje basal de los caprómidos (Figs. 12 y 13) y los niveles de divergencia de secuencia soportan su reconocimiento como un género distinto. Una cuestión por dilucidar es cuántos otros géneros de roedores caprómidos están representados entre los taxones muestreados en este estudio. Una posibilidad pudiera ser que cada uno de los cuatro clados representa un género distinto (*Capromys*, *Mysateles*, *Geocapromys* y *Mesocapromys*, incluyendo a *Mysateles melanurus* en este último) la mayoría de los cuales son monotípicos. Sin embargo, el nivel de divergencia de secuencia observado en los 2-parámetros de Kimura (Tabla 5) están bien dentro de la amplitud y cerca de la media de 0,112 para especies de mamíferos congénicas reportada por Johns & Avise (1998). Adicionalmente, el nivel de la distancia de Tamura-Nei observados entre *Capromys* y *Mysateles prehensilis* están dentro de la observada entre especies de *Ctenomys* (Lessa & Cook, 1998) y están bien por debajo del nivel visto entre géneros de roedores equímidos (Lara *et al.*, 1996). No obstante, los procesos evolutivos, para alcanzar un cierto nivel de divergencia genética, son muy particulares de cada grupo y es de esperar que la naturaleza de las presiones de selección sean diferentes en las islas y en los continentes (Grant, 1998).

Los caprómidos, al igual que otros roedores histicognatos, tienen tasas metabólicas bajas, bajos coeficientes de encefalización, largos períodos de gestación, tasa reproductiva baja con crías en estado precocial y son longevos; por lo que, es probable que el reloj molecular en los caprómidos corra más despacio que en otros roedores. Aparentemente, en los roedores caprómidos existen diferencias entre la evolución molecular y la morfológica. Esto se evidenció previamente en los análisis enzimáticos y morfológicos (Camacho *et al.*, 1995) y ha sido hallado en otras especies de roedores (Zimmerman *et al.*, 1978; Nevo & Cleve, 1978; Avise & Aquadro, 1982; Nevo, 1985).

El nivel de divergencia genética observada en la transversión de la tercera posición entre todos los pares de comparaciones es usado para estimar la divergencia en el tiempo (Irwin *et al.*, 1991). Diferentes relojes moleculares para el citocromo b han sido sugeridos (Irwin *et al.*, 1991; Smith & Patton, 1993), pero la selección apropiada es problemática. Aquí se siguió el criterio de Smith & Patton (1993) de 1,8%/millón de años, como la tasa que encontraron con mejor correspondencia con los datos fósiles para histicognatos de la familia Ctenomyidae (Lessa & Cook, 1998).

Estos datos moleculares sugieren que *Plagiodontia* en La Hispaniola divergió de otros roedores caprómidos hace alrededor de 20 Ma (millones de años) y *Geocapromys* se separó aproximadamente hace 17 Ma. *Mesocapromys* (incluyendo *melanurus*), *Mysateles* y *Capromys* divergieron entre 17 y 19 Ma. Entre especies, la menor divergencia se da entre *Mesocapromys angelcabrerai* y *M.*

melanurus (4,3 ma) y la mayor entre *Plagiodontia* y las dos especies de *Geocapromys* (23,3 y 21,7 Ma). La divergencia entre las formas de *Capromys* pertenecientes a la Isla de la Juventud y de la Isla de Cuba ocurrió hace alrededor de 2,4 Ma; mientras que entre los taxones de *Mysateles* de la Isla de Cuba y la Isla de la Juventud la separación ocurrió hace alrededor de 0,8 Ma.

Nuevo arreglo taxonómico para las especies recientes

No obstante que el análisis morfológico y molecular se realizó en las especies de caprómidos recientes de las subfamilias Plagidontinae y Capromyinae, y sobre esta última recaen las novedades del arreglo taxonómico, es conveniente incluir todas las especies y los géneros (fósiles y vivientes) de la Familia Capromyidae, así como la actualización de la sinonimia de géneros y subgéneros, parcialmente referida en Woods (1993). En letras negras se señalan las novedades de este nuevo arreglo taxonómico.

Familia Capromyidae Desmarest, 1822

Subfamilia Capromyinae Smith, 1842

Género *Capromys* Desmarest, 1822

(incluye *Procapromys* Chapman, 1901;

Macrocapromys Arredondo, 1958 y

Paleocapromys Varona & Arredondo, 1979)

†*Capromys acevedo* Arredondo, 1958

†*Capromys antiquus* Varona & Arredondo, 1979

†*Capromys arredondo* Varona, 1984

†*Capromys latus* Varona & Arredondo, 1979

†*Capromys pappus* Varona, 1984b

†*Capromys robustus* Varona & Arredondo, 1979

Capromys pilorides (Say, 1822).

