



(*C.p.r.*), *C. p. gundlachianus* (*C.p.g.*), *C. p. doceleguas* (*C.p.d.*) e individuos de los Canarreos y del Golfo de Ana María (*C.p.ssp.*).

Cuando los individuos fueron agrupados por tipo de vegetación se observa que aquellos que habitan los bosques semidecuidos y siempreverdes tienden a ser mayores que aquellos que habitan en manglares ($F_{3, 204} = 5,3$, $P < 0,001$). La misma tendencia fue observada en la isla principal de Cuba e Isla de la Juventud, aunque en la isla de Cuba las diferencias en el tamaño del centroide entre individuos que habitan ambos tipos de hábitat fue más marcada y significativa que en los de I. de la Juventud (Figura 8 A). Al analizar exclusivamente los individuos asociados a manglares se obtuvieron diferencias significativas ($F_{2, 104} = 5,3$, $P < 0,01$), los individuos de I. de la Juventud fueron significativamente mayores que los que habitan en pequeños cayos, aunque estos últimos no difieren de los que habitan la isla principal de Cuba (Figura 8 B).

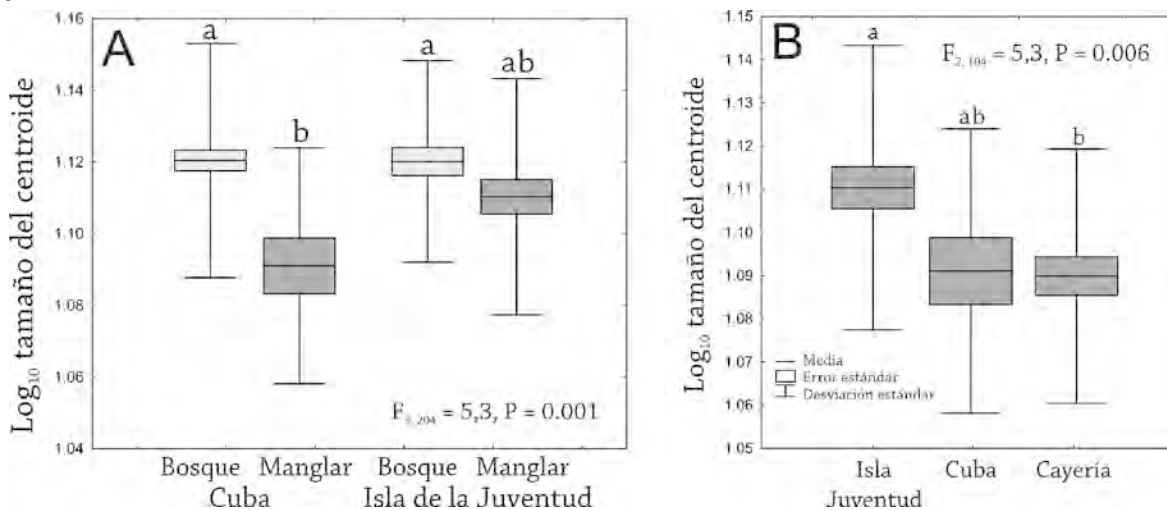


Figura 8. Variación en el Log_{10} del tamaño del centroide entre individuos que habitan bosques y manglares en la Isla de Cuba e Isla de la Juventud (A), y entre individuos que habitan manglares en tres regiones geográficas (B). Muestras con letras diferentes difieren a $P < 0,05$ según la prueba de comparación múltiple de Tukey.

En *Capromys pilorides* existe una tendencia al incremento del tamaño del centroide con la altitud y la distancia a la costa, aunque esta relación no fue significativa (Anexo 3). Se observó relación significativa del tamaño del centroide con el rango diurno medio de la temperatura ($r = -0,319$, $P = 0,009$), la temperatura máxima del mes más cálido ($r = -0,305$, $P = 0,012$), el rango anual de temperaturas ($r = -0,349$, $P = 0,004$), la estacionalidad de la precipitación ($r = -0,296$, $P = 0,015$) y la precipitación del trimestre más cálido ($r = 0,300$, $P = 0,014$). Al parecer las jutías tienden a presentar menores tallas en aquellos sitios con mayores valores de temperatura y mayor variación anual de temperatura (Figura 9 A) y precipitación (Figura 9 B).

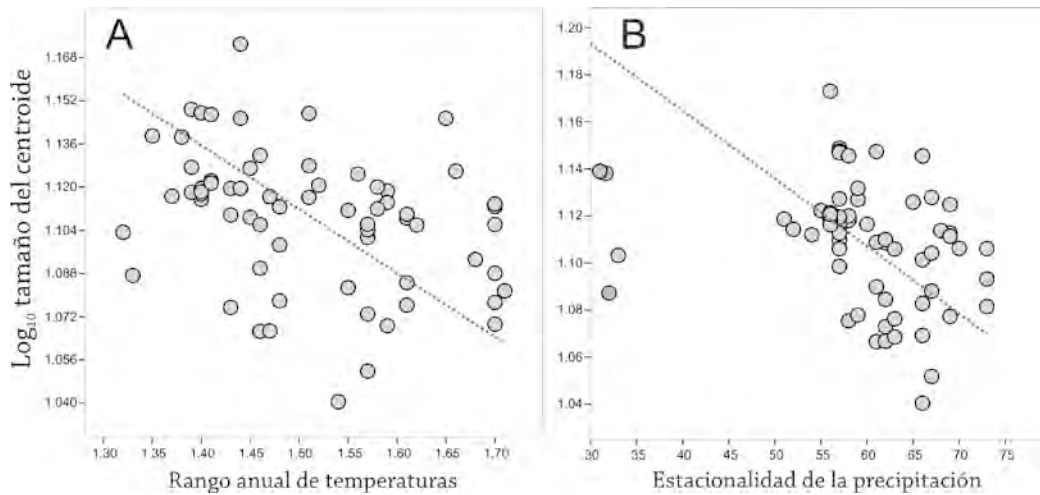


Figura 9. Relación entre el Log_{10} del tamaño del centroide con el rango anual de temperatura (A) y la estacionalidad de las precipitaciones (B).

4.1.2. Variación en la forma del cráneo

Se obtuvieron 34 componentes principales de los cuales los 20 primeros explican más del 92% de la varianza de la forma del cráneo. La dispersión de los individuos entre el primer componente (15,4% de la forma) y el segundo (11,8%) muestra una notable superposición en la forma del cráneo entre todas las subespecies (Figura 10). El primer componente describe ligeros cambios relacionados con longitud rostral, así como de la amplitud del neurocráneo y de la porción posterior del arco cigomático.

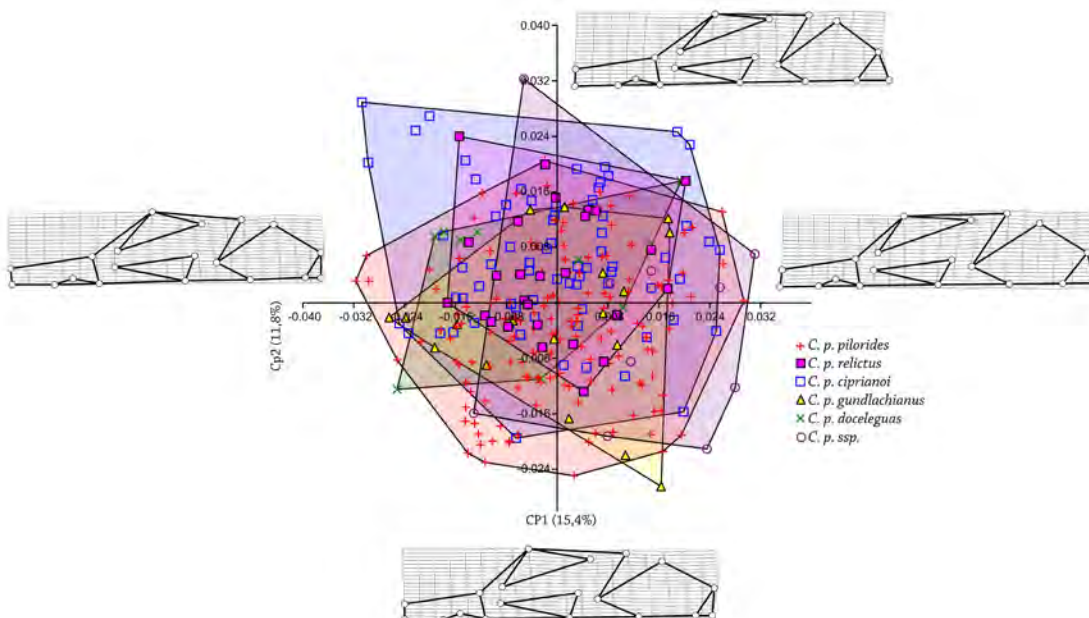


Figura 10. Dispersión de los individuos en los dos primeros componentes principales de la matriz de forma. Las rejillas de deformación ilustran las formas del cráneo en los extremos de



los ejes. Las subespecies se indican con diferentes símbolos y los individuos se encuentran agrupados dentro de polígonos mínimos convexos.

