

**DISTRIBUCIÓN DE LA ASIMETRÍA FLUCTUANTE EN LA FORMA DEL CRÁNEO DE  
*CAPROMYS PILORIDES* (MAMMALIA: RODENTIA) A TRAVÉS DEL ARCHIPIÉLAGO CUBANO**Laura BRITO PÉREZ<sup>1</sup> Y Carlos A. MANCINA<sup>2</sup>✉

1. Instituto de Geografía Tropical, Calle F # 302, esq. 13, Vedado, La Habana, Cuba

2. Centro Nacional de Biodiversidad (CeNBio), Instituto de Ecología y Sistemática, carretera Varona 11835, Rpto. Parajón, Boyeros, 11900, La Habana, Cuba

**RESUMEN:** La asimetría fluctuante (AF) es un patrón de desviaciones aleatoria respecto a la simetría perfecta, esta puede ser usada como una medida de la inestabilidad durante el desarrollo y pudiera ser un indicador del estrés ambiental. En especies de amplio rango de distribución, sus poblaciones pueden experimentar diferentes niveles de estrés ambiental o genético, y se ha observado un incremento de la AF en áreas periféricas al rango de distribución o en hábitats marginales (ej. baja idoneidad). La jutía conga, *Capromys pilorides*, es el roedor nativo de Cuba de más amplia distribución y explota una amplia variedad de hábitats, resultando en un amplio rango de variación de condiciones ambientales. En este estudio se combinan el análisis de morfometría geométrica y el modelado de nicho ecológico (MNE) para examinar si los niveles de AF del cráneo en vista ventral de *C. pilorides* se relacionan con la idoneidad ambiental. El MNE predice que la mayor parte del archipiélago cubano presenta idoneidad ambiental para *C. pilorides*; sin embargo, los cayos, la franja costera y las regiones montañosas presentan los mayores valores. Sólo pequeñas áreas de la llanura central de Cuba muestran zonas no idóneas. Comparados con las de Cuba e Isla de la Juventud, las poblaciones de los cayos presentan mayores niveles de AF. Contrario a lo esperado, se encontró una relación positiva significativa entre los valores de idoneidad y la AF. No obstante, el MNE de *C. pilorides* se encuentra sesgado por la distribución actual, más frecuente en los cayos y zonas costeras de difícil acceso, debido a la extinción de muchas poblaciones de la isla principal relacionadas con la sobreexplotación, la depredación por perros y la deforestación. A pesar de los altos valores de idoneidad, los cayos podrían constituir hábitats sub óptimos para *C. pilorides*. Comparado con hábitats de la isla de Cuba e

Isla de la Juventud, en los cayos esta especie depende casi exclusivamente del mangle como fuente de alimentos y agua. Adicionalmente, el aislamiento geográfico de estas poblaciones podría reducir la variabilidad genética incrementando los niveles de AF.

**PALABRAS CLAVES:** Antillas, Capromyinae, jutía, Maxent, modelo de nicho ecológico, morfometría geométrica, manglar.

**ABSTRACT:** DISTRIBUTION OF FLUCTUATING ASYMMETRY IN SKULL SHAPE OF *CAPROMYS PILORIDES* (MAMMALIA: RODENTIA) ACROSS CUBAN ARCHIPELAGO. The fluctuating asymmetry (AF) is a pattern of random deviations from perfect bilateral symmetry, that can be used as a measure of developmental instability and could be an indicator of environmental stress. In species with wide distribution range, populations could be experimenting different environmental and/or genetic levels of stress, and several studies have observed increasing AF in peripheral areas and/or marginal habitats (e.g. low suitability). The Conga hutia, *Capromys pilorides*, is the most widely distributed native rodent of Cuba and exploits a broad variety of habitats, resulting in a large degree of variation in environmental conditions. In this study, we combined geometric morphometric and ecological niche modelling (ENM) analyses to examine whether the AF levels of skull in ventral view of populations of *C. pilorides* are associated with environmental suitability. According to the ENM, *C. pilorides* is predicted to occur across most Cuban archipelago; however, coastal strip, small cays and highland regions had highest values of environmental suitability. Only small areas associated to central plains of main island show unsuitable habitats. We found higher AF in populations that inhabit on small cays compared to Cuba and Isla de la Juventud. Contrary to the expected, we found a significant positive relationship between environmental suitability and AF levels. However, the ENM of *C. pilorides* is strongly biased by the current

✉ CARLOS A. MANCINA  
mancina@ecologia.cu



Publicado en línea el 30 de junio de 2020

distribution, more frequent on small mangrove cays and coastal localities of hard access, due to local extinctions of many populations inside main island of Cuba linked to historical overhunting, predation by dogs and deforestation. Despite of their highest values of environmental suitability, cays could represent sub-optimal habitats to *C. pilorides*. Compared to the habitats on main island and Isla de la Juventud, on cays this species depends almost exclusively on mangrove as food and water resource. Furthermore, the geographic isolation of these populations could to reduce genetic variability or heterozygosity increasing the AF levels.

KEYWORD: Capromyinae, ecological niche model, geometric morphometric, hutia, mangrove, Maxent, West Indies.

## INTRODUCCIÓN

La homeostasis durante el desarrollo es una característica básica de los organismos, la que está determinada por factores genéticos y condiciones ambientales óptimas. Una característica útil para evaluar la estabilidad durante el desarrollo de los organismos son los niveles de “ruido” ontogenético, el cual puede ser estimado por los niveles de asimetría fluctuante (Markow, 1995). La asimetría fluctuante (AF) expresa las pequeñas diferencias entre los lados derecho e izquierdo en las estructuras bilaterales, como consecuencia de imprecisiones aleatorias durante los procesos de desarrollo (Van Valen, 1962; Palmer y Strobeck, 1986).

La AF ha sido objeto de estudio en diferentes órdenes de mamíferos (Gummer y Brigham, 1995; Bowyer *et al.*, 2001; Willmore *et al.*, 2005; Coda *et al.*, 2017). Particularmente en roedores, se ha observado como se incrementan los niveles de AF cuando las poblaciones experimentan cambios ambientales estresantes, cómo la agricultura extensiva (Marchand *et al.*, 2003; Coda *et al.*, 2016), la población (Nunes *et al.*, 2001), la minería (Shadrina y Vol’pert, 2018) y la radioactividad (Oleksyk *et al.*, 2004). Además del estrés ambiental, la AF también se ha relacionado con el valor adaptativo (*fitness*) individual; por ejemplo, Galeotti *et al.* (2005), encontraron mayores niveles de AF en las extremidades posteriores de roedores del género *Apodemus* depredados por una especie de búho. Dado que estas especies son saltadoras, la mayor asimetría podría incrementar el riesgo de depredación al reducir su eficiencia en evadir los depredadores.

Las especies de amplia distribución se enfrentan a ambientes que varían en sus condiciones abióticas (ej. clima, suelo, etc.) y bióticas (disponibilidad de recursos, depredadores, competidores, etc.). Varios estudios han detectado que, en las áreas periféricas del rango de distribución se incrementan los niveles de AF respecto a las zonas núcleos, lo que ha sugerido que estas poblaciones podrían estar experimentando altos niveles de estrés ambiental y/o genético (Kark, 2001; Zachos *et al.*, 2007; White y Searle, 2008). Por otra parte, Maestri *et al.* (2015), encontraron en *Akodon cursor*, pequeño roedor que habita el bosque atlántico de Brasil, una relación negativa entre la idoneidad del hábitat y los niveles de AF. Estos autores utilizaron, como una aproximación de la calidad del hábitat, el modelo de nicho ecológico, y concluyeron que en las áreas menos idóneas los individuos experimentan numerosos disturbios durante la ontogenia del cráneo.

