

¿SON REGULADOS LOS NIVELES DE ASIMETRÍA FLUCTUANTE SEGÚN LA FUNCIÓN DE LAS ESTRUCTURAS MORFOLÓGICAS? ESTUDIO DE CASO EN *PHYLLONYCTERIS POEYI* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)

Zila ROBAINA¹, Dennis DENIS^{1*} y Margarita SÁNCHEZ-LOSADA²

1. Dpto. Biología Animal y Humana Facultad de Biología, Universidad de La Habana. 25 y J No. 455, Vedado.

2. Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad. Enramada s/n e/ Barnada y Paraíso

*Autor para correspondencia: dda@fbio.uh.cu

RESUMEN: En este trabajo se realiza una comparación de los niveles de asimetría fluctuante en tres estructuras anatómicas, para contribuir a esclarecer los mecanismos de control del desarrollo morfológico en murciélagos y establecer una base para su uso posterior en estudios de calidad ambiental de sus hábitats. Para ello, se comparó la asimetría fluctuante en tres estructuras corporales de diferente función, siguiendo la hipótesis de que se necesitaría un mayor control de los niveles de asimetría fluctuante según la importancia de la función que realicen las estructuras. Para ello se tomaron mediciones de las longitudes de los antebrazos, tibias, y alto y área de los pabellones auditivos de 97 individuos de la especie *Phyllonycteris poeyi*, en las localidades de la Cueva del vaho (Mayabeque) y la Cueva de los majáes (Santiago de Cuba). Con pruebas de Montecarlo se compararon los coeficientes de variación de las asimetrías entre las estructuras, sexos y localidades. Estas pruebas arrojaron que existen diferencias en los niveles de asimetría entre las distintas estructuras corporales, siendo la oreja la de mayor magnitud de variación. No se encontraron diferencias sexuales en los niveles de asimetría fluctuante, y solo la variabilidad de las asimetrías en las tibias exhibió diferencias geográficas.

PALABRAS CLAVES: morfometría, murciélagos, asimetría, diferencias morfológicas.

ABSTRACT: : ¿ARE LEVELS OF FLUCTUATING ASYMMETRY REGULATED ACCORDING TO THE FUNCTION OF MORPHOLOGICAL STRUCTURES? STUDY CASE IN *PHYLLONYCTERIS POEYI* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE). In current research we made a comparison between fluctuating asymmetry levels in three anatomical structures, to contribute to enlighten morphological development control mechanisms in bats and to establish a baseline for environmental quality assessments of its habitats. To achieve that we compare fluctuating asymmetry in three body parts with different function, under the hypothesis that those with higher importance would need higher control levels of asymmetry. We measured forearm and tibia's length, and the length

and area of auditive external ear in 97 bats of the species *Phyllonycteris poeyi*, in localities Cueva del vaho (Mayabeque) and Cueva de los majáes (Santiago de Cuba). Using Montecarlo tests the variation coefficients were compared among structures, sexes and localities. Statistical tests show differences in asymmetry levels in the body structures of the same population. The ears were the structure with higher variation level. No sexual differences were recorded in fluctuating asymmetry, and tibias asymmetry variability shown geographic variation among populations.

KEYWORDS: morphometry, bats, asymmetry, morphological differences.

INTRODUCCIÓN

En poblaciones de organismos bilateralmente simétricos aparecen pequeñas desviaciones laterales en las dimensiones de las estructuras, debido a efectos ambientales durante el desarrollo que, cuando aparecen aleatoriamente, se denominan asimetrías fluctuantes (AF) (Van Valen, 1962; Markow, 1995). La AF ha sido ampliamente utilizada en investigaciones de ecología, biología evolutiva, y genética (Benítez y Parra 2011, Graham y Özener 2016), en muchos grupos taxonómicos y en los últimos años se ha evidenciado un incremento en el interés hacia este fenómeno. Se emplea fundamentalmente para comparar poblaciones que se encuentran bajo condiciones ambientales diferentes (Hume, 2001, Shadrina y Vol'pert 2016), como indicador de estrés (Leung *et al.*, 2000, Cuervo y Restrepo 2007, Graham *et al.* 2010, Shadrina y Vol'pert 2014, Zhelev *et al.* 2015) o como medida de inestabilidad en el desarrollo (Klingenberg y McIntyre, 1998). También puede evidenciar procesos como las hibridaciones o podría estar relacionado con la calidad de la pareja en estudios de selección sexual (Tomkins y Kotiaho, 2001).

Las medidas de asimetría fluctuante son la forma más utilizada para aproximarse a un estimado de la estabilidad

del desarrollo, fenómeno que hace referencia a la capacidad que posee un organismo para producir un fenotipo predeterminado, atendiendo a un diseño corporal adaptativo y bajo unas condiciones genéticas y ambientales específicas (Waddington, 1942; Zakharov, 1992). El organismo puede “resistir” las perturbaciones que ocurren durante su crecimiento, y la asimetría fluctuante disminuye en la medida en que aumenta la estabilidad del desarrollo (Palmer y Strobeck, 1997).