El análisis multivariante de varianza (MANOVA) indicó diferencias significativas entre los individuos de las diferentes regiones geográficas. Al igual que ocurre con el tamaño del cráneo, en *Capromys pilorides* no existe dimorfismo sexual en la forma del cráneo (Tabla 2), por lo que los sexos fueron combinados en los posteriores análisis. El tamaño del cráneo, determinado por el tamaño del centroide, tuvo un efecto significativo sobre la forma (Wilks' Lambda = 0,32, $F_{34, 252} = 15,51$, $P < 0,0001$) y explica 5,48% de la variación observada en la forma del cráneo. Cuando los individuos se agruparon en tres regiones geográficas, el efecto alométrico fue significativo en las tres regiones, aunque fue mayor en individuos que habitan los cayos (Tabla 3). Los individuos de mayor tamaño tienden a presentar formas de los cráneos más gráciles, con mayor longitud del rostro y menor amplitud cigomática (Figura 11).

Tabla 2. Análisis multivariante de varianza (MANOVA) de sexo y región para la forma del cráneo en *Capromys pilorides*. Como variables dependientes se utilizaron los primeros 17 componente principales (“relative warps”) que explicaron 87,5% de la variación en la forma.

Efectos	Wilks' λ	F	g.l.	P
Región geográfica	0.311446	6.755	51, 718	< 0,00001
Sexo	0.948741	0.765	17, 241	0.731
Región x sexo	0.801511	1.086	51, 718	0.319

Tabla 3. Resultado de la regresión multivariada entre la forma del cráneo y el tamaño del centroide para individuos de *Capromys pilorides* agrupados en tres regiones geográficas, N: tamaño de muestra y %var., porcentaje de la varianza explicada por el tamaño del centroide.

N - Región	Wilks' Lambda	F	g.l. ₁	g.l. ₂	P	%var.
148 - Cuba	0,21	11,88	34	133	< 0,0001	7,7
98 - Isla de la Juventud	0,27	4,93	34	63	< 0,0001	3,4
40 - Cayería	0,02	7,92	34	4	0,02	11,3

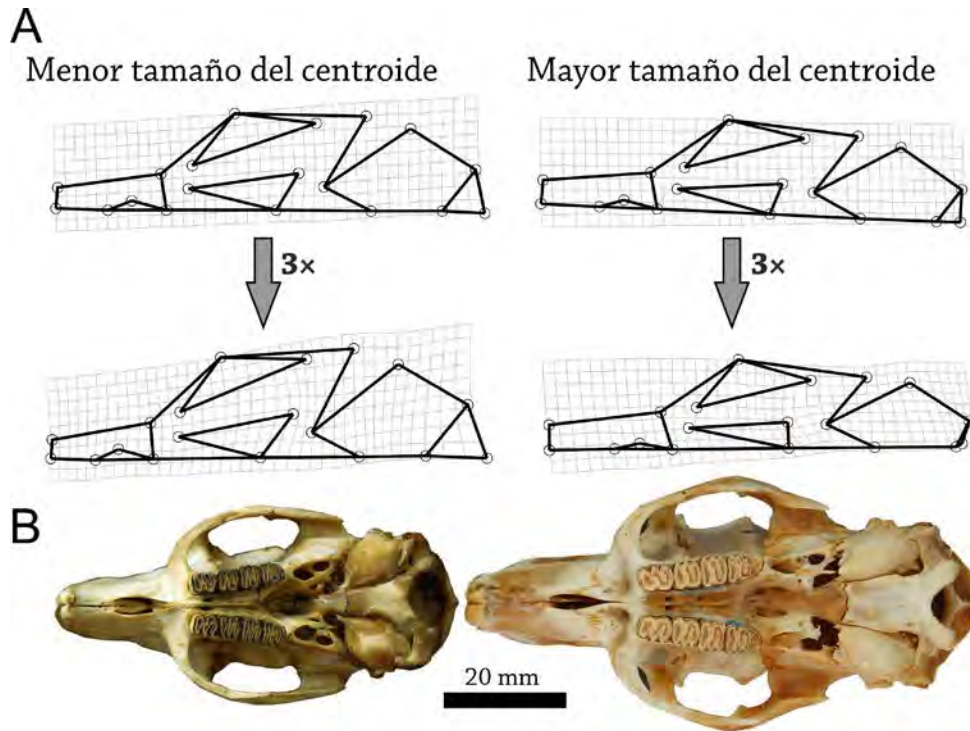


Figura 11. Efecto alométrico del tamaño del centroide sobre la forma del cráneo de *Capromys pilorides* en vista ventral. A. Las rejillas de deformación ilustran los valores extremos en los tamaños del centroide. B. Muestra de dos especímenes extremos en el tamaño del centroide y forma del cráneo, a la izquierda hembra de Ciénaga de Zapata (número de catálogo 1.505); derecha, hembra de Península de Guanahacabibes (1.448).

Se obtuvieron diferencias significativas en la forma del cráneo entre subespecies (Wilk's $\lambda = 0,27$; $F_{45, 1224} = 8,69$, $P < 0,0001$); no obstante las pruebas pareadas de Hotelling indican no significación ($P > 0,05$) entre *C. p. relictus* vs *C. p. gundlachianus*, *C. p. relictus* vs *C. p. ssp.* y entre *C. p. doceleguas* vs *C. p. ssp.*, además cuando se eliminó el efecto del tamaño del cráneo no existió diferencias entre *C. p. ciprianoi* vs *C. p. doceleguas*. El porcentaje de clasificación de los individuos basados en la forma del cráneo se muestra en la Tabla 4. El porcentaje de clasificación correcta fue bajo (inferior al 50%) evidenciando una elevada superposición en la forma del cráneo entre las subespecies. Sólo *C. p. gundlachianus* y *C. p. pilorides* presentan porcentajes superiores a 60%; el mayor valor fue 72,2% en *C. p. gundlachianus* cuando se utilizó la forma eliminando el efecto alométrico del tamaño. La distribución de los individuos en el espacio de las dos primeras variables canónicas mostró un notable solapamiento entre las subespecies, tanto con los datos de forma originales como cuando se usaron los datos corrigiendo el efecto del tamaño (Figura 12).



Tabla 4. Matriz del análisis discriminante mostrando el porcentaje de clasificación empleando validación cruzada (Jackknife) de seis subespecies de *Capromys pilorides* para la forma del cráneo y la forma después de controlar el efecto del tamaño.

Subespecie	Grupo asignado						Total
	C.p. cip.	C.p. doc.	C.p. gun.	C.p. pil.	C.p. rel.	C.p. ssp.	
C.p. cip.	49,30	9,86	4,23	18,31	16,90	1,41	71
C.p. doc.	20,00	50,00	0	10,00	20,00	0	10
C.p. gun.	5,56	5,56	61,11	11,11	16,67	0	18
C.p. pil.	4,73	8,78	3,38	62,84	4,73	15,54	148
C.p. rel.	14,81	3,70	18,52	7,41	48,15	7,41	27
C.p. ssp.	9,09	9,09	0	27,27	9,09	45,45	11
Datos corregidos por el tamaño del centroide							
C.p. cip.	49,30	11,27	2,82	11,27	15,49	9,86	71
C.p. doc.	30,00	40,00	0	10,00	20,00	0	10
C.p. gun.	0	5,56	72,22	5,56	16,67	0	18
C.p. pil.	3,38	8,78	2,70	63,51	3,38	18,24	148
C.p. rel.	22,22	3,70	7,41	11,11	48,15	7,41	27
C.p. ssp.	9,09	9,09	0,00	27,27	9,09	45,45	11

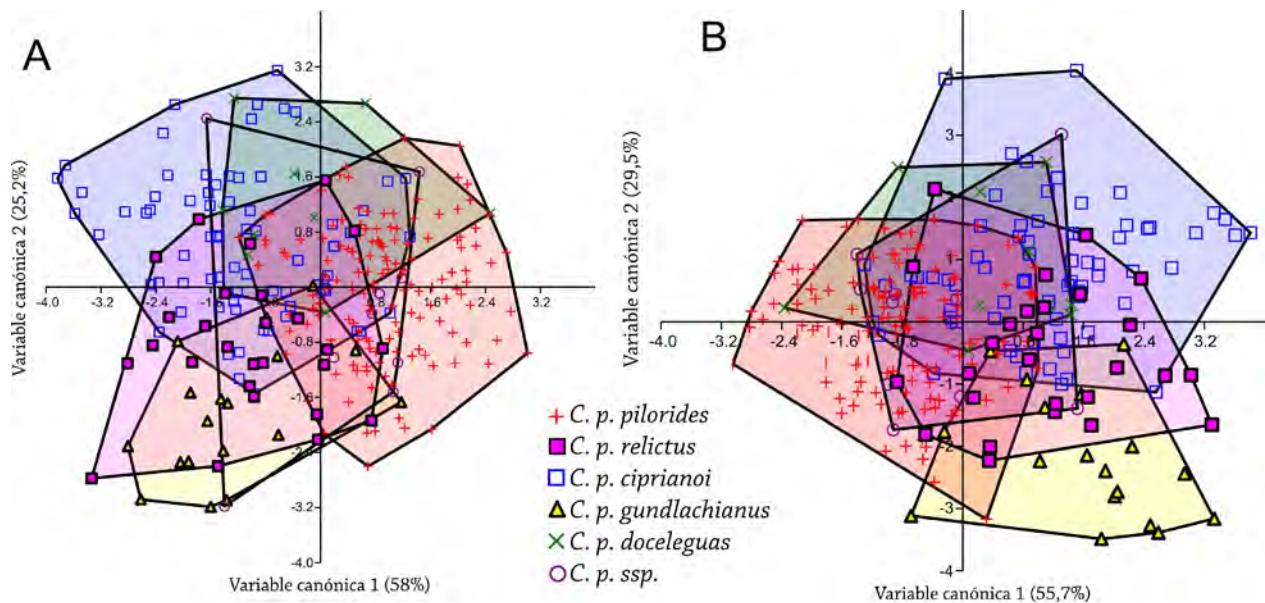


Figura 12. Dispersión de los individuos de las cinco subespecies de *Capromys pilorides* en el espacio de las dos primeras variables canónicas, A. datos originales y B. datos corregidos por el tamaño del centroide.