Las jutías son un pequeño grupo de especies de roedores histricomorfos exclusivos de las Antillas, están agrupadas en la subfamilia Capromyidae y se consideran un linaje de la familia Echimyidae (Courcelle *et al.*, 2019). La jutía conga, *Capromys pilorides* Say, 1822, es la jutía viviente de mayor tamaño y de más amplia distribución, se encuentra en Cuba, Isla de la Juventud y en muchos de los cayos que forman parte del archipiélago cubano (Silva *et al.*, 2007; Borroto-Páez, 2011) y recientemente fue descrita una subespecie extinta de las Islas Caimán (Morgan *et al.*, 2019). Esta especie se ha encontrado en una amplia diversidad de hábitats, desde cayos de mangle rojo (*Rizophora mangle*) hasta en los bosques siempreverde de los ecosistemas de montañas y matorrales costeros, y se han observado variaciones morfológicas y estrategias conductuales entre poblaciones que habitan diferentes regiones del archipiélago cubano (Berovides *et al.*, 1990; Silva *et al.*, 2007; Borroto-Páez, 2011; Mancina *et al.*, 2019).

En este estudio se evalúa la distribución espacial de la AF en el cráneo de *C. pilorides* y su relación con las características del hábitat. Mediante herramientas de morfometría geométrica (Zelditch *et al.*, 2004; Klingenberg, 2015) y de modelado de nicho ecológico (Peterson *et al.*, 2011), se analiza la relación de los niveles de AF en individuos de localidades dispersas por todo el rango de distribución de la especie, con sus valores de idoneidad ambiental. Basado en el estudio de Maestri *et al.* (2015), se espera encontrar una

relación negativa entre los valores de idoneidad y de AF. Estos resultados podrían aportar elementos, tanto al conocimiento de los procesos evolutivos relacionados con los patrones de distribución, como a las estrategias de selección de áreas prioritarias de conservación de esta especie.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**MATERIAL EXAMINADO.** El estudio se basó en 283 cráneos de *C. pilorides* provenientes de 67 localidades que abarcan gran parte de su área de distribución (Tabla 1). La información sobre la localidad y el sexo fue extraída de las etiquetas de los especímenes; para reducir el efecto ontogenético sólo se utilizaron individuos adultos, los que se identificaron por la erupción completa de los molariformes. La mayoría de los especímenes examinados se encuentran depositados en la Colección de Mamíferos del Instituto de Ecología y Sistemática, además, se utilizaron ejemplares de las colecciones privadas de Orlando H. Garrido y Rafael Borroto-Páez.

**MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA.** De cada cráneo se tomaron fotografías de la vista ventral, los que fueron fijados con plastilina para garantizar que el plano del paladar quedara perpendicular al plano focal de la cámara. Las imágenes fueron tomadas con una cámara digital Nikon D100<sup>®</sup> con un lente Micro-Nikkor 28–105 mm. La cámara se encontraba fija en un soporte para mantener una distancia focal (30 cm) constante en cada fotografía; no obstante, todas las fotografías incluyeron una escala de referencia. Similar a otros estudios de asimetría en mamíferos (Oleksyk *et al.*, 2004; Maestri *et al.*, 2015), se seleccionó la vista ventral ya que permite visualizar diferentes regiones del cráneo, como el paladar, el área del rostro, la posición relativa de los molariformes e ilustra de forma adecuada la proporción relativa del ancho y el largo del cráneo.

Se seleccionaron 31 puntos anatómicos de referencia, 12 pares de puntos bilaterales y 7 sobre el plano medio del cráneo (Figura 1). Las coor-

denadas x, y de cada punto fueron digitalizados usando el programa tpsDig 2.12 (Rohlf, 2015). Para cuantificar el error de digitalización se seleccionaron al azar 50 individuos que fueron digitalizados, por la misma persona (LB), dos veces en días separados. Los puntos seleccionados fueron: 1. Punto anterior del margen alveolar de los incisivos, 2-3. Punto antero-lateral del alveolo incisivo, 4-5. Punto medio del foramen incisivo al nivel de la sutura premaxilar-maxilar, 6. Punto anterior del foramen incisivo, 7. Punto posterior del foramen incisivo, 8-9. Punto anterior externo de la raíz del arco cigomático, 10-11. Punto anterior de la órbita a nivel de la raíz del arco cigomático, 12-13. Punto anterior en el margen alveolar de la fila de dientes maxilares, 14-15. Punto posterior en el margen alveolar de la fila de dientes maxilares, 16-17. Punto medio sobre la sutura entre el maxilar y el arco cigomático, 18-19. Punto anterior de la fosa glenoidea, 20-21. Punto de máxima curvatura del proceso pterigoides, 22-23. Punto posterior del arco cigomático, 24-25. Punto lateral medio del meato auditivo, 26-27. Punto más lateral del cóndilo occipital, 28. Punto posterior del palatino, 29. Punto medio sobre la sutura entre la base del esfenoides y el occipital, 30. Punto anterior del *foramen magnum* y 31. Punto posterior del *foramen magnum*.

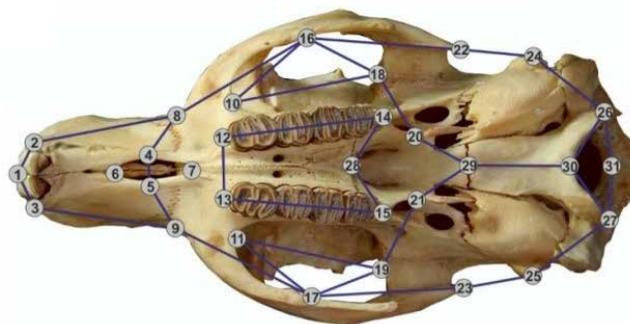


FIGURA 1. Puntos anatómicos de referencia seleccionados en la vista ventral del cráneo de *Capromys pilorides*.

FIGURE 1. Landmarks collected from *Capromys pilorides* skulls in ventral view.

TABLA 1. Tamaño de muestra de cráneos de *Capromys pilorides* empleados en este estudio.

TABLE 1. Sample size of *Capromys pilorides* skulls used in this study.

Regiones	Localidades	Hembras	Machos	Sexo desconocido	Total
Cuba (isla principal)	32	75	61	7	143
Isla de la Juventud	14	58	41	0	99
Cayos	21	12	17	12	41

**ASIMETRÍA FLUCTUANTE.** A la matriz de coordenadas de los puntos anatómicos se le realizó un análisis generalizado de Procrustes, el cual permite separar los componentes relacionados con la talla y la forma de las estructuras, y consiste en la superposición, rotación y escalamiento de las conformaciones a un tamaño único (Rohlf y Slice, 1990; Zelditch *et al.*, 2004). Como una medida del tamaño se utilizó el tamaño del centroide, el cual se calcula como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de todos los puntos anatómicos respecto al centroide de la estructura (Zelditch *et al.*, 2004).