C. pilorides pilorides (Say, 1822).

C. pilorides relictus G. M. Allen, 1911.

C. pilorides ciprianoi Borroto, Camacho & Ramos, 1992.

C. pilorides gundlachianus Varona, 1983.

C. pilorides doceleguas Varona, 1980.

Capromys sp. 1 (Cayo Ballenato del Medio, Camaguey, Cuba)

†*Capromys* sp. 2 (Islas Caimán)

Género *Mysateles* Lesson, 1842

(incluye *Brachycapromys* Varona & Arredondo, 1979 y

Leptocapromys Kratochvíl, Rodríguez & Barus, 1978)

Mysateles garridoi (Varona, 1970)

†*Mysateles jaumei* (Varona & Arredondo, 1979)

Mysateles meridionalis (Varona, 1986)

Mysateles prehensilis (Poeppig, 1824)

M. prehensilis gundlachi (Chapman, 1901). *stat. nov.*

M. prehensilis prehensilis (Poeppig, 1824)

Género *Mesocapromys* (Varona 1970)

(incluye *Paracapromys* Kratochvíl, Rodríguez & Barus,

1978; *Pygmaeocapromys* Varona, 1979 y *Stenocapromys* Varona & Arredondo, 1979)

Mesocapromys angelcabrerai (Varona, 1979)

Mesocapromys auritus (Varona, 1970)

†*Mesocapromys barbouri* (Varona & Arredondo, 1979)

- †*Mesocapromys beatrizae* (Varona & Arredondo, 1979)
- †*Mesocapromys delicatus* (Varona & Arredondo, 1979)
- †*Mesocapromys gracilis* (Varona & Arredondo, 1979)
- †*Mesocapromys kraglievichi* (Varona & Arredondo, 1979)
- Mesocapromys melanurus* (Poey en Peters, 1865). *comb. nov.*
- †*Mesocapromys minimus* (Varona & Arredondo, 1979)
- Mesocapromys nanus* (G. M. Allen, 1917)
- Mesocapromys sanfelipensis*, (Varona en Varona & Garrido, 1970)
- †*Mesocapromys silvai* (Varona & Arredondo, 1979)

Género *Geocapromys* Chapman, 1901
(incluye *Synodontomys* Allen, 1917)

- Geocapromys browni* (Fischer, 1830)
- †*Geocapromys columbianus* (Chapman, 1892)
- †*Geocapromys megas*¹ (Varona & Arredondo, 1979)
- †*Geocapromys pleistocenicus* (Arredondo, 1958)
- Geocapromys thoracatus* (True, 1888)
- Geocapromys ingrahami* (J. A. Allen, 1891)
- G.i. abaconis* Lawrence, 1934
- G.i. ingrahami* (Allen, 1891)
- G.i. irrectus* Lawrence, 1934
- †*Geocapromys* sp. (Islas Caimán)

Subfamilia Plagiodontinae Ellerman, 1949

Género *Plagiodontia* F. Cuvier, 1836
(incluye *Hyperplagiodontia* Rimoli, 1976)

- Plagiodontia aedium* F. Cuvier, 1836.
- P. a. aedium* F. Cuvier, 1836
- P. a. hylaeum* (Miller, 1927)
- †*Plagiodontia araeum* Ray, 1964
- †*Plagiodontia ipnaeum* Johnson, 1948
- †*Plagiodontia spelaeum* Miller, 1929
- †*Plagiodontia velozii* Rimoli, 1976

Género *Rhizoplalagiodontia* Woods, 1989

- †*Rhizoplalagiodontia lemkei* Woods, 1989
- Subfamilia Isolobodontinae Woods, 1989

Género *Isolobodon* Allen, 1916
(incluye *Aphaetretus* Miller, 1922 y
Ithyodontia Miller, 1922)

- †*Isolobodon portoricensis* Allen, 1916
- †*Isolobodon montanus* (Miller, 1922)

Género *Zazamys* MacPhee e Iturralde-Vinent, 1995

- †*Zazamys veronicae* MacPhee & Iturralde-Vinent, 1995

Subfamilia Hexolobodontinae Woods, 1989
Género *Hexolobodon* Miller 1929

- †*Hexolobodon phenax* Miller, 1929
- †*Hexolobodon poolei* Rimoli, 1976
- †*Hexolobodon* sp. (La Hispaniola)

¹ Según Díaz-Franco (2001) *G. megas* es sinónimo de *Capromys pilorides*.

† Especie descrita como fósil

DISCUSIÓN GENERAL

Integración de los resultados morfológicos

Por primera vez la sistemática de los caprómidos es estudiada en todas las especies vivientes, con tamaños de muestras grandes y con varios métodos de análisis. La utilización de diferentes caracteres de la morfología permite conocer el grado de variación a distintos niveles de integración morfológica, y sometidos a diferentes presiones selectivas (en naturaleza, intensidad y dirección). Los caracteres de la morfología externa están sometidos más fácilmente a la acción directa de los factores del ambiente que el cráneo, el cual soporta elaboradas estructuras tróficas (músculatura masticatoria y dentición), el cerebro y los órganos de los sentidos, todos de importancia vital para los organismos y su interacción con el ambiente. Según Harvey & Bennett (1983) el tamaño del cuerpo responde más fácilmente a la selección que el tamaño del cerebro, en el tiempo evolutivo. Cambios en el volumen craneal, vinculan al sistema nervioso central y tienen un gran significado evolutivo. Otros caracteres anatómicos y sus diferencias entre especies (hígado, cuerpos lúteos, número de vértebras caudales, báculo) abordados en Borroto (2002), representan otro nivel de integridad que es considerado de importancia en la sistemática de taxones superiores (Mayr & Ashlock, 1991). Esta representatividad de diferentes niveles de integración morfológica, analizados por diferentes métodos, resultó en un grado alto de congruencia taxonómica, que permite llegar a conclusiones sólidas y objetivas con respecto a la sistemática de los caprómidos y justifican reevaluar algunos *status* específicos y mantener los géneros *Capromys*, *Mesocapromys*, *Mysateles*, *Geocapromys* y *Plagiodontia* para las especies vivientes de caprómidos.