La prueba de Mantel indica que no existe correlación entre la variación en la forma del cráneo y la distancia geográfica ($r = -0,122$, $P = 0,87$). El fenograma basado en la forma del cráneo



muestra cuatro grupos morfológicos: A. Archipiélago de los Canarreos, B. Archipiélago de Sabana, C. la isla principal de Cuba e Isla de la Juventud y D. individuos de cayos del Golfo de Ana María y del Archipiélago Jardines de la Reina (Figura 13). Los individuos de los Canarreos y del Archipiélago de Sabana presentan las formas más divergentes. Dentro del grupo C se destaca los individuos de Ciénaga de Zapata que difiere del resto de los de la isla principal, así como la elevada similitud entre las poblaciones del sur y el norte de la isla de la Juventud que es mayor o similar a la observada entre localidades dentro de la isla de Cuba.

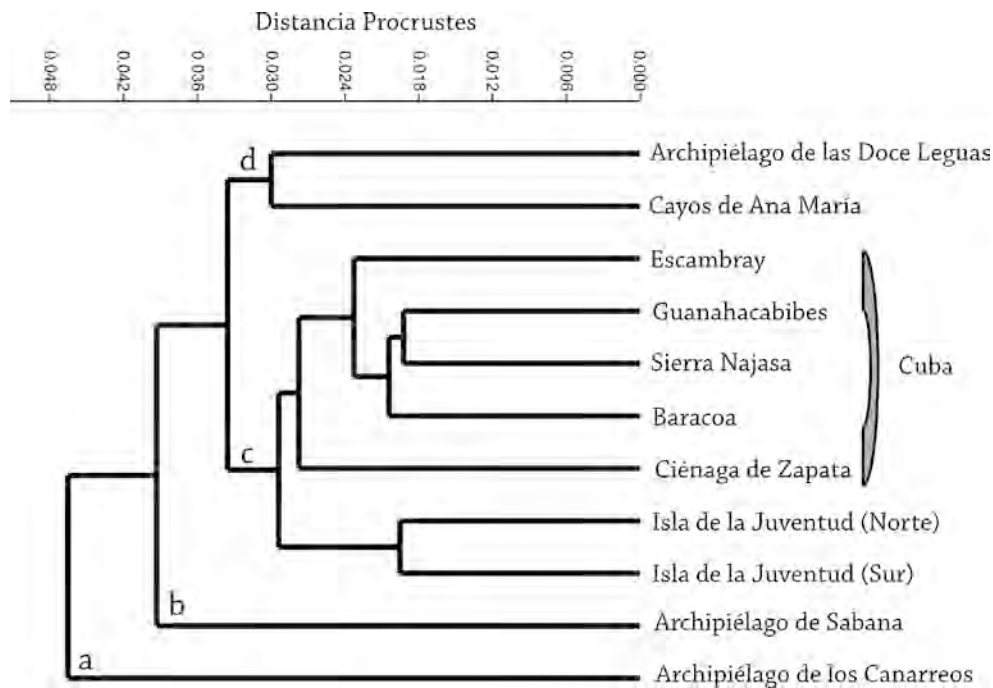


Figura 13. Fenograma obtenido por el método UPGMA que muestra la similitud en la forma del cráneo entre individuos de *Capromys pilorides* de 11 regiones geográficas.

4.2. Variación eco-geográfica en la forma del cráneo

La comparación en la forma del cráneo entre individuos de manglares y de bosque produjo diferencias significativas (Hotelling's test $T^2 = 112,9$, $P < 0.0001$) y el análisis discriminante permitió la clasificación correcta de 73,68% de los individuos (Wilk's $\lambda = 0,71$; $F_{34, 250} = 2,93$, $P < 0,0001$). Al utilizar los datos de forma, libres del efecto alométrico del tamaño del centroide, también se encontraron diferencias significativas (Hotelling's test $T^2 = 88,3$, $P < 0.0001$) y se clasificaron correctamente 72,9% de los individuos (Wilk's $\lambda = 0,76$; $F_{34, 250} = 2,29$, $P < 0,001$; Figura 14 A). En manglares los individuos tienden a presentar la región rostral más alargada y robusta, con el cráneo más ancho al nivel de la región posterior del arco cigomático. En



bosques tienden a una mayor amplitud cigomática, un mayor desarrollo de la región del neurocráneo y mayor área del *foramen magnum* (Figura 14 B).

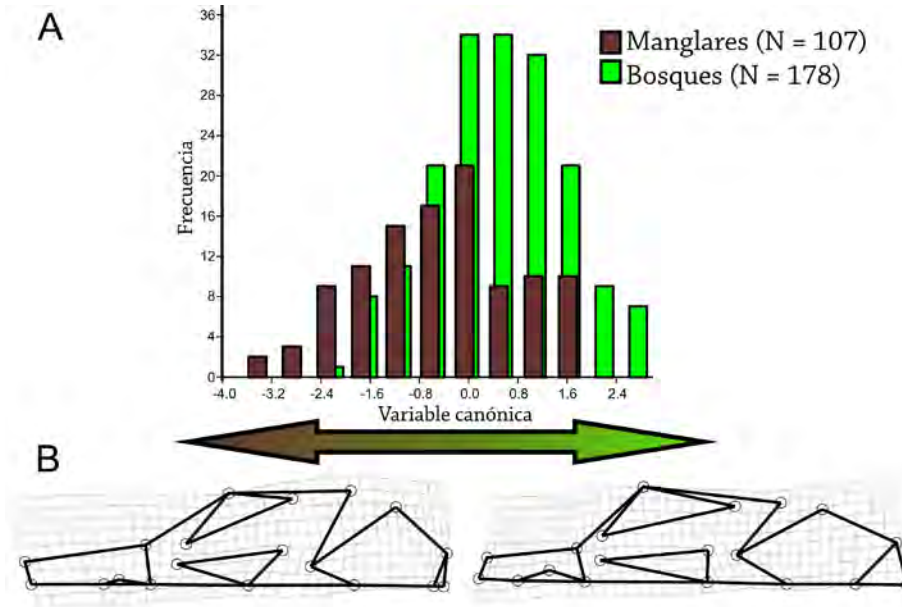


Figura 14. Histograma de frecuencia producido por un Análisis Discriminante usando la forma del cráneo de *Capromys pilorides* eliminando el efecto alométrico (residuales de la regresión entre el tamaño del centroide y la matriz de forma) entre individuos que habitan manglares y bosques (A). Divergencia morfológica en la forma del cráneo de *Capromys pilorides*, la rejillas de deformación representan las formas de los valores extremos de las variables canónicas producida por el Análisis Discriminante (B).

Por otra parte, el análisis de covariación entre la matriz de datos ambientales y la matriz de variables de forma produjo 21 vectores, de los cuales, los seis primeros explican más del 99% de la covariación entre los dos grupos de variables. La figura 15 muestra la relación entre el primer par de vectores, los que se encuentran significativamente relacionados ($r = 0,54$, $F_{1, 283} = 116,9$, $P < 0,0001$) y describen 58,87% de la covariación. El vector climático está negativamente relacionado con la temperatura media anual (Bio1, $r = -0,27$) y la temperatura mínima del mes más frío (Bio6, $r = -0,34$) y positivo con el rango medio diario (Bio2, $r = 0,29$), la precipitación media anual (Bio2, $r = 0,13$) y con la precipitación del trimestre más cálido (Bio18, $r = 0,25$). Por lo que el vector geo-climático describe un gradiente de sitios de elevada altitud, más alejados de la costa y con mayores valores de precipitación a sitios de baja altitud, cercanos a la costa y con mayores valores de temperatura y menor precipitación.

Los individuos situados en la parte positiva de los ejes presentan cráneos más gráciles, con rostros más alargados y estrechos, menor amplitud cigomática y del área de la región del



palatino que incluye la fila de molariformes, así como una mayor amplitud del neurocráneo. En la parte negativa se observan individuos que presentan cráneos más robustos con rostros más cortos y anchos y mayor amplitud cigomática. En esta región del gráfico se aprecia cierta separación de las subespecies a lo largo del vector climático, no obstante existe una notable superposición en la forma del cráneo (Figura 15).