Muchos estudios en disímiles grupos taxonómicos han evaluado los efectos de la simetría o asimetría sobre funciones vitales como la reproducción o el uso de hábitat. Harvey y Walsh (1993) demostraron que los machos de *Coenagrion puella* (Odonata) que poseían alas más simétricas, tenían mayor éxito reproductivo. Allen y Simmons (1996) concluyeron que existe un efecto directo en la selección por parte de la hembra hacia machos con tibias más simétricas en *Sepsis cynipsea* (L.) (Diptera), debido a su mayor capacidad de permanecer sobre ellas. Se ha estudiado, además, en reptiles (Tull y Brussard, 2007), aves (Polo y Carrascal, 1999), y mamíferos (Gummer y Brigham, 1995; Leamy *et al.*, 2001). En la fauna cubana son escasas las publicaciones que se enfocan en los fenómenos de las asimetrías. Solo dos estudios recientes abordan este tema, uno enfocado en las diferencias interespecíficas y geográficas en los niveles de AF en las alas de tres libélulas cubanas (Hernández y Denis, 2015) y otro en el que se describe la AF del diseño de venación alar de *Apis mellifera* en dos criaderos de abejas reinas (Bolufe *et al.*, 2014).

La existencia de simetría en el patrón corporal es de vital importancia para el adecuado funcionamiento de algunas estructuras externas (Baguña *et al.*, 2002), como es el caso de los apéndices locomotores o los órganos sensoriales. Por ello, el impacto de las asimetrías para la eficacia biológica de un organismo sería diferente en distintas estructuras, pero el desarrollo individual transcurre en las mismas condiciones ambientales. Por esta razón, existe la hipótesis de que se necesitaría un mayor control genético de los niveles de simetría según la importancia de la función que realicen las estructuras, lo cual se reflejaría en diferentes magnitudes de asimetría fluctuante entre estructuras corporales aún dentro de una misma población (Palmer y Strobeck, 1986).

Los murciélagos (Chiroptera) son buenos modelos animales para el estudio de la relación estructura-función y el efecto de los niveles de asimetría fluctuante, a pesar de ello son escasas las publicaciones de este tema. Gummer y Brigham (1995) evaluaron la AF en los antebrazos y las tibias de *Myotis lucifugus*, partiendo de la hipótesis de que las longitudes de los antebrazos de estos animales debían mostrar menor AF que la de las tibias. López y Pérez (2015) describieron la presencia de los tres tipos de asimetrías (fluctuante, direccional y antisimetría) en cráneos y mandíbulas de *Artibeus lituratus* en varias regiones de Colombia y concluyeron que las regiones del cráneo de mayor importancia funcional, presentaban menores niveles de asimetría. Ueti *et al.* (2015) también realizaron un estudio de la compensación de la asimetría en *Desmodus rotundus*.

La morfología de las alas de los murciélagos se relaciona con la eficiencia en el vuelo (Norberg y Rayner, 1987) y en

ellas el antebrazo es una de las estructuras fundamentales, por lo que se cree que debe existir una regulación en su desarrollo con el fin de minimizar sus niveles de asimetría (Gummer y Brigham, 1995). La semejanza lateral en los pabellones de las orejas también es importante para el funcionamiento preciso del sistema de ecolocalización. Sin embargo, las extremidades inferiores solo proporcionan sostén y favorecen el agarre de sus presas, por lo cual su desarrollo se esperaría que no estuviese tan fuertemente regulado como las anteriores estructuras (Gummer y Brigham, 1995).

En Cuba existen 26 especies vivientes dentro del orden Chiroptera de las cuales casi un tercio son endémicas (Mancina, 2011). A pesar de que existe una abundante literatura sobre su distribución, hábitos tróficos, bioacústica y morfometría, no se han evaluado previamente los niveles de asimetrías morfológicas en poblaciones cubanas. *Phyllonycteris poeyi* (familia Phyllostomidae) es una especie endémica de amplia distribución por todo el archipiélago cubano y se alimenta principalmente de polen. Este murciélago posee determinados requerimientos de temperatura y humedad relativa, por lo que utiliza de forma estricta las llamadas cuevas de calor como refugio diurno, en las cuales con su propia presencia crea y mantiene elevados niveles de temperatura y humedad, condiciones ambientales que le son propicias (Silva, 1979). Por sus altas densidades poblacionales y la facilidad de captura es una especie que puede ser empleada como modelo en análisis morfométricos y ha sido estudiado con cierta frecuencia (Mancina, 1998, 2010).

El presente trabajo tiene como objetivo la evaluación de los niveles de AF de tres estructuras anatómicas (antebrazo, pabellón de las orejas y tibia) en dos poblaciones de *Phyllonycteris poeyi*, para la detección de diferencias en la magnitud de este fenómeno entre estructuras, sexos o localidades en esta especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para la primera etapa del estudio se utilizaron individuos vivos, capturados al vuelo con un jamo entomológico. Los muestreos se realizaron durante el éxodo nocturno, en la entrada de las cuevas para evitar mayores disturbios dentro de la trampa térmica. Los animales capturados fueron transportados hacia zonas de mayor visibilidad para tomar las correspondientes mediciones y finalmente fueron liberados dentro de la cueva.