Para examinar la asimetría fluctuante en la forma del cráneo se siguió el método propuesto por Klingenberg *et al.* (2002) para objetos simétricos. La cantidad de asimetría fue estimada mediante la reflexión de la configuración de puntos de cada individuo en su imagen especular, lo que produce una copia reflejada de la configuración. Posteriormente, mediante un ajuste Procrustes, se generó una configuración promedio entre ambas imágenes (configuración original y reflejada), la cual representa un objeto perfectamente simétrico (Figura 2). La cantidad de asimetría fue calculada como la desviación de su configuración original respecto a la configuración simétrica. De esta manera para cada individuo se obtuvo un valor de distancia Procrustes (“*shape FA scores*”) que cuantifica su grado de asimetría (Klingenberg y Monteiro, 2005). Esta es una medida de la diferencia absoluta de forma y trata las desviaciones de manera similar, sin tener en consideración la dirección de éstas (modelo isotrópico). Debido a los diferentes tamaños de muestra, la cantidad de asimetría presente en cada localidad fue estimada del promedio de todos los individuos.

**MODELO DE NICHOS ECOLÓGICO.** Se utilizó el modelado de nicho para identificar los lugares de mayor idoneidad ambiental para el establecimiento de poblaciones de *C. pilorides*. El modelo fue obtenido mediante el programa Maxent (v.3.4.1; Phillips *et al.*, 2006); éste utiliza un algoritmo que examina la relación entre los puntos de presencia de la especie y las características ambientales, y posteriormente trata de encontrar la distribución de probabilidad de máxima entropía sujeta a las limitaciones impuestas por ambos (Elith *et al.*, 2011). Se compilaron 261 localidades de presencia de *C. pilorides*, provenientes de observaciones o recolectas posteriores al año 1960, obtenidas de artículos, bases de datos de colecciones zoológicas

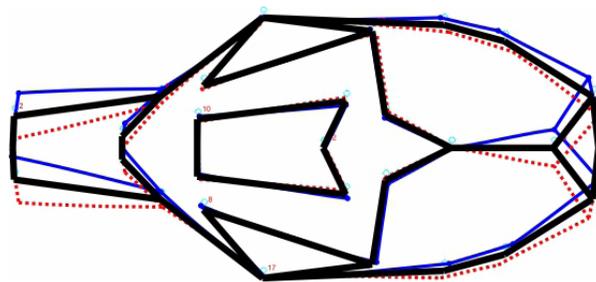


FIGURA 2. Esquema del método utilizado para cuantificar la asimetría del cráneo en vista ventral de individuos *Capromys pilorides*. La configuración original (azul) y su copia reflejada (línea roja punteada) son combinadas para generar una configuración perfectamente simétrica (negra). La asimetría fluctuante para cada individuo se cuantificó como la desviación de la configuración original (azul) respecto a la configuración perfectamente simétrica (negra).

FIGURA 2. Diagram showing the method used to estimate the fluctuating asymmetry on ventral view of *Capromys pilorides* skull. The original landmark configuration (blue line) and its reflected copy (dotted red line) are combined to produce a shape perfectly symmetric (black line). The fluctuating asymmetry was quantified for each individual as the deviation of the original configuration (blue) of landmarks from its perfectly symmetric configuration (black).

y observaciones de campo. Para reducir el agrupamiento de registros alrededor de determinadas localidades, que puede provocar sesgos en el espacio ambiental (Boria *et al.*, 2014), se realizó un filtrado espacial para eliminar registros que estuvieran separados en un radio menor de 5 km; el filtrado se realizó con el paquete “*spThin*” (Aiello-Lammens *et al.*, 2015) sobre R 3.5.1 (R Core Team, 2018). Posterior al filtrado, el número de localidades utilizadas para la modelación se redujo a 198 (Figura. 3).

Como variables independientes para modelar el nicho ecológico de *C. pilorides* se emplearon nueve variables ambientales que pudieran tener relevancia en la caracterización de los hábitats de esta especie. Se incluyeron cinco variables bioclimáticas: el rango anual de temperatura (bio7), la temperatura promedio en el trimestre más caluroso (bio10), la precipitación media anual (bio12), la estacionalidad de la precipitación (bio15) y la precipitación en el trimestre más seco (bio17); todas obtenidas de la base WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005; <http://www.worldclim.org/>). Como variables geográficas (estáticas) se incluyeron la altitud (derivada del radar SRTM; <http://www.landcover.org>) y la distancia a la costa, este últi-

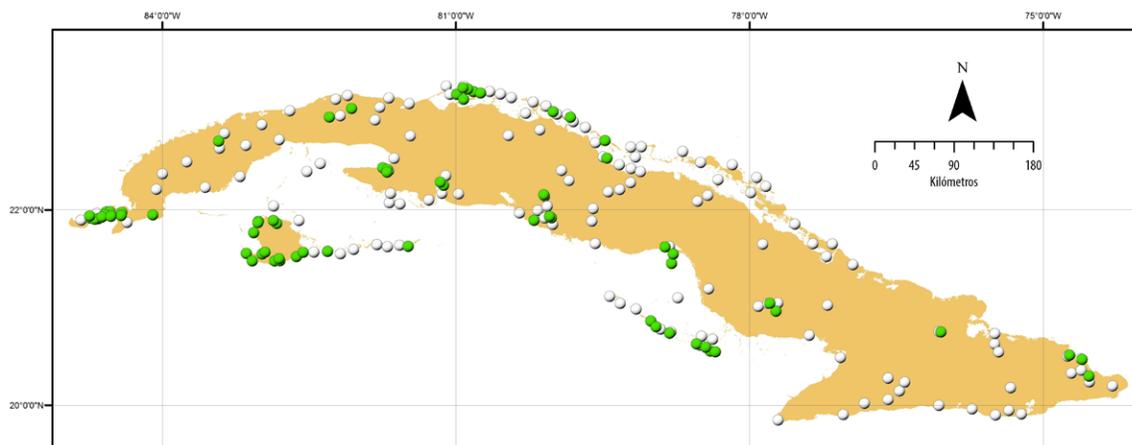


FIGURA 3. Localidades utilizadas para construir el modelo de nicho ecológico de *Capromys pilorides* (círculos blancos); los círculos verdes se indican las localidades empleadas en el análisis de asimetría fluctuante.  
 FIGURE 3. Map of localities used to generate ecological niche model of *Capromys pilorides* (white circles); the green circles indicating localities where was evaluate the fluctuating asymmetry.

mo ráster fue generado en ArcGis (v. 10.2, ESRI) donde los valores de las celdas indican la distancia que las separan de la línea de costa más cercana. Adicionalmente, se incluyeron dos variables bióticas, el porcentaje de cobertura arbórea (Hansen *et al.*, 2013) y la altura del dosel del bosque (Simard *et al.*, 2011), dado que *C. pilorides* es una especie fitófaga y semi-arborícola, altos valores de estas variables podrían estar asociados a sitios de mayor disponibilidad de recursos tróficos y de refugio. Todos los mapas fueron recortados a la misma extensión geográfica y re-muestreados a una resolución espacial de aproximadamente 1 km<sup>2</sup>. Como área de estudio (*background*) se utilizó la superficie total del archipiélago cubano, ya que los datos de distribución, incluyendo el registro fósil, indican que esta especie pudo haber habitado en cualquier región del archipiélago.