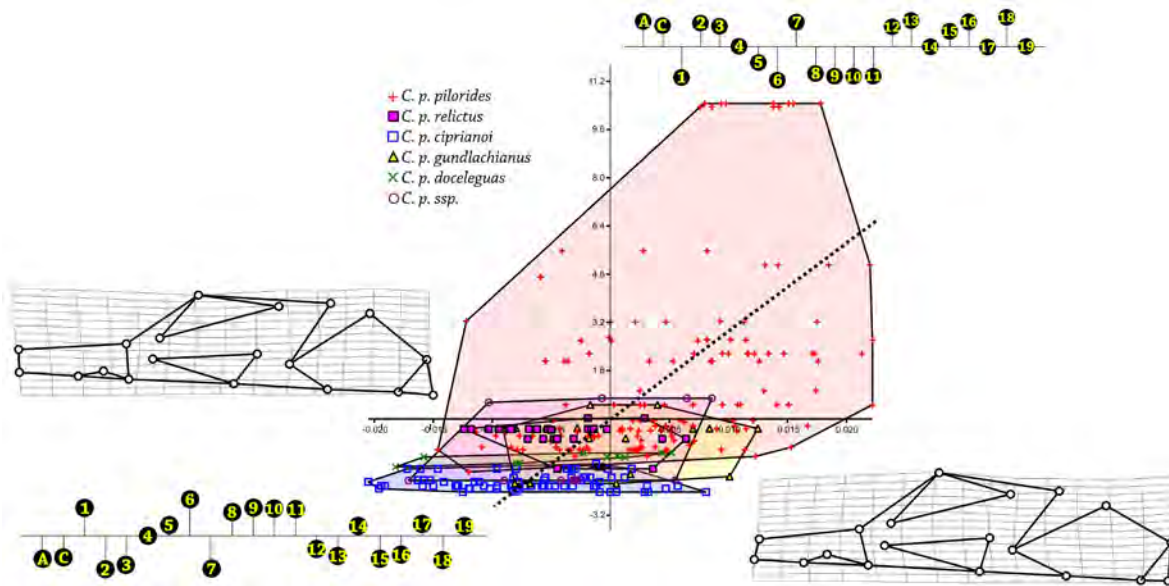


Figura 15. Correlación entre el primer par de vectores del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS) entre la forma del cráneo en vista ventral de *Capromys pilorides* y variables ambientales. Las rejillas de deformación muestran las formas del cráneo en los extremos de la variación a lo largo del eje. El perfil muestra la contribución de las variables ambientales. Abreviaturas: A. altitud, C. distancia a la costa, y los números representan 19 variables bioclimáticas (Anexo 2).

4.3. Asimetría fluctuante

Los resultados del ANOVA Procrustes indican que el error de digitalización fue 2,7 veces menor que los estimados de asimetría fluctuante (interacción individuo \times reflexión) (Tabla 5). Por otra parte, no se encontró auto-correlación espacial en los valores de asimetría (Índice de Moran, $I_{\text{observado}} = -0,027$, $I_{\text{esperado}} = -0,015$, $Z_{\text{score}} = -0,23$, $P = 0,81$), lo que indica los resultados no se encuentran sesgados por la cercanía de las localidades analizadas. La distribución de la AF en el espacio geográfico no muestra un patrón agregado o disperso diferente al esperado por una distribución aleatoria (Anexo 4).



Tabla 5. Resultado del ANOVA Procrustes (Klingenberg *et al.*, 2002) para la forma del cráneo en vista ventral de *Capromys pilorides*, la interacción individuo x reflexión es una estimación de la asimetría fluctuante. Vista ventral (N = 286 individuos)

Efecto	gl	SS	MS	F	P
Individuo	7695	0,3567	0,000046	8,95	< 0,0001
Reflexión	27	0,0105	0,00039	75,50	< 0,0001
Ind. x reflex.	7695	0,0398	0,000005	2,56	< 0,0001
Error	2700	0,0054	0,000002		

SS. suma de cuadrados, MS. cuadrado medio.

El análisis multivariado de la matriz de las variables de forma del componente asimétrico muestra que no existen diferencias en la forma del cráneo entre los sexos ($T^2_{53,209} = 45,01$, $F = 0,68$, $P = 0,95$). Adicionalmente, no se observaron diferencias significativas en los valores de asimetría fluctuante entre sexos ($t_{(1,261)} = 1,26$, $P = 0,205$). Estos resultados permitieron agrupar los individuos de ambos sexos e incorporar en los análisis aquellos que no tenían información sobre el sexo. La figura 16 muestra la variación en la forma en los primeros cuatro componentes principales que acumulan 70% de la varianza de la forma. Los mayores valores de asimetría se concentraron en la región del neurocráneo, al nivel del meato auditivo y la región posterior al arco cigomático (PC 1). En el PC 2 la variación fue mayor en la región rostral. La relación entre el tamaño del centroide y los niveles de asimetría fue débil pero significativa ($r = -0,037$, $P < 0,01$) (Figura 17), la variación del tamaño del centroide explicó menos del 1% de la variación de la asimetría fluctuante.

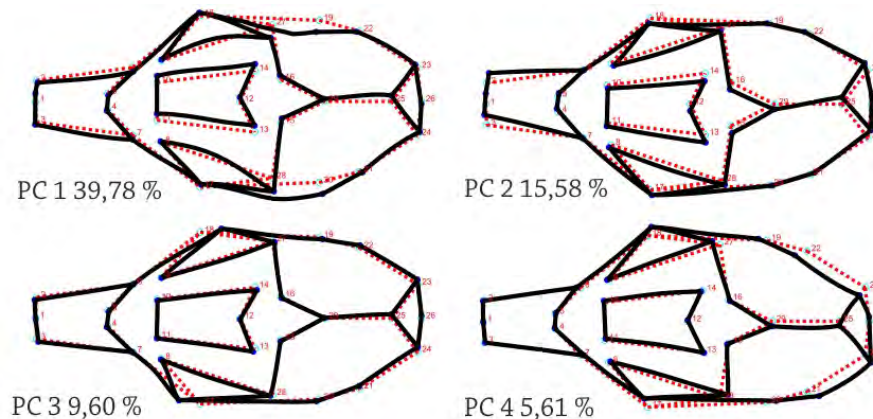


Figura 16. Patrón de variación de la asimetría fluctuante en el cráneo (vista ventral) de individuos de jutía conga (*Capromys pilorides*). Las configuraciones muestran la variación en los primeros cuatro componentes principales (PC) de la matriz de covarianza para la interacción individuo x lado, respecto a la configuración consenso (línea roja punteada).

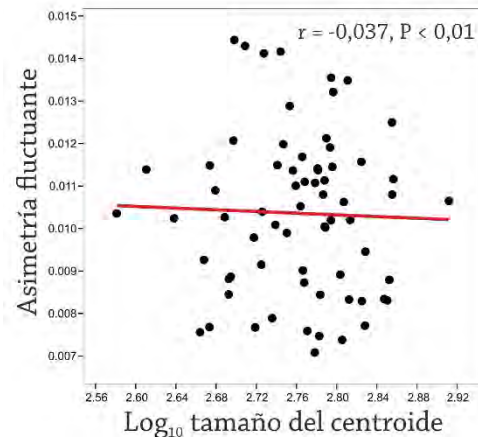


Figura 17. Relación entre el tamaño del centroide del cráneo en vista ventral con la asimetría fluctuante en *Capromys pilorides*.

4.3.1. Variación eco-geográfica de la asimetría fluctuante

Al agrupar los individuos en tres zonas geográficas se obtuvieron diferencias significativas en la cantidad de asimetría ($F_{2,65} = 6,23, P = 0,003$). Los mayores valores de asimetría se observaron en los individuos que habitan los cayos que rodean el archipiélago cubano, sus valores difieren significativamente con los de los individuos de la isla principal de Cuba (prueba de Tukey, $P = 0,008$), pero no difieren con los de Isla de la Juventud (Figura 18). La figura 19 muestra la distribución espacial de la asimetría fluctuante en localidades de *C. pilorides* a través de todo el archipiélago cubano. Se aprecia una mayor concentración de los mayores valores de asimetría en los individuos del Archipiélago de Sabana, de los cayos del Golfo de Ana María (incluyendo la Cayería de las Doce Leguas) y del Sur de la Isla de la Juventud.

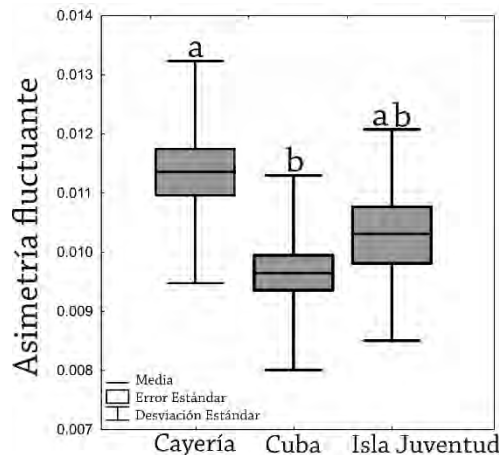


Figura 18. Variación en los valores de asimetría fluctuante en *Capromys pilorides*. Los individuos se muestran agrupados en tres regiones geográficas; la cayería incluye a los individuos que habitan los cayos que rodean al archipiélago cubano. Muestras con letras diferentes difieren a $P < 0,05$ según la prueba de comparación múltiple de Tukey.