Capromys, tal y como se evidencia en todos los análisis morfométricos realizados, es una entidad taxonómica bien definida y diferenciada de los otros géneros, que ocupa los extremos superiores de las distribuciones en el espacio morfológico. Actualmente este género tiene una sola especie viviente (*C. pilorides*), pero han sido descritas otras 6 especies fósiles para Cuba. Una forma fósil de *Capromys* se ha reportado para las Islas Caimán y está en proceso de ser descrita como una especie nueva (Morgan, 1994). Aquí se descubre otro nuevo taxón viviente, pendiente de descripción, que por sus características, puede ser considerada una especie críptica, con morfología semejante a *C. pilorides*, pero molecularmente divergente.

Capromys pilorides ha sido considerada por mucho tiempo como la especie más representativa de la familia. Sin embargo, lejos de mostrar caracteres que son comunes en el resto de las especies de la misma familia, muestra peculiaridades. Más generalizados son los caracteres presentes en *Mysateles* y *Mesocapromys*, que agrupan un mayor número de especies con una mayor relación fenética.

Mysateles ocupa una posición intermedia en el espacio morfológico y solo muestra los valores mayores en caracteres relacionados con la cola. En algunos análisis comparte esa posición con *Geocapromys* y *Plagiodontia* (volumen craneal) y en aspectos más relacionados al

tamaño que a la forma. La gran similitud de *Mysateles* y *Mesocapromys* en aspectos morfológicos y anatómicos justifica el criterio de su relación fenética estrecha, aunque deben ser considerados como géneros distintos por sus diferencias en hábitos y conducta, así como algunos caracteres craneales importantes.

Las especies de *Mysateles* mostraron una estrecha relación. La afinidad entre *M. prehensilis* y *M. gundlachi* (descrita como subespecies de *prehensilis*) es grande en caracteres externos, cráneo y volumen craneal. Varona (1986) propuso su separación, basado en caracteres de báculo. *M. meridionalis* tiene estrecha afinidad con *M. prehensilis* en caracteres craneales, aunque el pequeño tamaño de muestra disponible puede influir en estos resultados y es necesario profundizar en el conocimiento de esta especie.

M. garridoi es una especie con grandes incógnitas, por haber sido descrita como del género *Capromys*, a partir de un animal muerto momificado, encontrado en un cayo sin nombre al NW de Cayo Largo, cuyo cráneo no tenía mandíbula. Sin embargo, en los análisis de los caracteres craneales ocupa una posición bien definida que avala su *status* específico y su posición en el género *Mysateles*. De ser cierta esta posición genérica, sería la primera especie de *Mysateles* descrita para un cayo, fuera de la Isla de Cuba y de la Isla de la Juventud. No fue posible evaluar la encefalización por no disponer de los datos de peso corporal y talla, pero Kratochvíl *et al.* (1980) dan el valor del volumen craneal de *M. garridoi* en 9,0 cm³, mayor que la amplitud mostrada por las especies de *Mysateles* (5,5-8,0 cm³).

Mesocapromys agrupa las especies de menor talla y peso corporal, muestra los valores menores en la mayoría de los caracteres craneales y ocupa el límite inferior de la distribución espacial en todos los análisis morfológicos realizados. Morfológicamente *Mesocapromys* y *Mysateles* son los géneros más relacionados, sobre todo en caracteres externos, número de vértebras de la cola y anatomía, mientras que en caracteres craneales existe un solapamiento menor entre ambos géneros. El espacio morfológico entre las especies de *Mesocapromys* fue mayor que el observado en *Mysateles*. *Mesocapromys melanurus* (*comb. nov.*) aumenta la amplitud de los caracteres morfológicos del género.

Geocapromys ocupó un espacio morfológico intermedio en casi todos los caracteres y análisis. Sin duda constituye un género diferente; aunque sus especies estuvieron agrupadas en *Capromys* por mucho tiempo. Desde el punto de vista del tamaño comparten el espacio morfológico de los caracteres craneales con *Mesocapromys*, *Mysateles* y *Plagiodontia* en los diagramas bivariados, por lo que muestran la mayor amplitud de variación. En el espacio multivariado ocupan una posición intermedia (CP-I) entre *Mesocapromys* y *Mysateles*, solapándose ligeramente en los extremos de la distribución de estos dos géneros cubanos y siempre relativamente cerca de *Plagiodontia*; en el otro componente mostraron una definida separación. Las tres especies de *Geocapromys* se separan perfectamente en todos los análisis, mientras que, contrario a lo que se ha considerado, *G. thoracatus* es más afín fenéticamente a *G. ingrahami* que a *G. browni*, de la que fue considerada una subespecie (Morgan, 1985).