Para construir el MNE de *C. pilorides* y reducir el sobreajuste a los puntos de presencia, se exploraron modelos que variaron en complejidad mediante el paquete ENMeval (Muscarella *et al.*, 2014). Se analizaron diferentes combinaciones del multiplicador de regularización (de 0,5 a 5, con incrementos de 0,5) y clases de ajuste (L, Q, LQH y LQHP). Para la evaluación de los modelos, el número de localidades fue particionado usando el método de tablero (*“checkerboard 1”*) con un factor de agregación de 2. El desempeño de los modelos obtenidos fue evaluado mediante el Criterio de Información de Akaike para tamaños de muestra pequeños (AICc). Se identificaron las combinaciones con los menores valores de AICc (con delta AICc < 2), y como criterio de selección

del mejor modelo se tuvo aquel que presentara las menores tasa de omisión y los menores valores de la diferencia entre los valores correspondientes al área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés) de la característica de receptor operativo (ROC, por sus siglas en inglés), de los datos de calibración y el AUC de prueba (Warren y Seifert, 2011). El modelo final se corrió en Maxent, con 50 réplicas de *bootstrap* y todas las localidades filtradas (n = 198); la configuración por defecto del programa fue modificada con el valor del multiplicador de regularización y la combinación de clases del modelo seleccionado. Para representar el MNE como un estimado de probabilidad de presencia, se usó la salida cloglog de Maxent (Phillips *et al.*, 2017) y se aplicó el umbral del décimo percentil de los puntos de calibración, que incluye al 90% de los registros de presencia (Liu *et al.*, 2005).

**ANÁLISIS DE LOS DATOS.** Para cuantificar la asimetría se usó un Análisis de Varianza (ANOVA) Procrustes (Klingenberg *et al.* 2002). En este tipo de ANOVA, la desviación de las configuraciones respecto a un consenso general (media), es descompuesta de acuerdo a dos efectos principales: “Individuo” y “Lado”, y su interacción. El efecto “Individuo” representa la variación entre los especímenes y el efecto “Lado” la variación asimétrica llamada asimetría direccional (ej. que un lado es significativamente diferente que el otro). La interacción de los dos efectos principales (Individuo × Lado) cuantifica la variación asimétrica dentro de los especímenes o asimetría fluctuante (AF). Las réplicas de los 50 individuos fueron incorporadas

a la matriz de datos para estimar el efecto del error de digitalización. El ANOVA Procrustes es una variante para datos de forma y ha sido empleada en diversos estudios de asimetría fluctuante (Ludoški *et al.*, 2014; Pound *et al.*, 2014; Maestri *et al.*, 2015).

La diferencia estadística de la AF entre los individuos de cada sexo fue evaluada mediante una prueba *t* de Student; para probar el efecto alométrico entre la AF y el tamaño del centroide se utilizó una regresión lineal simple con toda la muestra ( $n = 283$ ). Similar a Maestri *et al.* (2015), mediante el programa ArcGis (v. 10.2, ESRI), se calculó Índice de Moran para determinar el grado de autocorrelación espacial de los valores de asimetría fluctuante. Este índice brinda una medida de cuanto la AF entre un par de localidades separadas a cierta distancia, toma valores más similares (auto-correlación positiva) o diferentes (auto-correlación negativa) del esperado por un patrón de distribución aleatorio. Para las localidades con información de AF se extrajeron los valores de idoneidad del modelo de nicho, y se realizó una regresión lineal simple para probar la relación entre los valores promedios de AF y tamaño del centroide con los valores de idoneidad. Adicionalmente, los valores de asimetría fueron agrupados en tres regiones: la isla principal de Cuba, Isla de la Juventud y los cayos, y mediante un ANOVA se determinaron las diferencias estadísticas entre éstas y se ilustraron mediante un diagrama de caja. La normalidad y homogeneidad de varianza de los valores de asimetría fluctuante (distancia Procrustes) de los grupos fue probada mediante pruebas de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente. Los análisis de morfometría geométrica y el ANOVA Procrustes se realizaron con el programa MorphoJ v. 1.07a (Klingenberg, 2011), el resto de los análisis estadísticos se realizaron en PAST v. 3.10 (Hammer *et al.*, 2001).

## RESULTADOS

La media cuadrática de la interacción Individuo  $\times$  Lado (asimetría fluctuante) fue 2,5 veces más grande que la del error de medida (Tabla 2), lo que indica que el error de digitalización fue muy bajo comparado con la variación biológica. Por otra parte, no se encontró auto-correlación espacial en los valores de asimetría (Índice de Moran, *I* observado = -0,027, *I* esperado = -0,015, Puntaje *Z* = -0,23, *P* = 0,81), lo que indica que la distribución de la AF en el espacio geográfico no muestra un patrón agregado o disperso diferente al esperado por una distribución aleatoria. El análisis multivariado de la matriz de las variables de forma del componente asimétrico mostró que no existen diferencias en la forma del cráneo entre los sexos ( $T_{253,209} = 45,01$ ,  $F = 0,68$ ,  $P = 0,95$ ), tampoco se encontró diferencia significativa en los valores de AF entre sexos ( $t_{1,261} = 1,26$ ,  $P = 0,205$ ), por lo que individuos de ambos sexos, incluyendo los de sexo desconocido, fueron agrupados en los análisis posteriores. No se encontró relación entre la asimetría fluctuante y el tamaño del centroide ( $t_{1,280} = -1,56$ ,  $P = 0,11$ ;  $R = -0,09$ ).

Los primeros cuatro componentes de la variación en forma de la asimetría fluctuante acumularon 70 % de la varianza total. La Figura 4 muestra la configuración de los puntos anatómicos, respecto a la forma media simétrica, producido por los primeros cuatro componentes principales. El primer componente, que acumuló la mayor cantidad de variación de la AF (39,8 %), indica que ésta se concentra en la región del neurocráneo, al nivel del meato auditivo y la región posterior al arco cigomático. En el segundo componente la mayor cantidad de AF está asociada a los huesos premaxilares.

TABLA 2. Resultado del ANOVA Procrustes para la forma del cráneo de *Capromys pilorides* en vista ventral; tanto el efecto "Lado" como la interacción entre los efectos "Individuo  $\times$  Lado" fueron significativos, lo que indica la presencia de asimetría direccional y fluctuante, respectivamente.

TABLE 2. Results of Procrustes ANOVA for the shape of skull in ventral view of *Capromys pilorides*, the side and the interaction individual  $\times$  side were significant, indicating the presence of directional and fluctuating asymmetry respectively.