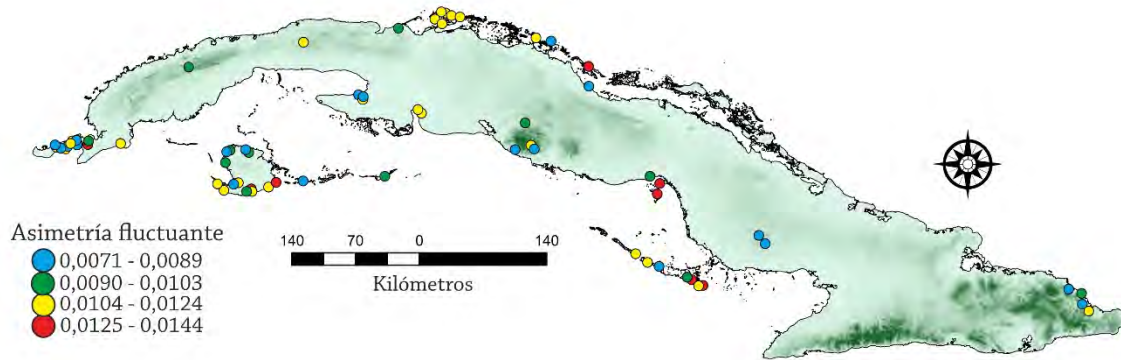


Figura 19. Distribución espacial de la asimetría fluctuante en cráneos de *Capromys pilorides*.

La correlación de la asimetría con variables eco-geográficas muestra una relación inversa de la asimetría con los niveles de precipitación (Figura 20 A, Anexo 5). Aunque no significativa, los valores de asimetría tienden a incrementarse en aquellas localidades más distantes a cuerpos de agua (ríos, arroyos y presas) (Figura 20 B), lo que refuerza el posible papel de la disponibilidad de agua en los valores de asimetría.

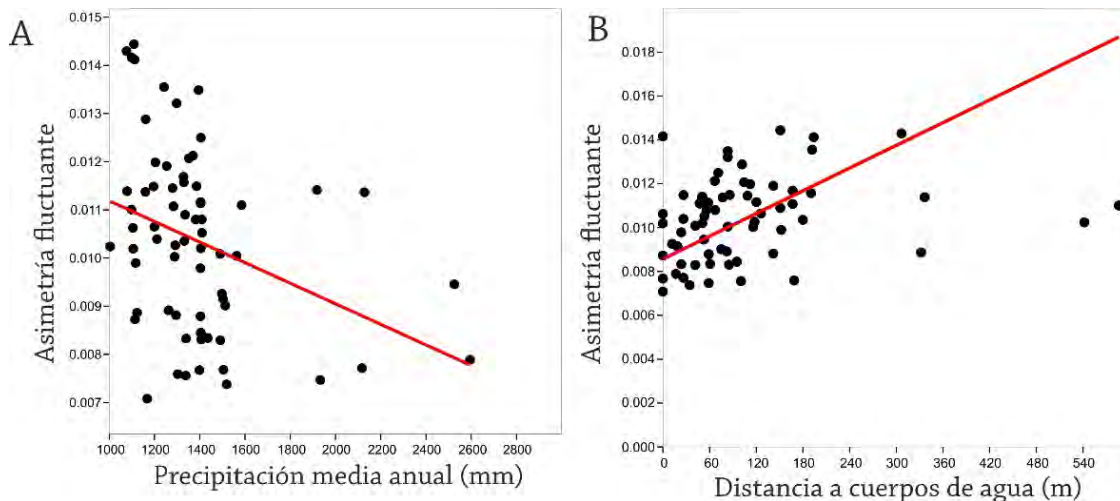


Figura 20. Relación entre la asimetría fluctuante en poblaciones de *Capromys pilorides* con la precipitación media anual (A) y la distancia a los cuerpos de agua (B).



5. DISCUSIÓN

5.1. Variación en el tamaño del cráneo de *Capromys pilorides*

Los resultados de este estudio muestran que el tamaño y la forma del cráneo de *Capromys pilorides* son muy variables a través del archipiélago cubano. Similar a otras especies de mamíferos (Cardini, 2003; Frost et al. 2003), se encontró una fuerte relación positiva entre el tamaño del centroide y la longitud máxima del cráneo, así como con la longitud total del cuerpo y la masa corporal. Estos resultados indican que el tamaño del centroide podría utilizarse como un estimador para explorar variaciones en el tamaño del cráneo y del cuerpo entre poblaciones de *C. pilorides*.

No se observó dimorfismo sexual en el tamaño del centroide, aunque los machos tendieron a ser mayores que las hembras. Esta tendencia fue observada en la isla de Cuba, Isla de la Juventud y la cayería, lo que sugiere que las presiones selectivas que determinan el sesgo hacia los machos están actuando de manera más o menos similar en todo el rango de distribución o que esta tendencia es un carácter ancestral de la especie. La mayor diferencia entre sexos se encontró en los individuos de la cayería. Berovides *et al.* (1990) encontraron que las diferencias morfométricas entre sexos en jutías está relacionado con el grado de arboricidad de las especies, donde las mayores diferencias en la masa corporal y tamaño del cuerpo son mayores en las poblaciones más terrestres, lo que contrasta con nuestros resultados.

El tamaño del cráneo varió entre las distintas subespecies y entre regiones geográficas; los mayores individuos se encuentran en la Isla de Cuba y el sur de la Isla de la Juventud. Por otro lado se observaron marcadas diferencias en el tamaño del cráneo entre individuos de manglares y los de bosques, siendo estos últimos los de mayores valores. Estas variaciones podrían estar relacionados con factores conductuales y ecológicos.

Las poblaciones asociadas a manglares presentan hábitos más arborícolas que las que habitan otros tipos de formaciones vegetales, que pueden tener hábitos semi-terrestres, debido a la disponibilidad de otros tipos de refugios (ej. pequeñas cuevas y hoyos en el carso), así como la presencia de otras especies de jutías en sintopía (*Mysateles prehensilis* o *Mesocapromys melanurus*) que la pudieran desplazar (Berovides *et al.* 1990). Un menor tamaño podría tener valor adaptativo en poblaciones de hábitos más arborícolas, como aquellas poblaciones de *C. pilorides* que habitan los manglares o bosques de Ciénaga. Adicionalmente, los bosques semidecíduos o siempreverdes presentan una elevada disponibilidad de recursos comparado a los manglares, lo que pudiera favorecer mayores tallas corporales. En un estudio sobre la variación morfológica en seis poblaciones de *C. pilorides*, Smith y Berovides (1984) encontraron



un incremento de la masa y variables corporales con el aumento de la complejidad de los hábitats.

En este estudio se observó una relación negativa significativa entre el tamaño del centroide con la temperatura media anual, así como con la estacionalidad de las precipitaciones y la temperatura; o sea los individuos que habitan sitios más cálidos y estacionales tienden a tener un menor tamaño del cráneo. Estos resultados podrían estar relacionados con valores más estables de productividad primaria, y por lo tanto una disponibilidad de recursos más estable a lo largo de todo el año, en sitios de menor variación climática. Estudios previos han demostrado una fuerte relación entre el clima y las características morfológicas en roedores (Wolf et al., 2009; Martínez y Di Cola, 2011). Similar a lo encontrado en *C. pilorides*, Cardini et al. (2007) observaron que en ambientes más estables climáticamente, los individuos de mono verde (*Cercopithecus aethiops*) tienden a alcanzar mayores tallas. Estos autores encontraron que las precipitaciones son un descriptor importante en la variación intraespecífica del tamaño y la forma del cráneo de estos monos a través de su efecto sobre la productividad primaria de los hábitats.

5.2. Variación en la forma del cráneo de *Capromys pilorides*

Los resultados indican que existe una notable superposición en la forma del cráneo entre todas las subespecies. Aunque se detectaron diferencias estadísticas entre pares de subespecies, sólo en el caso de *C. pilorides pilorides* y *C. pilorides gundlachianus* se discriminaron más del 60% de los individuos de forma correcta. Esto sugiere que la forma del cráneo en vista ventral tiene bajo poder para discriminar entre los individuos de estas subespecies. Existe poca evidencia relacionada con el aislamiento geográfico entre alguna de estas subespecies y podrían ser necesarios estudios adicionales de genética de poblaciones para verificar si representan verdaderas subespecies. No obstante estudios previos señalan una baja divergencia genética entre algunas de estas subespecies (Woods et al., 2001).

Nuestros datos indican que no existe relación entre la forma del cráneo y la distancia geográfica. El análisis de agrupamiento identifica dentro de la muestra analizada cuatro grupos, los más divergentes en cuanto a la forma del cráneo lo constituyen los individuos del Archipiélago de los Canarreos y los del Archipiélago de Sabana. Los primeros, dada su distribución geográfica, no pueden ser asignados a ninguna subespecies descrita, aunque se ha planteado que esta podría representar una subespecie diferente (Borroto-Páez, 2011). Los segundos pertenecen a la subespecie *C. pilorides gundlachianus*.