Plagiodontia presenta caracteres cualitativos diferenciales marcados, principalmente el patrón de los pliegues del esmalte en los molares, que muestra un ángulo de 45° con respecto al eje del cuerpo, mientras que en el resto de los géneros este ángulo es de 90° (Woods & Howland, 1979). Este carácter es muy importante para ubicar a *Plagiodontia* en otra subfamilia (*Plagiodontinae*). Su mayor afinidad fenética, en la mayoría de los análisis, es con las especies de *Geocapromys*, coincidiendo con los resultados de Woods (1989b) en un análisis cladístico de caracteres craneales, dentales y musculares. No obstante, la similitud en el tipo de hígado reticulado con *Capromys* es una incógnita por resolver.

A nivel de subgénero se propone simplificar la sistemática de *Capromyinae*, teniendo en cuenta el carácter subjetivo de este nivel taxonómico y porque dentro de los géneros no existe la suficiente variación morfológica como para hacer subdivisiones.

Implicaciones de los datos de secuencia en el arreglo sistemático, la biogeografía y la historia evolutiva

En las novedades del arreglo taxonómico propuesto, la divergencia de la secuencia de nucleótidos del gen citocromo b fue muy importante. La divergencia de secuencia encontrada entre las formas de *Mysateles* de la Isla de Cuba (*prehensilis*) y la de la isla de la Juventud (*gundlachi*) no soporta mantenerlas como especies distintas, al igual que su similitud morfológica, por lo que deben ser reconocidas como dos subespecies de *M. prehensilis*. En el arreglo taxonómico se considera a *Mysateles prehensilis gundlachi* como *status novus* teniendo en cuenta que por años fue considerada como especies y el cambio constituye una nueva alteración del rango taxonómico (Winston, 1999).

Se propone *Mesocapromys melanurus* (*combinatio nova*) sobre la base del bajo nivel de divergencia en la secuencia de nucleótidos con respecto a *Mesocapromys angelcabrerai* (3,2 %) que sugiere que son especies congénicas y forman un clado monofilético bien soportado. La similitud morfológica entre *Mesocapromys melanurus* (*comb. nov.*) y *Mysateles prehensilis* se explicaría por procesos de convergencia al explotar hábitats muy similares y estaríamos en presencia de otra especie críptica, sólo detectada molecularmente.

Los datos moleculares son los únicos analizados para *Capromys sp. nov.*, pero el nivel de divergencia en la secuencia con respecto a *Capromys pilorides* (*sensu lato*) es lo suficientemente grande como para que no existan dudas de que constituye un nuevo taxón. Este espécimen mostró dos transversiones más que el resto de las subespecies de *Capromys*, compartidas con el resto de los géneros. Las transversiones ocurren con menos frecuencia que las transiciones y toma más tiempo acumular divergencia por transversión (Hillis & Moritz, 1990; Lara *et al.*, 1996).

La politomía de 4 clados monofiléticos a partir de *Plagiodontia*, bien soportados estadísticamente, justifica molecularmente que se consideren los géneros *Capromys*, *Mysateles*, *Mesocapromys* y *Geocapromys* (la diferenciación morfológica obtenida en los análisis fenéticos también apoya este criterio), aunque el nivel de divergencia es menor que en otros grupos de roedores y

mamíferos (Lara *et al.*, 1996; Lessa & Cook, 1998; Johns & Avice, 1998), y es difícil hacer comparaciones cuando la tasa de divergencia varía entre los diferentes grupos (Hillis & Moritz, 1990).

El origen y dispersión de los caprómidos desde el sur, con La Hispaniola y Puerto Rico como centros de irradiación adaptativa fue propuesto por Woods (1989b, 1989c), mientras que el descubrimiento de *Zazamys veronicae* en Cuba confirma la presencia de caprómidos bien definidos en la parte más occidental de las Antillas en épocas tan lejanas como el Mioceno Temprano (MacPhee & Iturralde-Vinent, 1995).

Iturralde-Vinent & MacPhee (1999) proponen una nueva distribución e interrelación de las tierras del Caribe durante el Cenozoico y plantean que hace 33-35 millones de años la Cresta de Aves estaba emergida y conectaba a las Grandes Antillas con el norte de Sudamérica. A esta unidad de tierra, que pudo llegar hasta la parte central de Cuba, la denominan GAARlandia. Woods (1989 b) propuso una unión similar basada en la interpretación geológica de Holcombe & Moore (1977) y Holcombe & Edgar (1990), quienes sugieren que la Cresta de Aves estuvo emergida hasta el Mioceno Temprano. Esta unión de las Antillas con Sudamérica pudo haber representado una oportunidad para la dispersión de los proto-caprómidos hacia las Antillas (Woods, 1989b e Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999). Hedges (2001) plantea que es polémico y especulativo el hecho de considerar a la Cresta de Aves como un cinturón continuo de tierra o un collar de islas separadas por el mar y al mismo tiempo que fuera la vía principal o única para la dispersión de la biota antillana, sin tener en cuenta la dispersión por el mar.

La hipótesis de que el centro de la evolución de los caprómidos fue la región de la Cresta de Aves, Puerto Rico y La Hispaniola, se confirma con el hecho de que *Plagiodontia* es la especie más basal de los caprómidos vivientes y es exclusiva de La Hispaniola.