Efecto	GL	SC	MC	F	P
Individuo	7695	0,3567	0,000046		
Lado	27	0,0105	0,00039	75,50	< 0,0001
Individuo $\times$ Lado	7695	0,0398	0,000005	2,56	< 0,0001
Error	2700	0,0054	0,000002		

GL. grados de libertad, SC. suma de cuadrados, MC. media cuadrática

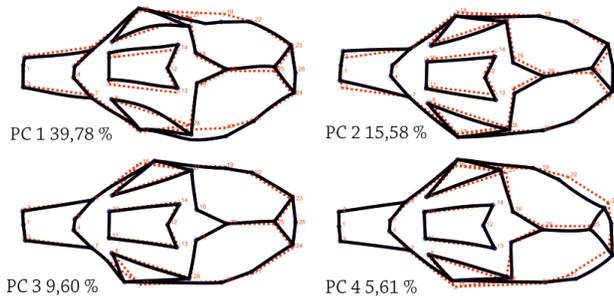


FIGURA 4. Variación de la asimetría fluctuante en la forma del cráneo de *Capromys pilorides*; los gráficos de deformación muestran el valor máximo de los primeros cuatro componentes principales de la matriz de covarianza para la interacción Individuo x Lado (asimetría fluctuante), respecto al promedio consenso simétrico (línea puntuada).

FIGURE 4. Trends of skull shape FA in *Capromys pilorides*; the wireframe graphs are showing the maximum value for each component of the covariance matrix for the interaction individual  $\times$  side, relative to mean symmetric consensus (dotted outline).

Se generaron 40 modelos, los que incluyeron todas las combinaciones de regularización y clases seleccionadas. Se obtuvieron tres modelos de similar soporte ( $\Delta AICc < 2$ ; Tabla 3); no obstante, el modelo final fue construido con un valor del multiplicador de regularización = 4 y la combinación de clases LQH. Esta combinación produjo la menor tasa de omisión y el menor número de parámetros; el AUC de calibración de 0,81 revela un modelo de buen poder predictivo, y el valor de 0,018 de la diferencia con el AUC de prueba indica que el modelo no tiene sobreajuste. El análisis de contribución de las variables (Anexo 1), identifica a la distancia a la costa como la más influyente en el MNE; de manera general los valores de idoneidad de los hábitats de *C. pilorides* se incrementa con la cercanía a la costa en sitios de alta cobertura de vegetal (Fig. 5). No obstante, al aplicar el

TABLE 3. Métricas de ajuste y evaluación para las combinaciones más parsimoniosas del modelo de nicho ecológico de *Capromys pilorides*.

TABLE 3. Settings and evaluation metrics for the most parsimonious combinations for the ecological niche model of *Capromys pilorides*.

Clases	$\beta$	AUC <sub>cal.</sub>	AUC <sub>test.</sub>	AUC <sub>diff.</sub>	OR <sub>mtp</sub>	OR <sub>10% cal.</sub>	Delta AICc	Parámetros
LQH	3	0,819	0,805	0,018	0,0149	0,1399	0	12
LQH	3,5	0,817	0,804	0,015	0,0149	0,1329	0,584	11
LQH	4	0,816	0,804	0,012	0,0079	0,1181	0,759	10

$\beta$ . multiplicador de regularización; AUC<sub>diff.</sub>, diferencia entre el AUC de calibración y el AUC de prueba; OR<sub>mtp</sub>, tasa de omisión (“omission rates”) basada en el umbral del mínimo valor probabilidad de presencia de los puntos de entrenamiento; OR<sub>10%</sub>, tasa de omisión basada en el umbral del décimo percentil de los puntos de entrenamiento.

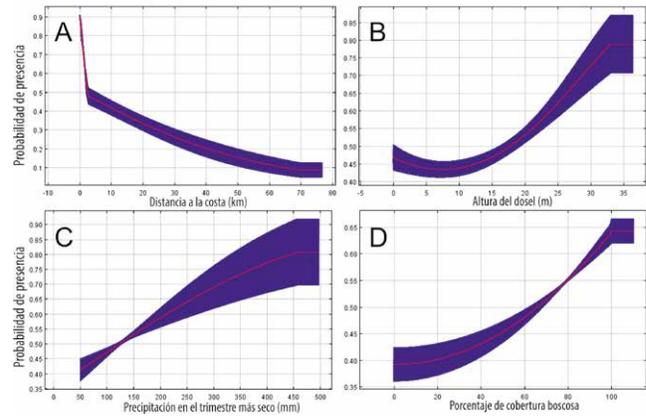


FIGURA 5. Relación entre la probabilidad de presencia de *Capromys pilorides* con las cuatro variables ambientales de mayor contribución al modelo de nicho ecológico: A. distancia a la costa, B. altura del dosel, C. precipitación durante el trimestre más seco y D. porcentaje de cobertura arbórea

FIGURE 5. The relationship of the probability of presence of *Capromys pilorides* with the four environmental variables most important to the ecological niche model: A. distance to the coast, B. forest canopy height, C. precipitation of driest quarter and D. percent tree cover.

valor umbral del décimo percentil de los puntos de calibración, el MNE muestra que gran parte superficie del archipiélago cubano, aproximadamente 90 500 km<sup>2</sup>, presenta valores de idoneidad ambiental para la presencia de esta especie.

Se encontró una relación positiva significativa entre la AF y los valores de idoneidad ( $t_{1,67} = 3,32$ ,  $P = 0,001$ ;  $R = 0,38$ ; Fig. 6), y no existió relación entre el tamaño del centroide y la idoneidad ( $t_{1,67} = 0,66$ ,  $P = 0,51$ ;  $R = 0,08$ ). Cuando se analizaron de manera independiente, la relación entre la AF con las variables empleadas para la construcción del modelo, se encontró relación significativa con la altura del dosel ( $R = -0,27$ ,  $P = 0,02$ ), la distancia a la costa ( $R = -0,26$ ,  $P = 0,03$ ) y el porcentaje de

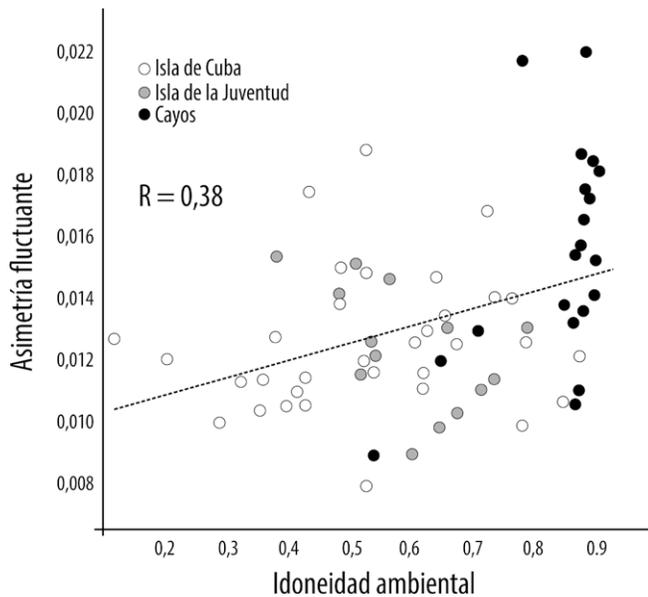


FIGURA 6. Regresión lineal entre la asimetría fluctuante en cráneos de *Capromys pilorides* y la idoneidad ambiental; los datos son los valores promedios de cada localidad y los colores representan diferentes regiones.