El grupo más diverso lo constituye el integrado por individuos de las dos islas más grandes, la isla de Cuba e isla de la Juventud. Dentro del subgrupo de la isla de Cuba la población de la Ciénaga de Zapata es la más divergente. Esta población podría ejemplificar el papel de las



condiciones del hábitat sobre la morfología craneal en *C. pilorides*. Esta población, de las analizadas, es la única que presenta individuos que habitan bosques temporalmente inundados. Por otra parte, los valores de distancia Procrustes observado entre poblaciones dentro de la isla de Cuba es superior a los obtenidos entre los individuos del norte y sur de la isla de la Juventud, que han sido reconocidos como subespecies diferentes. Entre estas subespecies se aprecia la mayor similitud en la forma del cráneo y adicionalmente no existen barreras geográficas aparentes que las separen. Woods *et al.* (2001) encontraron muy bajos niveles de divergencia genética entre estas subespecies y sugirieron que no existe evidencia genética que soporte la existencia de dos subespecies en la Isla de la juventud. De manera general nuestros resultados confirman los obtenidos por Berovides *et al.* (1990) quienes encontraron notables diferencias entre poblaciones de *C. pilorides* (Najasa, Escambray, Archipiélago de Sabana, Ciénaga de Zapata e Isla de la Juventud) y señalaron que representaban adaptaciones ecológicas adaptativas a diferentes hábitats; no obstante, consideraron que estos “ecotipos” podrían ser considerados como diferentes subespecies. Posterior a este estudio Borroto *et al.* (1992) describieron la subespecie *C. pilorides ciprianoi* del sur de Isla de la Juventud.

Nuestros resultados sugieren la existencia de una variación clinal en la forma del cráneo de *Capromys pilorides*, determinada por la existencia de un gradiente que describe sitios de elevada altitud, más alejados de la costa y con mayores valores de precipitación a sitios de baja altitud, cercanos a la costa y con mayores valores de temperatura y menor precipitación. Estas características geo-climáticas determinan diferentes condiciones de hábitats (ej. variaciones en la productividad primaria) que generan modificaciones en la talla y la forma del cráneo de los individuos, ya sea por el efecto alométrico y/o por modificaciones adaptativas a la explotación de los recursos disponibles.

En los extremos de esta variación podrían identificarse aquellas poblaciones adaptadas a hábitats de manglares y en el otro, poblaciones que habitan los bosques semidecíduos u otros tipos de vegetación boscosa. Los individuos que habitan los manglares tienden a presentar la región rostral más alargada y robusta, con el cráneo más ancho al nivel de la región posterior del arco cigomático. Estas características permiten una mayor área de masticación así como la inserción de los músculos involucrados (ej. masetero) en el movimiento de la mandíbula y la fortaleza de la mordida (Hautier *et al.*, 2012). Estas modificaciones en la forma del cráneo podrían tener valor adaptativo en estas poblaciones que basan su dieta casi exclusivamente de hojas y corteza de mangle, al favorecer el procesamiento del alimento así como la extracción eficiente del agua de las hojas. De manera similar Smith y Berovides (1984) observaron un mayor desarrollo en la serie molar de los individuos asociados a manglares y bosques de ciénaga comparados con poblaciones de otros tipos de bosques. Estas modificaciones en la forma del cráneo, unida a adaptaciones conductuales y fisiológicas a la retención del agua



como es el mayor grosor relativo de la médula renal (Sánchez *et al.* 1992), le podrían permitir a estas poblaciones vivir toda su vida asociadas a los hábitat de manglar.

Por otra parte las poblaciones de *C. pilorides* asociadas a bosques tienden a presentar la región rostral y la amplitud cigomática menos desarrollada, lo que podría estar relacionado con la elevada diversidad de recursos forestales que podrían utilizar. En estas poblaciones existe la tendencia a un mayor desarrollo de la región del neurocráneo y mayor área del *foramen magnum*. Estas características podrían estar relacionadas con un mayor desarrollo del cerebro asociado con el uso de hábitats estructuralmente más complejos. Tanto la amplitud de la región del neurocráneo como del *foramen magnum* están relacionada positivamente con el desarrollo del cerebro en mamíferos, y la utilización de hábitats más complejos puede provocar un incremento en la masa cerebral (Eisenberg, 1981; Mancina *et al.*, 2004). Smith y Berovides (1984) observaron un incremento en el pabellón auditivo de poblaciones de *C. pilorides* asociados a bosques y lo relacionaron con la complejidad de estos hábitats, la eficiencia en la detección de depredadores y la comunicación intraespecífica.

Similar a otras especies de roedores (Martínez y Di Cola, 2011; Cordero y Epps, 2012) nuestros resultados sugieren una fuerte respuesta fenotípica a las características del hábitat determinadas por las condiciones geo-climáticas. Estas variaciones en la forma del cráneo se concentran en la región del rostro y del neurocráneo posiblemente asociada al incremento de la capacidad de procesamiento de los alimentos y del desarrollo de los órganos sensoriales.

5.3. Variación eco-geográfica de la asimetría fluctuante

Las poblaciones de *C. pilorides* que habitan en los cayos presentaron los mayores niveles de AF en relación a las de la isla de Cuba e Isla de la Juventud. Las poblaciones de jutía conga de los cayos viven bajo condiciones más críticas respecto a la variedad y disponibilidad de nutrientes y agua (Berovides y Comas, 1997), por lo que están sometidas a una mayor presión ambiental que las otras poblaciones de la isla de Cuba e Isla de la Juventud. Además, estas poblaciones pueden alcanzar grandes densidades (Berovides y Alfonso, 1987; Berovides y Comas, 1997), aumentando la competencia intraespecífica por los recursos. Según Cuervo (2000) y Leamy y Kilgenberg (2005) factores como el estrés nutricional y la densidad poblacional, pueden aumentar la AF en los individuos.

Las poblaciones de jutía conga de los cayos posiblemente presentan mayor grado de aislamiento geográfico que otras poblaciones, por lo que el flujo genético debe ser inferior. Lo anterior puede provocar un incremento en el grado de endogamia y, por tanto de la homocigosis. En poblaciones bajo depresión endogámica, los individuos endogámicos muestran mayores niveles de AF que sus homólogos menos endogámicos (Kruuk 2003).



Hutchison y Cheverud (1995) encontraron en monos tamarinos (*Saguinus* sp) que a medida que disminuía la heterocigosidad genética en la población los niveles de AF aumentaban.

Por otro lado, a pesar que *C. pilorides* muestra adaptaciones morfo-fisiológicas a los ecosistemas de manglar, los altos niveles de AF pueden sugerir que este tipo de hábitat es menos óptimo para la especie que los hábitats boscosos del interior de isla de Cuba. Según Maestri *et al.* (2015) en poblaciones de *Akodon cursor*, los individuos con mayores niveles de asimetría fluctuante eran los que habitaban en lugares de menor calidad de hábitat. Resultados similares fueron obtenidos por Smith *et al.* (2002) y Oleksyk *et al.* (2004) en el roedor *Apodemus flavicollis*, donde los individuos que habitaban zonas cercanas al reactor nuclear de Chernóbil presentaron los mayores valores de AF. Además, estos altos valores de AF pueden estar indicando que las poblaciones de *C. pilorides* que habitan hacia la periferia del rango de distribución de la especie podrían estar experimentando altos niveles de estrés ambiental y/o genético. Kark *et al.* (2004) plantean que en áreas de la periferia del rango distribución de las especies los valores de AF aumentan dado que allí las poblaciones hacen frente a procesos como cuellos de botella, deriva genética y procesos estocásticos que disminuyen la variabilidad genética (mayor homocigosis).

Adicionalmente, nuestros resultados reflejan una relación negativa entre los niveles de AF y la precipitación media anual. Esto puede explicarse a que la productividad primaria de los hábitats está asociada con los niveles de precipitación (Millien *et al.*, 2006; Cardini *et al.*, 2007), lo que sugiere que a mayores niveles de precipitación existe una mayor disponibilidad de recursos y por tanto un menor estrés nutricional. De igual manera ocurre con los valores de AF y la distancia entre las poblaciones de jutía conga y los cuerpos de agua (ríos, lagunas, arroyos intermitentes): la AF disminuye con la cercanía a estos. Este último resultado pudiese indicar que el agua es un recurso limitante para estas poblaciones y según los valores de AF sugiere que a medida que el agua escasea el estrés ambiental durante el desarrollo aumenta.



6. CONCLUSIONES

1. Existe superposición en el tamaño y la forma del cráneo entre las subespecies de *Capromys pilorides*, aunque las subespecies que habitan los cayos muestran menores tamaños. La forma del cráneo no permite la discriminación entre subespecies; no obstante, los individuos del Archipiélago de Sabana muestra el más alto porcentaje de discriminación.
2. Basado en la forma de la vista ventral del cráneo se identifican cuatro grupos de poblaciones de *Capromys pilorides*, las más divergentes lo constituyen los individuos del Archipiélago de los Canarreos y los del Archipiélago de Sabana.
3. La variación en la forma del cráneo de *Capromys pilorides* está relacionada con un gradiente geo-climático que describe sitios de elevada altitud, más alejados de la costa y con mayores valores de precipitación a sitios de baja altitud, cercanos a la costa y con mayores valores de temperatura y menor precipitación.
4. Las variaciones en la forma del cráneo se concentran en la región rostral y del neurocráneo, posiblemente asociadas al incremento de la capacidad de procesamiento de los alimentos y del desarrollo de los órganos sensoriales.
5. Los mayores valores de asimetría fluctuante en *Capromys pilorides* están asociados fundamentalmente a los individuos que habitan los cayos que rodean la isla de Cuba, lo que sugiere que estos hábitats podrían no ser óptimos para la especie. Existe una relación inversa en los niveles de precipitación y la asimetría de los individuos, por lo que la baja disponibilidad de agua podría ser un factor de estrés ambiental para estas poblaciones.