La calibración del reloj molecular para el citocromo b es problemática. En base al reloj de Smith & Patton (1993), *Plagiodontia* divergió del resto de los caprómidos aproximadamente 20 millones de años atrás. Si la estima de los eventos vicariantes de GAARlandia (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999) es correcta, la estima de esta divergencia sería algo más de 12 o 13 millones de años más tardía. Si colocamos el reloj molecular para los caprómidos sobre la base de la vicarianza de La Hispaniola en GAARlandia (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999) en 33 millones de años, entonces se puede recalibrar el reloj molecular del citocromo b y recalcular el tiempo de divergencia. Asumiendo que *Plagiodontia* se separara del resto de los caprómidos hace 33 millones de años, entonces *Geocapromys*, con una mayor distribución geográfica, divergió del resto de las formas aproximadamente al mismo tiempo. Al igual que *Plagiodontia*, *Geocapromys* es un clado distinto y bien definido de acuerdo con los datos moleculares, a pesar de la similitud morfológica encontrada entre ambos grupos en un análisis filogenético (Woods, 1989b).

Dentro de la radiación de las jutías cubanas la separación ocurrió en diferentes momentos. Por un lado el clado *Capromys* (*sensu lato*) y por el otro el de las jutías del género *Mesocapromys* se apartaron del resto de los caprómidos hace alrededor de 16,5 millones de años. Estos clados son fácilmente discernibles.

La jutía carabalí del norte de la Isla de la Juventud (*Mysateles gundlachi*) divergió de la forma representada en la Isla de Cuba (*Mysateles prehensilis*) hace menos de 1,32 millones de años, pero este tiempo no parece suficiente como para que pueda ser considerada una especie válida, por lo que debe ser denominada como *Mysateles prehensilis gundlachi*. Esto puede implicar que entre Cuba y la Isla de la Juventud los eventos vicariantes fueron incompletos durante el Pleistoceno Medio al Tardío, cuando el nivel del mar fluctuó y esta forma de jutía pudo ocupar una zona de bosque continuo en los momentos de bajos niveles del mar. Sin embargo, *Capromys pilorides* (*relictus* + *ciprianoi*) de la Isla de la Juventud divergió de la forma de Cuba (*C. p. pilorides*) hace 3,96 millones de años, lo que indica un evento vicariante más completo.

Congruencia entre los análisis morfológicos y moleculares

Una de las grandes polémicas de los estudios sistemáticos contemporáneos es el grado de congruencia entre los análisis morfológicos y moleculares (Patterson, 1987; Moritz & Hillis, 1990; Patterson *et al.*, 1993). En este análisis de la sistemática de Capromyidae se observa congruencia entre los resultados morfológicos y los moleculares. Los cinco géneros de Capromyidae, la similitud entre las especies congenéricas y la posición subespecífica de *Mysateles prehensilis gundlachi* se justifican por ambos tipos de análisis. Solamente en la nueva combinación *Mesocapromys melanurus* se pudiera decir que hay incongruencia, teniendo en cuenta la similitud morfológica de esta especie con *Mysateles prehensilis* y los criterios taxonómicos existentes hasta ahora para definir a este último género. Sin embargo, la inclusión de *melanurus* en *Mysateles* ampliaba el diagnóstico del género y ocupaba el límite inferior de la distribución de los caracteres morfológicos, pero en contacto con el extremo superior de la distribución del género *Mesocapromys*. Con esta nueva combinación y con respecto a la distribución de los caracteres morfológicos, se reduce la amplitud del género *Mysateles* en sus límites inferiores y se incrementa la de *Mesocapromys* en sus límites superiores.

CONCLUSIONES

Para las especies vivientes de la familia Capromyidae deben ser reconocidos los géneros *Capromys*, *Mysateles*, *Mesocapromys*, *Geocapromys* y *Plagiodontia*, como entidades bien definidas morfológica y molecularmente y sin separación subgenérica.

La especie críptica *Capromys sp. nov.* a partir del estudio molecular se identifica como un nuevo taxón. Los resultados moleculares justifican la nueva combinación *Mesocapromys melanurus* y puede ser considerada también como una especie críptica. *Mysateles prehensilis gundlachi* debe retomar el *status* de subespecie de *M. prehensilis*, por no existir suficiente divergencia fenética y filogenética que justifiquen su condición específica. *Mysateles garridoi* es una especie bien definida en varios aspectos craneales y debe ser reconocida como tal y en

esta posición genérica. *Mysateles meridionalis* debe mantenerse como una especie válida. *Capromys pilorides* es una entidad morfológica y molecular bien definida, con una gran divergencia del resto de las especies. Las relaciones fenéticas justifican mantener las subespecies de *C. pilorides*. Las tres especies de *Geocapromys* (*browni*, *ingrahami* y *thoracatus*) están bien definidas morfológica y molecularmente. Filogenéticamente, *Plagiodontia* es la forma más basal de los caprómidos y confirma la hipótesis de que los caprómidos evolucionaron a partir de la parte Central de las Antillas Mayores (La Hispaniola).