El estudio se realizó en dos cuevas localizadas en diferentes regiones del país. La primera situada en la Reserva de la Biosfera de Baconao, ubicada en la provincia de Santiago de Cuba, específicamente en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí. Esta reserva se encuentra aproximadamente diez kilómetros al sureste de Santiago de Cuba y al oeste de la comunidad de Siboney. Tiene una extensión de 20,8 km² y en ella se encuentra la Cueva de los majáes (CM) (24,76302 N; -78,59114 W). En ella se encuentra una gran población de *Phyllonycteris poeyi*, ya que no hay otra a los alrededores que posea los niveles de temperatura y humedad relativa que requiere esta especie.

La segunda cueva, llamada Cueva del vaho (CVh), se encuentra en el municipio Santa Cruz del Norte, localizado

en la provincia de Mayabeque (23,16843 N, -81,99696 W). Ésta se ubica en una sabana cársica con un estrato herbáceo alto, un estrato arbustivo (*Acacia* sp.) y pocos árboles dispersos, aunque todavía queda bosque sobre carso en las pendientes del río Jaruco y manglares hacia la desembocadura. La vegetación alrededor de la cueva es vegetación secundaria dominada por marabú (*Dichrostachys cinerea*), por los procesos de quema frecuente para ganadería.

Para evaluar los niveles de asimetría fluctuante en la especie se midieron 42 hembras (H) y 55 machos (M), para un total de 97 individuos que fueron capturados entre las dos localidades (55 en CM y 42 en CVh). Las proporciones de las muestras estuvieron relativamente balanceadas en ambas localidades (CM: 24 H y 31 M; CVh: 18 H y 24 M). En cada individuo se tomaron mediciones de la longitud del antebrazo, la altura de la oreja y la longitud de la tibia a cada lado del cuerpo. A una muestra adicional de 23 individuos (11 H y 12 M) que habían sido capturados en una actividad docente estudiantil en Cueva del vaho y que fallecieron durante su traslado al laboratorio se les midió el área del pabellón de la oreja. Para ello se les amputaron estas estructuras y se montaron, extendidas entre dos portaobjetos, para poder medir sus áreas a través de fotografías digitales con una escala, utilizando el programa *ImageJ* v3.2 (Abramoff, et al. 2004). Las mediciones se realizaron utilizando un pie de rey (0,05 mm de precisión), por una misma persona repitiéndose dos veces por cada estructura corporal.

Para cada variable se calcularon los estadísticos descriptivos (promedio, error estándar y límites de confianza por *bootstrap*) por sexo y localidad. Los datos fueron visualmente explorados por la presencia de valores externos (*outliers*) según la recomendación de Palmer y Strobeck (2003), pero ningún caso fue identificado como tal. Luego se obtuvieron los módulos de las diferencias entre los valores en el lado derecho e izquierdo de cada estructura ($|D-I|$) como índice de la asimetría. Dado que en la AF, los promedios de las diferencias laterales tienden a cero, su magnitud también se evaluó a través del coeficiente de variación de las diferencias, para poder hacer comparaciones no sesgadas entre estructuras de distintas tallas y unidades. La lateralidad de las diferencias (estructuras del lado derecho (D) de dimensiones superiores a las del lado izquierdo (I)) se evaluó por la frecuencia de aparición, que se comparó entre estructuras, sexos y localidades por medio de pruebas de Fisher.

Para las comparaciones de estos niveles entre las estructuras, sexos y localidades se utilizaron pruebas de Montecarlo. Para ello se generaron distribuciones nulas a partir de 10000 remuestreos aleatorios con reemplazamiento de los datos originales y en estas se evaluaron las probabilidades de encontrar los valores de tamaño de efecto observados en la realidad. Los datos fueron analizados utilizando el programa *Statistica* 8.0 y con la herramienta *PopTools* 3.23 del MS Excel.

RESULTADOS

Al calcular los estadísticos descriptivos para las medidas morfométricas en cada localidad de estudio, se observó que las diferencias en cada variable fueron pequeñas, de modo que no mostraban diferencias geográficas en los va-

lores absolutos para la especie en ninguna de las variables (Tabla 1). Al comparar entre localidades, los sexos homólogos fueron semejantes entre ellos (hembras con hembras y machos con machos), aunque existió significación estadística en las pequeñas diferencias en la longitud de las tibias y las alturas de las orejas al comparar un sexo con el otro.