FIGURE 6. Linear regressions of fluctuating asymmetry on the environmental suitability in *Capromys pilorides*; the data are averaged values of each locality and colors representing different regions.

cobertura arbórea ( $R = -0,25$ ,  $P = 0,04$ ; Anexo 2). Al agrupar los individuos en tres zonas geográficas (Figura 7), se obtuvieron diferencias significativas en la cantidad de AF ( $F_{2,64} = 8,06$ ;  $P = 0,0007$ ); los más altos niveles de AF se observan en los individuos que habitan la cayería, que difieren de los de la isla principal de Cuba (prueba de Tukey,  $P = 0,004$ ) y de los de Isla de la Juventud ( $P = 0,002$ ). La Figura 8 ilustra la distribución espacial de la AF sobre el modelo de nicho ecológico de *C. pilorides*; se aprecia que los más altos niveles de AF se concentran en localidades del archipiélago de Sabana, de los cayos del Golfo de Ana María (incluyendo la cayería de las Doce Leguas) y en localidades cercanas a la ciudad de Baracoa, en el oriente de Cuba.

## DISCUSIÓN

La jutia conga, *Capromys pilorides*, es el mamífero terrestre nativo de más amplia distribución en el archipiélago cubano y sus poblaciones están asociadas a diversos tipos de hábitats (Silva *et al.*, 2007). El modelo de nicho ecológico (MNE) es consistente con lo anterior, e identifica que la mayor parte del archipiélago presenta idonei-

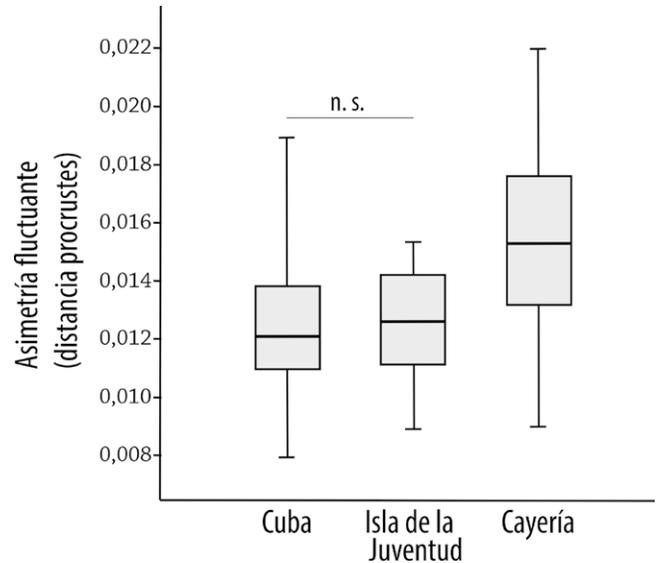


FIGURA 7. Diagrama de caja de la variación de la asimetría fluctuante en el cráneo de *Capromys pilorides*, la muestra fue agrupada en tres regiones geográficas. El rectángulo indica el rango intercuartil (25 – 75 % de las observaciones) y los bigotes los valores mínimo y máximo; n.s., diferencia no significativa (Tukey test,  $p < 0,05$ ).

FIGURE 7. Box plots of skull shape fluctuating asymmetry in *Capromys pilorides*, the sample was clustered in three regions, boxes indicate the 25–75 % quartiles and whiskers the minimal and maximal values; n.s., non significant pairwise comparison (Tukey test,  $p < 0,05$ ).

dad ambiental para la presencia de esta especie. El MNE muestra que las condiciones de hábitats para el establecimiento de las poblaciones de este roedor decrecen a medida que nos alejamos de las costas y disminuye la cobertura boscosa; e identifica como las áreas de mayor idoneidad ambiental, a la franja costera de la isla principal e Isla de la Juventud, así como la mayor parte de los cayos que rodean al archipiélago cubano. En el interior de la isla principal las zonas de mayor idoneidad se corresponden con los macizos montañosos. Sólo regiones de la llanura central de Cuba presentan valores por debajo del umbral de presencia. Los bajos valores de idoneidad de éstas zonas están relacionados con características de la vegetación y un clima que podría limitar la disponibilidad de recursos, estas llanuras están dominadas por ecosistemas culturales (ej. ganadería y cultivos) y climáticamente presentan un periodo seco que puede durar entre tres y cuatro meses (Borhidi, 1991).

Contrario a la predicción inicial, y a lo obtenido por Maestri *et al.* (2015) para un roedor suramericano, en *C. pilorides* los mayores niveles de

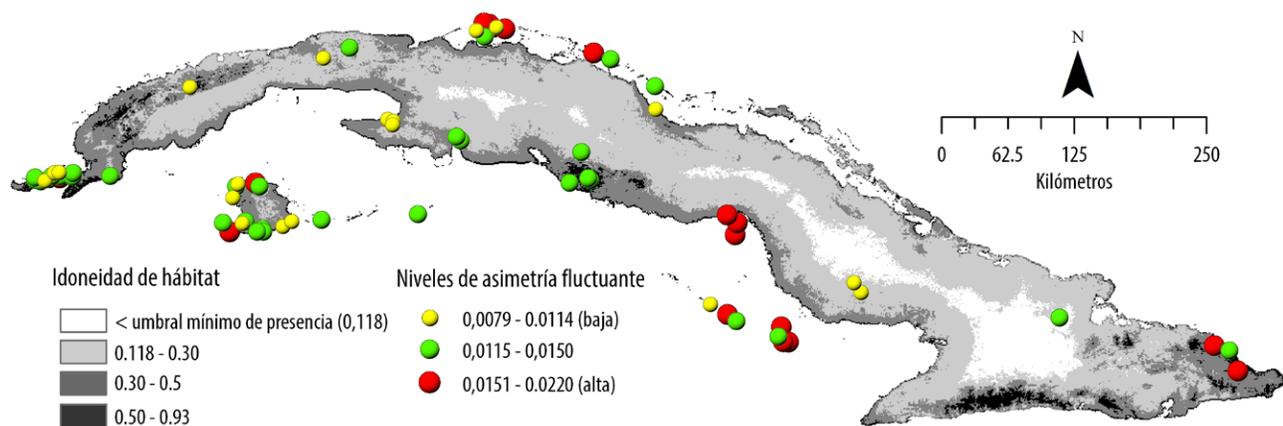


Figure 8. Modelo de nicho ecológico de *Capromys pilorides*, el grado de idoneidad se muestra en escala de grises. Los símbolos indican tres niveles de asimetría fluctuante en los que se subdividieron los valores promedios de las localidades analizadas, los límites están basados en los cuartiles de la distribución de valores de la AF: amarillo (bajo, menor que el 25 % de las observaciones), verde (moderada, entre 25 % y 75 %) y rojo (alto, mayor al 75 %).

Figure 8. Ecological niche model of *Capromys pilorides* across Cuban archipelago; the habitat suitability is represented in grey scale. The sizes of the symbols are representing three different levels of fluctuating asymmetry in skulls of *C. pilorides* by localities; the limits of each category were based in the quartile values, low (lower than 25 % quartile), medium (between 25 - 75 %), and high (higher than 75 %).

asimetría fluctuante (AF) tendieron a encontrarse en localidades con elevada idoneidad. Este resultado está determinado fundamentalmente por los altos valores de AF encontrados en individuos provenientes de cayos, identificados por el MNE como de alta idoneidad ambiental. Aunque altos valores de AF fueron observados en individuos de varias localidades del archipiélago, como promedio, los niveles de AF fueron mayores en los individuos de los cayos comparados con Cuba e Isla de la Juventud. Si los altos valores de AF reflejan niveles de estrés dentro de las poblaciones, entonces, ¿son los hábitats presentes en los cayos más idóneos para *C. pilorides* que los de la isla principal?