AGRADECIMIENTOS

Este artículo es un resumen de la tesis de Doctor en Ciencias Biológicas de uno de los autores (RBP) y trabajo de varios años, y por tanto un gran número de colegas contribuyeron de una u otra forma y se reflejan en la tesis. Agradezco a muchas personas. A los coautores, mis tutores y asesores Charles Woods y Bill Kilpatrick por su tiempo y comprensión, a Charles y su esposa Missy, por su trato familiar, hospitalidad y apoyo en todos estos años de amistad y colaboración; por sus enseñanzas y orientaciones en el campo de la mastozoología y en las jufías del Caribe; a Bill por su ayuda en el laboratorio de la Universidad de Vermont, sus orientaciones en los análisis moleculares, sus oportunas respuestas a mis dudas y su hospitalidad. A todos los colegas curadores de varios museos de historia natural de EE. UU, que me perdonen por no mencionarlos a todos aquí. A los organizadores del Simposio "Insular Vertebrate Evolution, celebrado en Mallorca en Septiembre del 2003, J. A. Alcover, P. Bover, D. Ramis, y otros, que posibilitaron la participación y la publicación de este trabajo. A mi familia.

BIBLIOGRAFÍA

- Allen, G.M. 1911. Mammals of the West Indies. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Univ.*, 54: 173-263.
- Anderson, S., Woods, C.A., Morgan, G.S. & Oliver, W.L. 1983. *Geocapromys browni*. *Mammalian Species*, 201: 1-5.
- Awise, J.C. & Aquadro, C.F. 1982. A comparative summary of genetic distance in the vertebrates. *Evolutionary Biology*, 15: 151-185.
- Bibb, M.J., van Etten, R.A., Wright, C.T., Walberg, M.W. & Clayton, D.A. 1981. Sequence and gene organization of mouse mitochondrial DNA. *Cell*, 26: 167-180.
- Blin, N. & Stafford, D.W. 1976. A general method for isolating high molecular weight DNA from eukaryotes. *Nucleic Acids Research*, 3: 2303-2308.
- Borroto, R. 2002. *Sistemática de las jufías vivientes de las Antillas (Rodentia: Capromyidae)*. Tesis en Opción al Grado Científico de Doctor en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología y Sistemática, CITMA. C. Habana, 100 pag + 30 fig. + 16 tablas + 6 anex.
- Borroto, R., Camacho, A. & Ramos, I. 1992. Variation in three populations of *Capromys pilorides* (Rodentia: Capromyidae), and the description of a new subspecies from the south of Isle of Youth (Cuba). *Miscellanea Zoologica Hungarica*, 7: 87-99.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.
- Burnaby, T.P. 1966. Growth-invariant discriminant functions and generalized distances. *Biometrics*, 22: 96-110.
- Camacho, A., Borroto, R. & Ramos, I. 1995. Los caprómidos de Cuba: estado actual y perspectivas de las investigaciones sobre su sistemática. *Marmosiana*, 1: 43-56.
- Darlington, P.J. 1938. The origin of the fauna of the Greater Antilles, with discussion of dispersal of animal over water and through the air. *Quarterly Review of Biology*, 13: 274-300.
- Días-Franco, S. 2001. Situación taxonómica de *Geocapromys megas* (Rodentia: Capromyidae). *Caribbean Journal of Science*, 37 (1-2): 72-80.
- Eisenberg, J.F. 1981. *The mammalian radiation. An analysis of trends in evolution, adaptation and behavior*. The University of Chicago Press. Chicago. 610 pag.
- Eisenberg, J.F. & Wilson, D.E. 1978. Relative brain size and feeding strategies in the Chiroptera. *Evolution*, 32: 740-751.
- Eriksson, T. 1997. *Autodecay. Version 3.03*. Botaniska Institutionen, Stockholm University. Stockholm.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39: 783-791.
- Grant, P.R. (ed.). 1998. *Evolution on Islands*. Oxford University Press. Oxford. 319 pp.
- Hall, E.R. & Kelson, K.R. 1959. *The mammals of North America*. Vol. I and II. The Ronald Press Company. New York, USA. 1083 pp.
- Harvey, P.H. & Bennett, P.M. 1983. Brain size, energetics, ecology and life history patterns. *Nature*, 306: 314-315.
- Hedges, S.B. 2001. Biogeography of the West Indies: An overview. In Woods, C.A. (ed.), *Biogeography of the West Indies*: 15-33. 2da Edición, CRC Press. Boca de Ratón.
- Hillis, D.M. & Moritz, C. (eds.). 1990. *Molecular Systematics*. Sinauer Assoc. In.. Sunderland, Massachusetts. 588 pp.
- Holcombe, T.L. & Edgar, N.T. 1990. Late Cretaceous and Cenozoic evolution of Caribbean ridges and rises with special reference to paleogeography. In Azzaroli, A. (ed.), *Biogeographical Aspects of Insularity*: 611-626. Accademia Nazionale dei Lincei. Rome.
- Holcombe, T.L. & Moore, W.S. 1977. Paleocurrents in the eastern Caribbean: geologic evidence and implications. *Marine Geology*, 23: 35-56.
- Irwin, D., Kocher, T.D. & Wilson, A.C. 1991. Evolution of the cytochrome b gene of mammals. *J. Mol. Evol.*, 32: 128-144.
- Iturralde-Vinent, M. A. & MacPhee, R.D.E. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 238: 1-95.
- Jerison, H.J. 1973. *Evolution of the brain and intelligence*. Academic Press. London. 482 pp.
- Johns, G.C. & Awise, J.C. 1998. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates from the mitochondrial cytochrome b gene. *Mol. Biol. Evol.*, 15: 1481-1490.
- Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.*, 16: 111-120.
- Kratochvíl, J.L., Rodríguez, L. & Barut, V. 1978. Capromyinae (Rodentia) of Cuba. I. *Acta Sc. Nat., Brno*, 12 (11): 1-60.
- Kratochvíl, J. L., Rodríguez, L. & Barut, V. 1980. Capromyinae (Rodentia) of Cuba. II. *Acta Sc. Nat., Brno*, 14 (3): 1-46.
- Lande, R. 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution*, 33 (1): 402-416.
- Lara, M.C., Patton, J.L. & da Silva, M.N. 1996. The simultaneous diversification of South American echimyid rodents (Hystriognathi) based on complete cytochrome b sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 5: 403-413.
- Lessa, E.P. & Cook, J.A. 1998. The molecular phylogenetics of tuco-tucos (genus *Ctenomys*, Rodentia: Octodontidae) suggests an early burst of speciation. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 9: 88-99.
- Longmire, J.L., Ambrose, R.E., Brown, N.C., Cade, T.J., Maechtle, T., Seegar, W.S., Ward, E.P. & White, C.M. 1991. Use of sex-linked minisatellite fragments to investigate genetic differences and migration of North American populations of the peregrine