Para las medidas del área de la oreja de los individuos de Cueva del vaho se obtuvo que en las 11 hembras el promedio fue de $244,5 \pm 14,7$ mm² (intervalo de confianza 95% (IC): 213,9 – 275,0 mm²), siendo un poco menor que para los 12 machos, quienes tuvieron una media de $225,7 \pm 6,8$ mm² (IC: 211,6 – 239,8 mm²). De forma general, para el área de la oreja en los 23 individuos medidos de la especie, la media fue de $234,6 \pm 7,9$ mm² y límites entre 218,7 – 250,6 mm². Al realizar las comparaciones para esta variable entre sexos el valor de probabilidad obtenido por la prueba de Montecarlo fue de 0,12, indicando que no existen diferencias significativas en el área de la oreja entre sexos para la especie.

Al analizar la lateralidad en las diferencias, ambos sexos fueron similares en las frecuencias de lateralidades: derechas mayores (D) o izquierdas mayores (I), en las diferencias en todas las estructuras y tampoco existieron diferencias entre poblaciones. Sin embargo, aunque se obtuvieron proporciones de individuos con estructuras derechas mayores que las izquierdas no significativamente diferentes del 50 % para el antebrazo (46 D vs 53 I) y para la tibia (48 D vs 51 I), consistentes con estructuras de variación aleatoria, la longitud de la oreja mostró proporciones superiores de individuos con la oreja izquierda mayor que la derecha (31 D vs 68 I; prueba de Fisher, $p = 0,01$). No está claro si este resultado representa una tendencia dentro de la especie o población o es resultante de algún sesgo de investigación, por lo que se necesitan más estudios en este sentido. La coincidencia entre la lateralidad de las diferencias (que la estructura derecha fuera de dimensiones superiores a la de la izquierda) en todas las estructuras fue consistente con su aleatoriedad, con proporciones entre 0,49 y 0,53, no significativamente diferentes de 0,5.

Tomando el módulo de la diferencia entre el lado derecho e izquierdo como medida de la asimetría, en escala de porcentaje del valor de la estructura, se obtuvo que los mayores valores de asimetría se corresponden con el área de la oreja, y los menores con el antebrazo (Fig. 1) sin superposición en sus intervalos de confianza. El resultado de la prueba de Montecarlo para comparar los coeficientes de variación de las diferencias entre las medidas de cada variable mostró evidencias suficientes para afirmar que los niveles de AF difieren entre el antebrazo y la oreja ($p = 0,011$) y entre antebrazo y el área de la oreja $p = 0,008$, pero no entre la tibia y la longitud y área de las orejas ($p = 0,47$ y $p = 0,48$, respectivamente). Entre sexos se detectó una marcada similitud de los niveles de asimetría en todas las variables, sin diferencias estadísticamente significativas (antebrazo $p=0,023$; alto de la oreja $p = 0,07$; área de la oreja $p = 0,27$ y tibia $p = 0,3$).

En cambio, la comparación de los niveles de asimetría entre las localidades también mostró similitudes elevadas en las tres estructuras morfológicas (Fig. 2). La única estructura con diferencias estadísticas significativas entre sus

TABLA 1. Medidas morfométricas de *Phyllonycteris poeyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) por sexos y localidades. Las medidas están en milímetros y se muestran la media, error estándar, límites de confianza al 95 % y valores de probabilidad de las comparaciones de Montecarlo.

TABLE 1. Morphometric measures in *Phyllonycteris poeyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) by sex and localities. The measures are in millimeters and contain the average, standard error, confidence limits at 95 % and probabilities associated to Montecarlo comparison tests.

Localidad	Sexo	N	Longitud del Antebrazo	Altura de la Oreja	Longitud de la Tibia
Cueva del vaho	Hembra	18	47,24 ± 0,14 46,94 – 47,55	15,48 ± 0,18 15,11 – 15,85	26,44 ± 0,15 26,13 – 26,75
	Macho	24	47,35 ± 0,21 46,91 – 47,78	15,56 ± 0,21 15,28 – 16,15	27,18 ± 0,16 26,84 – 27,52
	Total	42	47,30 ± 0,13 47,03 – 47,57	15,62 ± 0,14 15,33 – 15,90	26,86 ± 0,13 26,61 – 27,12
Cueva de los majáes	Hembra	24	47,45 ± 0,21 47,01 – 47,88	15,56 ± 0,36 14,87 – 16,25	26,96 ± 0,18 26,59 – 27,33
	Macho	31	47,30 ± 0,18 46,93 – 47,67	16,37 ± 0,16 16,04 – 16,70	27,40 ± 0,15 27,09 – 27,72
	Total	55	47,36 ± 0,14 47,09 – 47,64	16,02 ± 0,18 15,66 – 16,38	27,21 ± 0,12 26,97 – 27,45
Hembras		42	47,36 ± 0,14 47,09 – 47,63	15,53 ± 0,20 15,12 – 15,93	26,74 ± 0,13 26,48 – 26,99
Machos		55	47,32 ± 0,14 47,05 – 47,59	16,09 ± 0,14 15,81 – 16,36	27,31 ± 0,11 27,08 – 27,53
Prueba de Montecarlo (entre sexos)			p = 0,41	p = 0,01	p = 0,001