Aunque en la actualidad el mayor número de localidades y las mayores densidades de individuos se encuentran asociadas a cayos y zonas costeras de difícil acceso, el registro arqueológico sugiere que esta especie fue abundante en muchas localidades del interior de la isla (Silva *et al.*, 2007). No obstante, en la actualidad en algunas regiones de Cuba la especie ha sido extirpada o sus poblaciones son extremadamente escasas. Las principales causas de esto son: la sobre explotación con fines de carne, eventos que han venido ocurriendo desde los aborígenes hasta la actualidad, y la pérdida y la fragmentación de hábitats boscosos debido a la expansión de la frontera agrícola. Debido a esto, la distribución actual de *C. pilorides* podría representar sólo un remanente de lo

que fue en el pasado, debido principalmente a la mayor presión antropogénica a la que ha estado sometida la especie en la isla principal de Cuba.

Varios factores podrían influir en los mayores niveles de AF encontrado en los individuos que habitan los cayos. En estas pequeñas islas las jutías dependen casi exclusivamente del manglar para su supervivencia. Este tipo de bosque, a pesar de presentar altos niveles de cobertura, tiene una estructura homogénea y baja diversidad vegetal. A pesar que *C. pilorides* muestra adaptaciones morfo-fisiológicas al consumo de hojas de mangle (Borrotto-Páez y Mancina, 2006; Borrotto-Páez y Woods, 2012), éstos, comparados con otros tipos de bosques brindan menor variedad de nutrientes y agua (Berovides y Comas, 1997). Por otra parte, en los cayos, las poblaciones de *C. pilorides* pueden alcanzar altas densidades (Berovides y Alfonso, 1987; Berovides y Comas, 1997), aumentando la competencia intraespecífica por los recursos. Según Cuervo (2000) y Leamy y Kilngenberg (2005), factores como el estrés nutricional y la densidad poblacional, pueden aumentar la AF en los individuos.

Otro factor que puede determinar los altos niveles de AF en los cayos es el aislamiento geográfico. Las poblaciones de *C. pilorides* que habitan la cayería presentan mayor grado de aislamiento, por lo que el flujo genético es inferior a las del resto de Cuba. Esto se evidencia en el grado de divergencia morfológica presente en estas

poblaciones, lo que ha permitido distinguir dos subespecies: *C. pilorides gundlachianus*, distribuidas en cayos del archipiélago de Sabana al norte de Cuba y *C. pilorides doceleguas*, que habita cayos del archipiélago Jardines de la Reina. Este aislamiento puede provocar un incremento en el grado de endogamia y, por tanto, de la homocigosis. En poblaciones bajo depresión endogámica, los individuos muestran mayores niveles de AF que sus homólogos menos endogámicos (Kruuk *et al.*, 2003). Hutchison y Cheverud (1995) encontraron en monos tamarinos (*Saguinus* sp.) que a medida que disminuía la heterocigosis genética aumentaban los niveles de AF en la población.

Los mayores niveles de AF observada en el neurocráneo, respecto a la región rostral, podrían también estar reflejando diferentes presiones del ambiente entre las poblaciones que habitan los cayos y las del resto de los hábitats. En varios grupos de mamíferos se ha observado que el cráneo está formado por dos módulos morfo-funcionales que pueden evolucionar con cierta independencia: la región del neurocráneo, relacionado con el desarrollo del cerebro y la inserción de los músculos craneales, y la región rostral, asociada con la conducta alimentaria. Se ha planteado que este desarrollo modular juega un papel importante en la flexibilidad evolutiva de las especies, y podría tener valor adaptativo al permitirles adaptarse a diferentes regímenes de selección (Wagner, 1996; Goswami, 2007; Drake y Klingenberg, 2010). Por otra parte, partiendo de la hipótesis de que los rasgos de mayor importancia funcional van a tener menores niveles de AF (Palmer y Strobeck, 1986); para las poblaciones de *C. pilorides* que habita los cayos, que generalmente usan hábitats estructuralmente menos complejos, la presión por depredadores es menor y donde el consumo de mangle podría ser el factor crítico, la baja AF a nivel de la región rostral podrían tener valor adaptativo al favorecer la extracción más eficiente de nutrientes y agua de las hojas y la corteza del mangle.

A pesar de que el MNE identifica a los cayos de Cuba entre las zonas de mayor idoneidad ambiental, las condiciones ambientales y los altos niveles de AF, sugieren que estos hábitats podrían considerarse sub-óptimos para *C. pilorides*. La baja diversidad de recursos, la ausencia de fuentes de agua y el aislamiento geográfico podrían provocar estrés ambiental durante el desarrollo en individuos de estas poblaciones. Estos resultados coinciden con otros estudios en mamíferos, los que han detecta-

do que en poblaciones aisladas o aquellas que se encuentran en la periferia del rango de distribución de las especies, se incrementan los niveles de asimetría fluctuante, lo que sugiere que estas poblaciones se pudieran estar enfrentando a elevados niveles de estrés ambiental y/o genético, como procesos de cuellos de botella, deriva genética y eventos estocásticos que disminuyen la variabilidad genética (Kieser y Groeneveld, 1991; Hoelzel *et al.*, 2002; Zachos *et al.*, 2007; White y Searle, 2008).

AGRADECIMIENTOS. A Héctor M. Díaz y Lisbeth Barbán por el apoyo brindado durante el trabajo en la colección de mamíferos del IES y en la toma de las fotografías. A Orlando H. Garrido y Rafael Borroto-Páez por permitirnos utilizar los materiales de sus colecciones privadas. A Karina Velazco, Rafael Borroto-Páez y un revisor anónimo, cuyos comentarios permitieron mejorar el manuscrito.

#### REFERENCIAS

- Aiello-Lammens, M. E., R. A. Boria, A. Radosavljevic, B. Vilela y R. P. Anderson. 2015. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography* 38: 541-545.
- Berovides, V., y M. A. Alfonso. 1987. Densidad y biomasa en poblaciones de jutias (*Capromys* sp.). *Ciencias Biológicas* 18:127-130.
- 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-Páez. 1990. Variación ecológica en poblaciones de la jutía conga, *Capromys pilorides* (Rodentia: Capromyidae). *Ciencias Biológicas* 23: 44-58.
- Borhidi, A. 1991. *Phytogeography and vegetation ecology of Cuba*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 942 pp.
- Boria, R. A., L. E. Olson, S. M. Goodman y R. P. Anderson. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling* 275: 73-77.
- 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., y C. A. Mancina. 2006. Importancia del mangle rojo (*Rizophora mangle*) para la conservación de las jutias (Rodentia: Capromyidae). Pp. 170-177, en: *Ecosistema de manglar en el Archipiélago cubano* (L. Menéndez y J. A. Guzmán, eds.). Editorial Academia, La Habana.
- Borroto-Páez, R., y C. A. Woods. 2012. Feeding habits of capromyid rodents. Pp. 71-92, en: *Terrestrial Mammals of the West Indies* (R. Borroto-Páez, C. A. Woods