7. RECOMENDACIONES

1. Realizar estudios de genética de poblaciones de *Capromys pilorides* que abarquen una parte importante de su rango de distribución que permitan evaluar la contribución de los componentes genéticos y ambientales sobre la variación morfológica.
2. Realizar la modelación del nicho ecológico de *Capromys pilorides* y explorar la relación entre la idoneidad climática y los valores de asimetría fluctuante.



8. LITERATURA CITADA

- Adams, D. C., F. J. Rohlf, y D. E. Slice. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology* 71:5-16.
- Adams, D. C., F. J. Rohlf y D. E. Slice. 2013. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 2013: 1-8.
- Alvarado-Serrano, D. F., L. Luna, y L. L. Knowles. 2013. Localized versus generalist phenotypes in a broadly distributed tropical mammal: how is intraspecific variation distributed across disparate environments? *BMC Evolutionary Biology* 13: 160. doi: 10.1186/1471-2148-13-160.
- Álvarez, A., S. I. Pérez y D. H. Verzi. 2011. Ecological and phylogenetic influence on mandible shape variation of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). *Biological Journal of the Linnean Society* 102: 828-837.
- Asahara, M. 2014. Shape variation in the skull within and between wild populations of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Japan. *Mammal Study* 39: 105-113.
- Auffray, J. C., S. Renaud y J. Claude. 2009. Rodent Biodiversity in Changing Environments. *Kasetsart Journal* 43: 83-93.
- Badyaev, A. V., K.R. Foresman y M. V. Fernandes. 2000. Stress and developmental stability: vegetation removal causes increased fluctuating asymmetry in shrews. *Ecology* 81(2): 336-345.
- Berovides, V. 2006. Variaciones morfofisiológicas en poblaciones de jutía conga, *Capromys pilorides*, en hábitats de bosque y manigua costera. *Cubazoo* 13:11-15.
- Berovides, V., y M. A. Alfonso. 1987. Densidad y biomasa en poblaciones de jutias (*Capromys* sp.). *Ciencias Biológicas* 18:127-130.
- Berovides, V. y M. Alfonso. 1995. *Biología evolutiva*. Editorial Pueblo y Educación, 407pp.
- Berovides, V. y A. Comas. 1997. Densidad y Productividad de la Jutía Conga (*Capromys pilorides*) en Mangles Cubanos. *Caribbean Journal of Science* 33(1-2): 121-123.
- Berovides, V., A. Camacho, A. Comas y R. Borroto. 1990. Variación ecológica en poblaciones de la jutía conga, *Capromys pilorides* (Rodentia: Capromyidae). *Ciencias Biológicas* 23: 44-58.
- Bookstein, F. L. 1989. Size and Shape: A Comment on Semantics. *Systematic Zoology* 38:173-180.
- Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge University Press.
- Bookstein, F. L. 1996. Standard formula for the uniform shape component in landmark data. Pp. 153-168 en *Advances in Morphometrics* (Eds. L. E. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. Naylor, y D. E. Slice). Plenum Press, New York.



- Borroto-Páez, R. 2011. La jutía conga. Pp 73-81 en *Mamíferos en Cuba* (Eds. R. Borroto-Páez y C. A. Mancina). UPC Print, Vasa, Finlandia.
- Borroto-Páez, R., A. Camacho, y I. Ramos. 1992. Variation in three populations of *Capromys pilorides* (Rodentia: Capromyidae), and the description of a new subspecies from the south of the Isle of Young (Cuba). *Miscellanea Zoologica Hungarica* 7:87-99.
- Bowyer, R. T., K. M. Stewart, J. G. Kie, W. C. Gasaway. 2001. Fluctuating asymmetry in antlers of Alaskan moose: size matters. *Journal of Mammalogy* 82(3): 814-824.
- Burbrink, F. T., R. Lawson, y J. Slowinski. 2000. Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American Rat Snake (*Elaphe obsoleta*): a critique of the subspecies concept. *Evolution* 54: 2107–2118.
- Carbonell, R., y J. L. Tellería. 1998. Increased asymmetry of tarsus-length in three populations of Blackcaps *Sylvia atricapilla* as related to proximity to range boundary. *Ibis* 140: 331–333.
- Cardini, A. 2003. The Geometry of the Marmot (Rodentia: Sciuridae) Mandible: Phylogeny and Patterns of Morphological Evolution. *Systematic Biology* 52 (2):186-205.
- Cardini, A., A-U. Jansson y S, Elton. 2007. A geometric morphometric approach to the study of ecogeographical and clinal variation in vervet monkeys. *Journal of Biogeography*.1-16 pp.
- Cardini, A., D. Nagorsen, P. O’Higgins, P. D. Polly, R. W. Thorington, y P. Tongiorgi. 2009. Detecting biological distinctiveness using geometric morphometrics: an example case from the Vancouver Island marmot. *Ethology Ecology and Evolution* 21:209-223.
- Cooke, S. B., y C. E. Terhune. 2015. Form, Function, and Geometric Morphometrics. *The Anatomical Record* 298:5-28.
- Cordero, G. A., y C. W. Epps. 2012. From Desert to Rainforest: Phenotypic Variation in Functionally Important Traits of Bushy-Tailed Woodrats (*Neotoma cinerea*) Across Two Climatic Extremes. *Journal of Mammalian Evolution* 19:135-153.
- Cuervo, J. J. 2000. El estudio de la asimetría fluctuante. *Etología* 18: 27-60.
- dos Reis, S. F., L.C Duarte, L.R. Monteiro y F. J. von Zuben. 2002. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). II. Geographic units, morphological discontinuities, and sampling gaps. *Journal of Mammalogy* 83(2): 345–353.
- Dunn, J., A. Cardini, y S. Elton. 2013. Biogeographic variation in the baboon: dissecting the cline. *Journal of Anatomy* 223:337-352.
- Eisenberg, J. F. 1981. The relative size of the mammalian brain. En: *The Mammalian radiations an analysis of trends in evolution, adaptation and behavior*. The University of Chicago Press, Chicago.



- Ennen, J. R., M. E. Kalis, A. L. Patterson, B. R. Kreiser, J. E. Lovich, J. Godwin, y C. P. Qualls. 2014. Clinal variation or validation of a subspecies? A case study of the *Graptemys nigrinoda* complex (Testudines: Emydidae). *Biological Journal of the Linnean Society*.
- Estrada, R., G. Martín, P. Martínez, S. Rodríguez, R. Capote, I. Reyes, S. Galano, C. Cabrera, C. Martinez, L. Mateo, Y. Guerra, A. Batte y L. Coya. 2012. *Mapa de vegetación natural y seminatural de Cuba v.1 sobre Landsat EMT 7*. IV Congreso de Biodiversidad y Ecosistemas
- Fabre, P.H., J. T. Vilstrup, M. Raghavan, C. D. Sarkissian, E. Willerslev, E. J. P. Douzery, y L. Orlando. 2014. Rodents of the Caribbean: origin and diversification of hutias unravelled by next-generation museomics. *Biology Letters* 10: 20140266. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2014.0266>
- Faleh, A. B., H. Allaya, J. P. Quignard, A. A. A. B. Shahin, y M. Trabelsi. 2016. Patterns of skull shape variation in relation to some geoclimatic conditions in the greater jerboa *Jaculus orientalis* (Rodentia, Dipodidae) from Tunisia. *Turkish Journal of Zoology* 40.
- Fornel, R., P. Cordeiro-Estrela y T. R. O. de Freitas. 2010. Skull shape and size variation in *Ctenomys minutus* (Rodentia: Ctenomyidae) in geographical, chromosomal polymorphism, and environmental contexts. *Biological Journal of the Linnean Society*. 705-720pp.
- Fuente, J. L. y V. Berovides. 2015. Variaciones morfométricas en poblaciones de jutía conga (*Capromys pilorides*) durante la estación de seca. *CubaZoo* 28:44-55.
- Frost, S. R., L. F. Marcus, F. L. Bookstein, D. P. Reddy, y E. Delson. 2003. Cranial Allometry, Phylogeography, and Systematics of Large-Bodied Papionins (Primates: Cercopithecinae) Inferred From Geometric Morphometric Analysis of Landmark Data. *The Anatomical Record Part A* 275:1048-1072.
- Galeotti, P., R. Sacchi, y V. Vicario. 2005. Fluctuating asymmetry in body traits increases predation risks: tawny owl selection against asymmetric woodmice. *Evolutionary Ecology* 19:405-418.
- Graham, J. H., S. Raz, H. Hel-Or y E. Nevo. 2010. Fluctuating Asymmetry: Methods, Theory, and Applications. *Symmetry* 2: 466-540.
- Gummer, D. L. y R. M. Brigham. 1995. Does fluctuating asymmetry reflect the importance of traits in little brown bats (*Myotis lucifugus*)? *Canadian Journal of Zoology* 73: 990-992.
- Hammer, O., D. A. T. Harper, y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1-9.
- Hautier, L., R. Lebrun, y P. G. Cox. 2012. Patterns of Covariation in the Masticatory Apparatus of Hystricognathous Rodents: Implications for Evolution and Diversification. *Journal of Morphology* 273:1319-1337.



- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Hutchison, D. W. y J. M. Cheverud 1995. Fluctuating Asymmetry in Tamarin (*Saguinus*) Cranial Morphology: intra- and interspecific comparisons between taxa with varying levels of genetic heterozygosity. *Journal of Heredity* 86: 280-288.
- Juste, J., C. López-González y R. E. Strauss. 2001. Analysis of asymmetries in the African fruit bats *Eidolon helvum* and *Rousettus aegyptiacus* (Mammalia: Megachiroptera) from the islands of the Gulf of Guinea. I. Variance and size components of bilateral variation. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 663-671.
- Kark, S., L. Lens, S. V. Dongen, y E. Schmidt. 2004. Asymmetry patterns across the distribution range: does the species matter? *Biological Journal of the Linnean Society* 81:313-324.
- Klingenberg, C. P. 2011. MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11:353-357.
- Klingenberg, C. P. 2015. Analyzing Fluctuating Asymmetry with Geometric Morphometrics: Concepts, Methods, and Applications. *Symmetry* 7: 843-934.
- Klingenberg, C. P., M. Barluenga, y A. Meyer. 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution* 56:1909-1920.
- Klingenberg, C. P., y L. R. Monteiro. 2005. Distances and directions in multidimensional shape spaces: Implications for morphometric applications. *Systematic Biology* 54: 678–688.
- Kruuk, L. E. B., J. Slate, J. M. Pemberton y T. H. Clutton-Brock. 2003. Fluctuating asymmetry in a secondary sexual trait: no associations with individual fitness, environmental stress or inbreeding, and no heritability. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 101-113.
- Leamy, L. J., y C. P. Klingenberg. 2005. The genetics and evolution of fluctuating asymmetry. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:1-21.
- Leung, B., M. R. Forbes y D. Houle. 2000. Fluctuating Asymmetry as a Bioindicator of Stress: Comparing Efficacy of Analyses Involving Multiple Traits. *The American Naturalist* 155(1): 101-115.
- López-Aguirre, C. y J. Pérez-Torres. 2015. Asimetría cráneo-mandibular de *Artibeus lituratus* (Chiroptera, Phyllostomidae) en Colombia. *Universitas Scientiarum* 20(1): 141-152.
- Ludoški, J., M. Djuracic, B. Pastor, A. I. Martínez-Sánchez, S. Rojo, y V. Milankov. 2014. Phenotypic variation of the housefly, *Musca domestica*: amounts and patterns of wing shape asymmetry in wild populations and laboratory colonies. *Bulletin of Entomological Research* 104:35-47.
- Maestri, R., R. Fornel, D. Galiano y T. R. O. de Freitas. 2015. Niche suitability affects development: skull asymmetry increases in less suitable areas. *Plos One* 10.1371: e0122412.



- Mancina, C. A., R. Borroto, y L. García. 2004. Tamaño relativo del cerebro en murciélagos cubanos. *Orsis* 19:7-19.
- Marchand, H. L., G. Paillat, S. Montuire y A. Butet. 2003. Fluctuating asymmetry in bank vole populations (Rodentia, Arvicolinae) reflects stress caused by landscape fragmentation in the Mont-Saint-Michel Bay. *Biological Journal of the Linnean Society* 80(1): 37-44.
- Marchán-Rivadeneira, M. R., P. A. Larsen, C. J. Phillips, R. E. Strauss, y R. J. Baker. 2012. On the association between environmental gradients and skull size variation in the great fruit-eating bat, *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 105:105: 623–634.
- Martínez, J.J. y V. Di Cola. 2011. Geographic distribution and phenetic skull variation in two close species of *Graomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Zoologischer Anzeiger* 250: 175-194.
- Martínez, P. A., D. A. Marti, W. F. Molina y C.J. Bldau. 2013. Bergmann's rule across the equator: a case study in *Cerdocyon thous* (Canidae). *Journal of Animal Ecology* doi: 10.1111/1365-2656.12076.
- McGuire, J. L. 2010. Geometric morphometrics of vole (*Microtus californicus*) dentition as a new paleoclimate proxy: Shape change along geographic and climatic clines. *Quaternary International* 212:198-205.
- Meiri, S., y T. Dayan. 2003. On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography* 30:331-351.
- Millien, V., S. K. Lyons, L. Olson, F. A. Smith, A. B. Wilson, y Y. Yom-Tov. 2006. Ecotypic variation in the context of global climate change: revisiting the rules. *Ecology Letters* 9: 853-869.
- Mitteroecker, P., y P. Gunz. 2009. Advances in Geometric Morphometrics. *Evolutionary Biology* 36:235-247.
- Monteiro, L.R. y L. C. Duarte. 2003. Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of the punaré rat *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Society*. 47-57pp.
- Mulcahy D. G. 2008. Phylogeography and species boundaries of the western North American Night Snake (*Hypsiglena torquata*): revisiting the subspecies concept. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 1095–1115.
- Oleksyk, T. K., J. M. Novak, J. R. Purdue, S. P. Gashchak, y M. H. Smith. 2004. High levels of fluctuating asymmetry in populations of *Apodemus flavicollis* from the most contaminated areas in Chernobyl. *Journal of Environmental Radioactivity* 73:1-20
- Palmer, A. R. y C. Strobeck. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual Review Ecology and Systematic* 17: 391-421.



- Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura, y M. B. Araújo. 2012. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 314 p.
- Pound, N., D. W. Lawson, A. M. Toma, S. Richmond, A. I. Zhurov, y I. S. Penton-Voak. 2014. Facial fluctuating asymmetry is not associated with childhood ill-health in a large British cohort study. *Proceeding of Royal Society of London B* 281:20141639.
- Renaud, S. y J. Michaux. 2003. Adaptive latitudinal trends in the mandible shape of *Apodemus* wood mice. *Journal of Biogeography* 30: 1617-1628.
- Renaud, S. y V. Millien. 2001. Intra- and interspecific morphological variation in the field mouse species *Apodemus argenteus* and *A. speciosus* in the Japanese archipelago: the role of insular isolation and biogeographic gradients. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 557-569.
- Rohlf, F. J. 2015. The tps series of software. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 26:9-12.
- Rohlf, F. J., y F. L. Bookstein. 1990. *Proceeding of the Michigan Morphometrics Workshop*. The University of Michigan Museum of Zoology, Michigan.
- Rohlf, F. J., y M. Corti. 2000. Use of Two-Block Partial Least-Squares to Study Covariation in Shape. *Systematic Biology* 49:740-753.
- Rychlik, L., G. Ramalinho y P. D. Polly. 2006. Response to environmental factors and competition: skull, mandible and tooth shapes in polish, water shrews (*Neomys*, Soricidae, Mammalia). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 44(4): 339-351.
- Sánchez, J. A., A. Comas, y V. Berovides. 1992. Índices morfofisiológicos en poblaciones de jutías (Rodentia: Capromyidae). *Revista Biología* 6 (3):174-182.
- Silva Taboada, G., W. Suárez-Duque y S. Díaz-Franco. 2007. *Compendio de los mamíferos terrestres autóctonos de Cuba vivientes y extinguidos*. La Habana: Ediciones Boloña, 471 pp.
- Smith, J. M. Novak, M. H. Oleksyk, T. K., M. H. Smith, J. R. Purdue y S.P. Gashchak. 2002. Fluctuating asymmetry of shape in rodents from radioactively contaminated environments at Chernobyl. *Faculty Research & Creative Activity*.
- Smith, R., y V. Berovides. 1984. Ecomorfología y rendimiento de la jutía conga (*Capromys pilorides* Say). *Poeyana* 279:1-20.
- Stanford, C. B. 2001. The subspecies concept in Primatology: The case of Mountain Gorillas. *Primates* 42:309-318.
- Swaddle, J. P. 2003. Fluctuating asymmetry, Animal Behavior and Evolution. *Advances in the Study of Behavior* 32: 169-205.
- Thorpe, R. S. 1987. Geographic variation: a synthesis of cause, data, pattern and congruence in relation to subspecies, multivariate analysis and phylogenesis. *Bolletín of Zoology* 54:3-11.



- Tull, J. C. y P. F. Brussard. 2006. Fluctuating Asymmetry as an Indicator of Environmental Stress from off-highway vehicles. *The Journal of Wildlife Management* 71(6): DOI: 10.2193/2006-2397.
- Van der Molen, S., N. Martínez y R. González-José. 2007. Introducción a la morfometría Geométrica. Curso Teórico-Práctico.
- Varona, L.S. 1983. Nueva subespecie de jutía conga, *Capromys pilorides* (Rodentia: Capromyidae). *Caribbean Journal Science* 19(3/4):77-79.
- Willmore, K. E., C.P. Klingenberg y B. Hallgrímsson. 2005. The relationship between fluctuating asymmetry and environmental variance in rhesus macaque skulls. *Evolution* 59(4): 898-909.
- Wolf, M., M. Friggens, y J. Salazar-Bravo. 2009. Does weather shape rodents? Climate related changes in morphology of two heteromyid species. *Naturwissenschaften* 96:93-101.
- Woods, C. A., R. Borroto-Páez y C.W. Kilpatrick. 2001. Insular patterns and radiations of West Indian rodents. *Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives*. (Eds. C. A. Woods and F. E. Sergile). CRC Press: 335-353.
- Yom-Tov Y, y H. Nix. 1986. Climatological correlates for body size of five species of Australian mammals. *Biological Journal of the Linnean Society* 29:245-262.
- Yom-Tov, Y. y E. Geffen. 2006. Geographic variation in body size: the effects of ambient temperature and precipitation. *Oecología* 148: 213-218.
- Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets, y W. L. Fink. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press, San Diego, California.