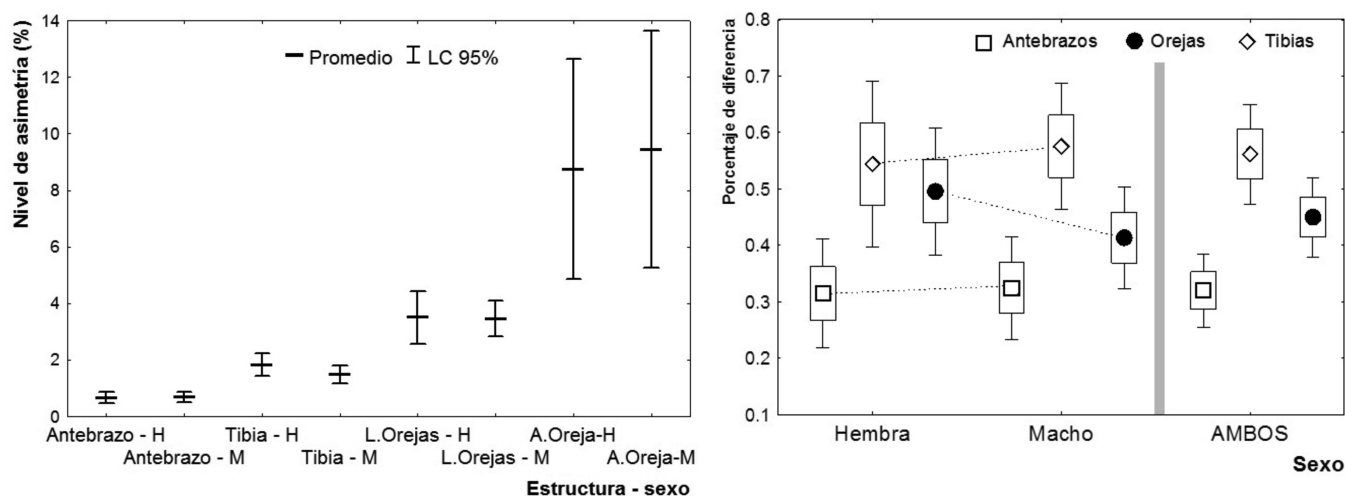


FIGURA 1. Diferencias sexuales en el grado de asimetría en las longitudes del antebrazo, la tibia y el largo y área de las orejas en dos poblaciones de *Phyllonycteris poeyi* (Chiroptera: Phyllostomidae).

FIGURE 1. Sexual differences in asymmetry levels in the forearm length, tibia and length and area of ears in two populations of *Phyllonycteris poeyi* (Chiroptera: Phyllostomidae).

coeficientes de variación fue la tibia ($p = 0,04$), pero las variabilidades en el antebrazo y la altura de las orejas fueron similares ($p = 0,15$ y $p = 0,12$, respectivamente).

Las variabilidades relativas entre los lados corporales, medidos a través del coeficiente de variación para poder comparar las estructuras corporales dio como resultado que solo se detectan diferencias significativas entre las tibias ($p = 0,03$), no así entre antebrazos ($p = 0,147$) ni orejas ($p = 0,122$).

DISCUSIÓN

Los valores promedios estimados en el presente trabajo para la longitud del antebrazo y la longitud de la oreja en las poblaciones de *P. poeyi* son semejantes a los reportados por Silva (1979) y por Mancina (2011) para la especie. Las diferencias en los niveles de asimetría entre algunas de las dimensiones evaluadas (entre la longitud de los antebrazos y las dimensiones de las orejas y entre longitudes de antebrazos y tibias) indican que este fenómeno no se com-

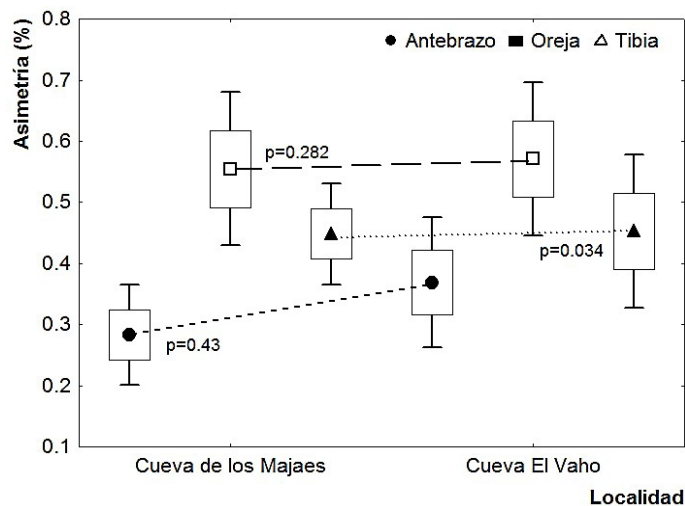


FIGURA 2. Diferencias en las magnitudes de las asimetrías medias entre las poblaciones de *Phyllonycteris poeyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) de Cueva del vaho (Mayabeque) y Cueva de los majáes (Santiago de Cuba), para las tres estructuras corporales estudiadas. Los valores de p representan la comparación entre las variabilidades.