- y F. E. Sergile, eds.). Contributions Florida Museum of Natural History and Wocahoota Press, Florida.
- Bowyer, R. T., K. M. Stewart, J. G. Kie y W. C. Gasaway. 2001. Fluctuating asymmetry in antlers of alaskan moose: Size matters. *Journal of Mammalogy* 82: 814-824.
- Coda, J. A., J. J. Martínez, A. R. Steinmann, J. Priotto, and M. D. Gomez. 2017. Fluctuating asymmetry as an indicator of environmental stress in small mammals. *Mastozoología Neotropical* 24: 313-321.
- Coda, J., D. Gómez, J. J. Martínez, A. Steinmann y J. Priotto. 2016. The use of fluctuating asymmetry as a measure of farming practice effects in rodents: A species-specific response. *Ecological Indicators* 70: 269-275.
- Courcelle, M., M. K. Tilak, Y. L. R. Leite, E. J. P. Douzery, y P. Fabre. 2019. Digging for the spiny rat and hutia phylogeny using a gene capture approach, with the description of a new mammal subfamily. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 136: 241-253.
- Cuervo, J. J. 2000. El estudio de la asimetría fluctuante. *Etología* 18:27-60.
- Drake, A. G., y C. P. Klingenberg. 2010. Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity. *The American Naturalist* 175: 289-301.
- Elith, J., S. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y. E. Chee y C. Yates. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17: 43-57.
- 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.
- Goswami, A. 2007. Cranial modularity and sequence heterochrony in mammals. *Evolution and Development* 9: 290-298.
- 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, Ø., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. Past - Palaeontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologica Electronica* 4 (1): 9 pp.
- Hansen, M. C., P. V. Potapov, R. Moore, M. Hancher, S. A. Turubanova, A. Tyukavina, D. Thau, S. V. Stehman, S. J. Goetz, T. R. Loveland, A. Kommareddy, A. Egorov, L. Chini, C. O. Justice y J. R. G. Townshend. 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342: 850-853.
- 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.
- Hoelzel, A. R., R. Fleischer, C. Campagna, B. Le Boeuf y G. Alvord. 2002. Impact of a population bottleneck on symmetry and genetic diversity in the northern elephant seal. *Journal of Evolutionary Biology* 15:567-575.
- 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.
- Kark S. 2001. Shifts in bilateral asymmetry within a distribution range: The case of the chukar partridge. *Evolution* 55: 2088-2096.
- Kieser, J. A., y H. A. Groeneveld. 1991. Fluctuating ontometric asymmetry, morphological variability, and genetic monomorphism in the cheetah *Acinonyx jubatus*. *Evolution* 45:1175-1183.
- 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.
- Liu, C., P. M. Berry, T. P. Dawson y R. G. Pearson. 2005. Selecting threshold of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28:385-393.
- Ludoški, J., M. Djurakic, 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: e0122412.
- Mancina, C. A., J. Villegas y L. Barbán. 2019. A geometric morphometric approach to the study of mandible variation among populations of *Capromys pilorides* (Rodentia: Capromyidae). *Poeyana* 508: 1-11.
- 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.

- Markow, T. A. 1995. Evolutionary ecology and developmental instability. *Annual Review of Entomology* 40:105-120.
- Morgan, G. S., R. D. E. Macphee, R. Woods y S. T. Turvey. 2019. Late quaternary fossil mammals from the Cayman Islands, West Indies. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 428: 1-79.
- Muscarella, R., P. J. Galante, M. Soley-Guardia, R. A. Boria, J. M. Kass, M. Uriarte y R. P. Anderson. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MAXENT ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 1198-1205.
- Nunes, A. C., J.-C. Auffray y M. L. Mathias. 2001. Developmental instability in a riparian population of the Algerian mouse (*Mus spretus*) associated with a heavy metal-polluted area in central Portugal. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 41(4): 515-521.
- 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 Chornobyl. *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. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, Oxford.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson, M. Dudík, R. E. Schapire y M. E. Blair. 2017. Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography* 40: 887-893.
- 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.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rohlf, F. J. 2015. The tps series of software. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 26: 9-12.
- Rohlf, F. J., y D. E. Slice. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology* 39: 40-59.
- Shadrina, E. G., y L. Vol'pert. 2018. Experience of applying plant and animal fluctuating asymmetry in assessment of environmental quality in terrestrial ecosystems: results of 20-year studies of wildlife and anthropogenically transformed territories. *Russian Journal of Developmental Biology* 49: 23-35.
- 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.
- Simard, M., N. Pinto, J. B. Fisher y A. Baccini. 2011. Mapping forest canopy height globally with spaceborne lidar. *Journal of Geophysical Research* 116: 1-12.
- Van Valen, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16: 125-142.
- Warren, D. L., y S. N. Seifert. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21: 335-342.
- White, T. A., y J. B. Searle. 2008. Mandible asymmetry and genetic diversity in island populations of the common shrew, *Sorex araneus*. *Journal of Evolutionary Biology* 21:636-641.
- Willmore, K. E., C. P. Klingenberg y B. Hallgrímsson. 2005. The relationship between fluctuating asymmetry and environmental variance in Rhesus Macaque skulls. *Evolution* 59: 898-909.
- Zachos, F. E., G. B. Hartl y F. Suchentrunk. 2007. Fluctuating asymmetry and genetic variability in the roe deer (*Capreolus capreolus*): a test of the developmental stability hypothesis in mammals using neutral molecular markers. *Heredity* 98:392-400.
- 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.

Recibido: 28 de marzo de 2020/aceptado: 12 de junio 2020

ANEXO 1. Porcentaje de contribución de las variables ambientales al modelo de nicho ecológico de *Capromys pilorides*.

APPENDIX 1. Percent contribution of environmental variables in the ecological niche model of *Capromys pilorides*.

Variable	Porcentaje de contribución
Distancia a la costa	62,8
Porcentaje de cobertura arbórea	15,4
Altura del dosel	10,3
Precipitación en el trimestre más seco (bio17)	5,4
Estacionalidad de la precipitación (bio15)	2,3
Temperatura promedio en el trimestre más caluroso (bio10)	1,2
Altitud	1,2
Rango anual de temperatura (bio7)	0,9
Precipitación media anual (bio12)	0,6

Anexo 2. Coeficiente de correlación lineal entre la asimetría fluctuante (AF) y el tamaño del centroide (CS) y las variables ambientales.

Appendix 2. Linear correlation coefficients between fluctuating asymmetry (AF) and centroid size (CS) and environmental variables.

Variable	AF	CS
Distancia a la costa	-0,26 (0,028)	-0,15 (0,19)
Porcentaje de cobertura arbórea	-0,25 (0,039)	-0,24 (0,047)
Altura del dosel	-0,26 (0,027)	-0,21 (0,08)
Altitud	-0,07 (0,56)	-0,09 (0,42)
Rango anual de temperatura (bio7)	0,05 (0,65)	0,11 (0,34)
Temperatura promedio en el trimestre más caluroso (bio10)	0,13 (0,28)	0,11 (0,36)
Precipitación media anual (bio12)	-0,09 (0,45)	0,01 (0,87)
Estacionalidad de la precipitación (bio15)	-0,07 (0,55)	0,12 (0,32)
Precipitación en el trimestre más seco (bio17)	-0,05 (0,65)	-0,01 (0,88)