- falcon (*Falco peregrinus*). In Burke, T., Dolf, G., Jeffreys, A. & Wolf, R. (eds.), *DNA Fingerprinting: Approaches and Applications*: 217-229. Birkhauser Press, Basel, Switzerland.
- Mace, G.M. & Eisenberg, J.F. 1982. Competition, niche specialization and the evolution of brain size in the genus *Peromyscus*. *Biol. J. Linnean Soc.*, 17: 243-257.
- Mace, G.M., Harvey, P.H. & Clutton-Brock, T.H. 1981. Brain size and ecology in small mammals. *J. Zool.*, 193: 33-354.
- MacPhee, R.D.E. & Iturralde-Vinent, M.A. 1995. Origin of the Greater Antilles land mammals fauna, 1. New tertiary fossil from Cuba and Puerto Rico. *Amer. Mus. Novitates*, 3141: 1-31.
- Maniatis, T., Fritsch, E.F. & Sambrook, J. 1982. *Molecular Cloning*. Cold Spring Harbor Laboratory, Cold Spring Harbor, NY. 303 pp.
- Marcus, L.F. 1990. Traditional Morphometrics. In Rohlf, F.J. & Bookstein, F. (eds.), *Proceeding of the Michigan Morphometrics Workshop*: 77-122. Special Publication No. 2. University of Michigan, Museum of Zoology, Ann Arbor. 380 pp.
- Mayr, E. & Ashlock, P.D. 1991. *Principles of systematic zoology*. 2da edition. MacGraw-Hill, Inc. New York. 475 pp.
- Morh, E. 1939. Die Baum- und Ferkelratten - Gattungen *Capromys* Desmarest (sens. ampl.) und *Plagidontia* Cuvier. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, 48: 48-118.
- Morgan, G.S. 1985. Taxonomic status and relationships of the Swan Island hutia, *Geocapromys thoracatus* (Mammalia: Rodentia: Capromyidae), and the zoogeography of the Swan Islands vertebrate fauna. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 98 (1): 29-46.
- Morgan, G.S. 1989. *Geocapromys thoracatus*. *Mammalian Species*, 341: 1-5.
- Morgan, G.S. 1994. Late Quaternary fossil vertebrates from the Cayman Island. In Brunt, M.A. & Davies, J.E. (eds.), *The Cayman Island: Natural History and Biogeography*: 465-508. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Morgan, G.S. & Woods, C.A. 1986. Extinction and zoogeography of West Indian land mammals. *Biol. J. Linnean Soc.*, 28: 167-203.
- Moritz, C. & Hillis, D.M. 1990. Molecular systematics: context and controversies. In Hillis, D.M. & Moritz, C. (eds.), *Molecular Systematics*: 1-10. Sinauer Assoc. In. Sunderland, Massachusetts. 588 pp.
- Nevo, E. 1985. Genetic differentiation and speciation in spiny mice, *Acomys*. *Acta Zool. Fennica*, 170: 131-136.
- Nevo, E. & Cleve, H. 1978. Genetic differentiation during speciation. *Nature*, 275: 125-126.
- Pagel, M.D. & Harvey, P.H. 1989. Taxonomic differences in the scaling of brain on body weight among mammals. *Science*, 244: 1589-1593.
- Patterson, C. (ed.). 1987. *Molecules and morphology in evolution: Conflict or compromise?* Cambridge University Press. Cambridge.
- Patterson, C., Williams, D.M. & Humphries, C.J. 1993. Congruence between molecular and morphological phylogenies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 24: 153-188.
- Rohlf, F.J. 1994. *NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System*. Exeter Software. New York.
- Saiki, R.K., Gelfand, D.H., Stoffel, S., Scharf, J., Higuchi, R., Horn, G.T., Mullis, K.B. & Erlich, H.A. 1988. Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. *Science*, 239: 487-491.
- Sibley, C.G. & Ahlquist, J.E. 1981. The phylogeny and relationships of the ratite birds as indicated by DNA-DNA hybridization. In Scudder, G.G.E. & Reveal, J.L. (eds.), *Evolution Today*: 301-335. Carnegie-Mellon University, Pittsburgh, PA.
- Simpson, G.G. 1956. Zoogeography of the West Indian land mammals. *Amer. Mus. Novitates*, 1759: 1-28
- Smith, M.F. & Patton, J.L. 1993. The diversification of South American murid rodents: Evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biol. J. Linnean Soc.*, 50: 149-177.
- Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. 1973. *Numerical taxonomy*. Freeman. San Francisco. 573 pp.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. Third edition. W.H. Freeman and Company. New York. 885 pp.
- Sullivan, J., Markert, J., & Kilpatrick, C.W. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Syst. Biol.*, 46: 426-440.
- Swofford, D.L. 1999. *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods)*. Version 4.0b4. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Tamura, K. & Nei, M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Mol. Biol. Evol.*, 10: 512-526.
- Varona, L.S. 1970a. Nueva especie y nuevo subgénero de *Capromys* (Rodentia: Caviomorpha) de Cuba. *Poeyana*, 73: 1-18.
- Varona, L.S. 1970b. Descripción de un nueva especie de *Capromys* del sur de Cuba (Rodentia: Caviomorpha). *Poeyana*, 74: 1-16.
- Varona, L.S. 1974. *Catálogo de los mamíferos vivientes y extinguidos de las Antillas*. Instituto de Zoología de la Academia de Ciencias de Cuba. La Habana. 139 pp.
- Varona, L.S. 1979. Subgénero y especie nuevos de *Capromys* (Rodentia: Caviomorpha) para Cuba. *Poeyana*, 194: 1-33.
- Varona, L.S. 1986. Táxones del subgénero *Mysateles* en la Isla de la Juventud, Cuba. Descripción de una nueva especie (Rodentia; Capromyidae; *Capromys*). *Poeyana*, 315: 1-11.
- Varona, L.S. & Garrido, O.H. 1970. Vertebrados de los cayos de San Felipe, Cuba, incluyendo una nueva especie de jutía. *Poeyana*, 75: 1-26.
- Williams, E.E. 1989. Old problems and new opportunities in West Indian biogeography. In Woods, C.A. (ed.), *Biogeography of the West Indies, Past, Present and Future*: 1-46. Sandhill Crane Press. Gainesville, FL.
- Winston, J.E. 1999. *Describing species: practical taxonomic procedure for biologists*. Columbian University Press. New York. 518 pp.
- Woods, C.A. (ed.). 1989a. *Biogeography of the West Indies, Past, Present and Future*. Sandhill Crane Press. Gainesville, FL. 878 pp.
- Woods, C.A. 1989b. The biogeography of West Indian Rodents. In Woods, C.A. (ed.), *Biogeography of the West Indies, Past, Present and Future*: 741-798. Sandhill Crane Press. Gainesville, FL.
- Woods, C.A. 1989c. A new capromyid rodent from Haiti; the origin, evolution and extinction of West Indian rodents and their bearing on the origin of New World hystricognaths. *Los Angeles County Mus., Sci. Ser.*, 33: 59-89.
- Woods, C.A. 1990. The fossil and Recent land mammals of the West Indies: an analysis of the origin, evolution and extinction of an insular fauna. In Azzaroli, A. (ed.), *Biogeographical Aspects of Insularity*: 641-680. Accademia Nazionale dei Lincei. Rome. 840 pp.
- Woods, C.A. 1993. Suborder Hystricognathi. In Wilson, D.E. & Reeder, D.M. (eds.), *Mammal Species of the World: A taxonomic and Geographic Reference*, 2nd ed.: 771-806. Smithsonian Institution Press. Washington, DC.
- Woods, C.A. & Sergile, F.E. 2001. *Biogeography of the West Indies. Patterns and Perspectives*. 2nd edition. CRC Press. Boca de Raton, FL. 582 pp.
- Woods, C.A. & Howland, E.B. 1979. Adaptive radiation of Capromyid rodents: anatomy of the masticatory apparatus. *J. Mammal.*, 60 (1): 95-116.
- Woods, C.A. & Ottenwalder, J.A. 1992. *The Natural History of Southern Haiti*. Florida Museum of Natural History. Gainesville, Florida. 211 pp.
- Woods, C.A., Ottenwalder, J.A. & Oliver, W. 1986. Lost mammals of the Greater Antilles; the summarized findings of a ten weeks field survey of the Dominican Republic, Haiti and Puerto Rico. *Dodo, Jersey Wildlife. Pres. Trust*, 22: 23-42.
- Woods, C.A., Borroto, R. & Kilpatrick, C.W. 2001. Insular patterns and radiations of West Indian rodents. In Woods, C.A. & Sergile, F.E. (eds.), *Biogeography of the West Indies*. 2da Edición: 335-353. CRC Press. Boca de Raton, FL. 583 pp.
- Zimmerman, G.E., Kilpatrick, C. & Hart, B.J. 1978. The genetics of speciation in the rodent genus *Peromyscus*. *Evolution*, 32: 565-579.