FIGURE 2. Differences in asymmetry level among populations of *Phyllonycteris poeyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Cueva del vaho (Mayabeque) and Cueva de los majáes (Santiago de Cuba), per each assessed structure. P values represent the comparison among variabilities.

porta de forma uniforme entre estructuras anatómicas de un mismo individuo, a pesar de que han estado sometidas a la misma historia ontogenética y efectos ambientales durante esta. La base de las diferencias puede radicar en distintas respuestas ante los factores ecológicos que pueden influir en sus desarrollos, en relación con su importancia funcional (Gummer y Brigham, 1995). Sin embargo, hay que reconocer que existen factores relacionados a los métodos de medición que son importantes tener en cuenta, como los errores de medición y la relación asimetría - tamaño del rasgo.

Como estas variaciones, de forma general, suelen ser muy pequeñas (por debajo de 5 % o hasta del 1 %) del tamaño de los rasgos, son a menudo difíciles de detectar (Palmer, 1994; Gangestad y Thornhill, 1999). Por ello, las precauciones durante la toma de las medidas y el tamaño de las muestras toman mayor relevancia que en otros estudios morfométricos. La facilidad de medición de los antebrazos de los murciélagos, por ser estructuras relativamente grandes y más fáciles de manipular, tiende a generar menores errores en esta variable mientras que las orejas, que son estructuras pequeñas y de consistencia blanda y flexible, tienen elevados errores de medición asociados. En el caso del área de la oreja, esta fuente de error se minimizó por el procedimiento de fijación y montaje, pero aún así fue esta estructura la que presentó las mayores variabilidades relativas. Los errores de medición, independientemente de los esfuerzos que se realicen, siempre pueden influir en las estimaciones de asimetrías y varios autores, como Palmer y Strobeck (2003) y Bechshoft et al. (2008) proponen algoritmos de medición y análisis que los minimicen, aunque los casos de estudios que presentan se basan en estructuras fijas como los huesos, que no cambian en el tiempo y pueden ser medidas repetidamente.

Según Crespi y Vanderkist (1997) la selección natural tiende a reducir los niveles de AF en rasgos que tengan mayor importancia funcional y favorece a los individuos capaces de controlar el desarrollo de rasgos importantes. Los resultados en *P. poeyi* son consistentes con la teoría previa que sugiere que la estabilidad en el desarrollo del antebrazo en los murciélagos debe estar controlada con mayor intensidad por una selección estabilizante ya que las características de las alas se relacionan de forma directa con la eficiencia en el vuelo (Norberg y Rayner, 1987). La simetría de las tibias es, funcionalmente, menos significativa. También los resultados apoyan lo expresado por Palmer y Strobeck (1986) y Gummer y Brigham (1995), quienes sugirieron por primera vez la relación entre los niveles de AF y las importancias funcionales de las estructuras.

A pesar de que, en los microquirópteros, la eficiencia en la ecolocalización pudiera dirigir una mayor estabilidad en el desarrollo de las orejas, que pudiera pensarse fuese la estructura de menor niveles de asimetrías, en el caso de *P. poeyi* debe tenerse en cuenta que es mayormente nectarívoro (Mancina, 2010). Por esta razón, no depende de la ecolocalización para capturar presas con lo cual la sensibilidad funcional del sistema acústico probablemente sea inferior al de los insectívoros. También, al ser estrictamente cavernícola, su refugio diurno es de los más seguros, proporcionándoles protección contra casi todo tipo de enemigos naturales (Mancina, 2011).

La relación entre la selección sexual y la AF ha sido un tema muy estudiado (ej: Balmford et al., 1993; Simmons et al., 1999; Bjorksten et al., 2000; Polak et al., 2004). Se ha planteado una relación negativa entre la asimetría y el éxito de apareamiento en algunas especies (Tornhill y Møller, 1998). López y Pérez (2015) probaron que pueden existir rasgos de un mismo conjunto funcional que muestren mayor o menor nivel de asimetría según su importancia funcional para determinado sexo. La ausencia de diferencias sexuales en los niveles de AF para las variables estudiadas en *P. poeyi* puede ser un reflejo de la ausencia de diferenciación sexual en las funciones ecológicas de dichas estructuras.

Las diferencias en los niveles de AF en las tibias entre las poblaciones de La Habana y Santiago de Cuba pueden responder a distintos factores ambientales. En primer lugar, las cuevas donde se realizaron los muestreos se encuentran en escenarios ecológicos muy diferentes, con vegetaciones, niveles de protección e impactos antropogénicos distintos. La Cueva de los majáes se localiza en un área protegida, rodeada de una rica y saludable vegetación, con relativamente baja actividad humana en los alrededores, mientras que la Cueva del vaho, está en una zona de vegetación secundaria rala y pobre, dominada por plantas invasoras, con quemadas frecuentes, ganadería intensiva, alta antropización y numerosos gasoductos. Es conocido que el estrés ambiental produce en las poblaciones animales una mayor variación fenotípica (Elek et al., 2014; Lazić et al., 2015). La ausencia de diferencias entre localidades para los niveles de asimetrías del antebrazo y las orejas puede ser resultante de procesos biológicos o solo falta de potencia estadística por los niveles de variabilidad en las mediciones y la pequeña magnitud de los tamaños de efecto.

Este es el primer estudio en el que se analizan los niveles de AF para una especie de mamífero cubano y puede servir para establecer una línea base, para el uso posterior de este fenómeno en estudios de calidad ambiental en los hábitats de los murciélagos. Estos resultados confirman que, entre distintas estructuras corporales de una misma especie a pesar de haber estado sometidas a las mismas influencias ambientales durante el desarrollo, pueden existir diferencias en los niveles de AF. En el caso de *P. poeyi*, entre las longitudes del antebrazo, de la tibia y las dimensiones de las orejas, los mayores niveles de asimetrías aparecen en el área de las orejas, sin diferencias sexuales en ninguna estructura pero sí con diferencias geográficas en algunas, como es el caso de las tibias.

Sería recomendable continuar el desarrollo de esta línea de estudios para identificar si, en los murciélagos, las asimetrías son de origen prenatal o si se refuerzan durante el crecimiento por efectos heterocrónicos. Una línea de trabajo productiva también sería generalizar a más localidades el estudio de las magnitudes de las asimetrías y evaluar su magnitud ante distintos escenarios ambientales, para evaluar su posible uso como indicador de calidad ambiental.

REFERENCIAS

- Abramoff, M. D., P. J. Magalhães y S. J. Ram. 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics international* 11(7), 36-42.
- Allen, G. R., y L. W. Simmons. 1996. Coercive mating, fluctuating asymmetry and male mating success in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Animal Behaviour* 52(4): 737-741.
- Baguñá, J.; I. Ruiz-Trillo; J. Paps y M. Riutort. 2002. Origen y evolución de los ejes corporales y la simetría bilateral en animales. Pp. 535-548. En: *Evolución: la base de la Biología*. (M. Soler, Ed.). Proyecto Sur de Ediciones, S.L.
- Balmford, A. I.; L. Jones y A. L. R. Thomas. 1993. On avian asymmetry: evidence of natural selection for symmetrical tails and wings in birds. *Proceedings of the Royal Society of London* 252: 245-251.
- Bechshoft, T. O., F. F. Rigét, O. Wiig y C. Sonne. 2007. Fluctuating asymmetry in metric traits; a practical example of calculating asymmetry, measurement error, and repeatability. *Annales Zoologici Fennici* 45: 32-38
- Benítez, H. A. y L. E. Parra. 2011. Asimetría fluctuante: una herramienta morfofuncional para medir estabilidad del desarrollo. *International Journal Morphology* 29 (4): 1459-1469.
- Bjorksten, T.; P. David; A. Pomiankowski y K. Fowler. 2000. Fluctuating asymmetry of sexual and non-sexual traits in stalk-eyed flies: a poor indicator of developmental stress and genetic quality. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 89-97.
- Bolufe, R. T.; L. A. Benítez A. O. Rodríguez y A. M. F. Morales. 2014. Asimetría fluctuante en el diseño de venación alar de *Apis mellifera* en dos criaderos de abejas reinas de cuba. *Apiciencia* 16(3): 51-61.
- Crespi, B. J. y B. A. Vanderkist. 1997. Fluctuating asymmetry in vestigial and functional traits of a haplodiploid insect. *Heredity* 79: 624-630.
- Cuervo, A. M. y C. Restrepo. 2007. Assemblage and population-level consequences of forest fragmentation on bilateral asymmetry in tropical montane birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 119-133.
- Elek, Z.; G. L. Loevei y M. Batki. 2014. No increase in fluctuating asymmetry in ground beetles (Carabidae) as urbanization progresses. *Community Ecology* 15: 131-138.
- Gangestad, S. W. y R. Thornhill. 1999. Individual differences in developmental precision and fluctuating asymmetry: a model and its implications. *Journal Evolutionary Biology* 12: 402-416.
- Graham J. H.; S. H. Raz, H. Hel-Ory E. Nevo. 2010. Fluctuating Asymmetry: Methods, Theory, and Applications. *Symmetry* 2: 466-540.
- Graham, J. H. y B. Özener. 2016. Fluctuating asymmetry of human populations: A review. *Symmetry* 8: 154; DOI:10.3390/sym812015
- 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.
- Harvey, I. F. y K. J. Walsh. 1993. Fluctuating asymmetry and lifetime mating success are correlated in males of the damselfly *Coenagrion puella* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecological Entomology* 18: 198-202.
- Hernández, M. y D. Denis. 2015. Diferencias interespecíficas y geográficas en los niveles de asimetría fluctuante en las alas de *Erythrodiplax umbrata*, *Macrothemis celeno* y *Pantalafla vescens* (Odonata: Libellulidae). *Poeyana* 501: 8-19.
- Hume, D. 2001. *Environmental monitoring and fluctuating asymmetry*. Study design. Doc Science Internal Series 4. Department of Conservation, Wellington. 20 pp.
- Klingenberg, C. P. y G. S. McIntyre. 1998. Geometric morphometric of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. *Evolution* 52 (5): 1363-1375.
- Lazić, M. M.; M. A. Carretero; J. Crnobrnja-Isailović y A. Kaliontzopoulou. 2015. Effects of environmental disturbance on phenotypic variation: an integrate assessment of canalization, developmental stability, modularity, and allometry in lizard head shape. *American Naturalist* 185: 44-58.
- Leamy, L. J.; S. Meagher; S. Taylor; L. Carroll y W. K. Pott. 2001. Size and fluctuating asymmetry of morphometric characters in mice: the associations with inbreeding and t-Haplotype. *Evolution* 55 (11): 2333-2341.
- 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): 1001-1015.
- López, A. C. y T. J. Pérez. 2015. Asimetría craneo-mandibular de *Artibeus lituratus* (Chiroptera, Phyllostomidae) en Colombia. *Universitas Stuttgart* 20 (1): 141-152.
- Mancina, C. A. 1998. Adiciones a la ecología y morfología de *Phyllonycteris poeyi* y *Monophyllu sredmani clinedaphus* (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae). *Poeyana* 466: 1-10.
- Mancina, C. A. 2010. *Phyllonycteris poeyi* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalian Species* 42 (859): 41-48.
- Mancina, C. A. 2011. Introducción a los Murciélagos. Pp. 123 - 133. En: *Mamíferos en Cuba* (R. Borroto-Páez y C. A. Mancina, Eds.), 271 pp.
- Markow, T. A. 1995. Evolutionary ecology and develop-

- mental stability. *Annales Reviews Entomology* 40: 105-120.
- Norberg, U. M. y J. M. V. Rayner. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 316: 335-427.
- Palmer, A. R. 1994. Fluctuating asymmetric analysis: A primer. Pp. 335-364. En: *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications*. (T. A. Markow, Ed.). Kluwer, Dordrecht, Netherlands.
- Palmer, A. R. y C. Strobeck. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 391-421.
- Palmer, A. R. y C. Strobeck. 1997. Fluctuating asymmetry and developmental stability: heritability of observable variation inferred cause. *Journal of Evolutionary Biology* 10: 39-49.
- Palmer, A. R. y C. Strobeck. 2003. Fluctuating asymmetry analysis: a step-by-step example. Pp. 279-319. En: *Developmental instability. Causes and consequences* (Polak, M., Ed.) Oxford University Press, Oxford.
- Polak, M.; W. T. Starmer y L. L. Wolf. 2004. Sexual selection for size and symmetry in a diversifying secondary sexual character in *Drosophila bipectinata* (Diptera: Drosophilidae). *Evolution* 53: 597-607.
- Polo, V. y L. M. Carrascal. 1999. Ptilochronology and fluctuating asymmetry in tail and wing feathers in coal tits *Parus ater*. *Ardeola* 46 (2): 195-204.
- Shadrina, E. y Y. Vol'pert. 2014. Developmental instability of the organism as a result of pessimization of environment under anthropogenic transformation of natural landscapes. *Russian Journal of Developmental Biology* 45: 117-126.
- Shadrina, E. y Y. Vol'pert. 2016. Fluctuating asymmetry of craniological features of small mammals as a reflection of heterogeneity of natural populations. *Symmetry* 8: 142. doi:10.3390/sym8120142
- Silva, G. 1979. *Los Murciélagos de Cuba*. La Habana, Editorial Academia. 423 pp.
- Simmons L. W.; J. L. Tomkins; J. S. Kotiaho y J. Hunt. 1999. Fluctuating paradigm. *Proceedings of the Royal Society of London* 266: 593-595.
- Tomkins, J. L. y J. S. Kotiaho. 2001. Fluctuating Asymmetry. Pp. 1 - 5. En: *Encyclopedia of life sciences*. Macmillan Publishers Ltd, Nature Publishing Group.
- Tull, J. C. y P. F. Brussard. 2007. Fluctuating Asymmetry as an Indicator of Environmental Stress from Off-Highway Vehicles. *The Journal of Wildlife Management* 71 (6): 1944-1948.
- Ueti A.; P. S. Pompeu y R. L. Ferreira. 2015. Asymmetry compensation in a small vampire bat population in a cave: a case study in Brazil. *Subterranean Biology* 15: 57-67.
- Van Valen, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16:125-142.
- Waddington, C. H. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150: 563-65.
- Zakharov, V. M. 1992. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations. *Acta Zoologica Fennica* 191: 7-30.
- Zhelev, Z. M.; G. S. Popgeorgiev, A. D. Arnaudov, K. N. Georgieva, N. H. Mehterov. 2015. Fluctuating asymmetry in *Pelophylax ridibundus* (Amphibia: Ranidae) as a response to anthropogenic pollution in South Bulgaria. *Archives of Biological Sciences* 67: 1009 -1023.

Recibido: el 30 de noviembre, aceptado: 28 de diciembre; editor asociado: Daryl Cruz Flores