



Tesina para optar por el grado de
Licenciado en Ciencias Biológicas

Efecto del cambio climático sobre el tamaño corporal: el caso de los roedores.

Carlos Villar Arismendi

Orientador: Dr. Daniel E. Naya

Laboratorio de Ecología Fisiológica y del
Comportamiento de la Facultad de Ciencias

Fecha: noviembre de 2016

ÍNDICE

RESUMEN.....	6
1 INTRODUCCIÓN.....	7
1.1 La regla de Bergmann.....	7
1.2 El cambio climático.....	9
1.3 El cambio del tamaño de los roedores y su registro fósil.....	10
1.4 Patrones en el tamaño corporal de los roedores: la regla de Bergmann en 3D y 4D.....	12
2 OBJETIVO GENERAL.....	16
2.1 Objetivos específicos.....	16
3 MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
3.1 Armado y curado de la base de datos.....	18
3.2 Análisis estadístico.....	19
3.2.1 Tendencias generales en el tamaño corporal.....	19
3.2.2 Tendencias de cambio corporal en el gradiente de latitud.....	20
3.2.3 Diferencias en la tasa de cambio del tamaño entre la primera y la segunda mitad del siglo XX.....	21
3.2.4 Cambios de la temperatura en el período de tiempo y su relación con las modificaciones de la masa de las especies.....	21
3.2.5 Relación entre los valores residuales de la tasa metabólica basal y el cambio en la masa corporal.....	22
3.2.6 Diferencias en la tasa de cambio del tamaño entre especies con distintos hábitos tróficos.....	22
4 RESULTADOS.....	23
4.1 Cambios en la masa corporal a lo largo del siglo XX.....	23
4.2 Cambios en la masa corporal en el gradiente de latitud.....	24
4.3 Diferencias en la tasa de cambio del tamaño entre la primera y segunda mitad del siglo XX.....	25
4.4 Cambios de la temperatura en el período de tiempo y su relación con las modificaciones de la masa de las especies.....	26
4.5 Relación entre los valores residuales de la tasa metabólica basal y el cambio en la masa corporal.....	28

4.6	Cambios en la masa corporal y su relación con los hábitos tróficos	28
5	DISCUSIÓN.....	29
5.1	La regla de Bergmann en 4D: patrones generales.....	29
5.2	La regla de Bergmann en 3D: el cambio corporal en el gradiente latitudinal.....	30
5.3	Comparación entre la primera y la segunda mitad del siglo XX	33
5.4	El cambio de la temperatura en el espacio (3D) y en tiempo (4D).....	35
5.5	El cambio en el tamaño corporal entre especies con distintos hábitos tróficos.....	38
6	CONCLUSIONES.....	39
7	AGRADECIMIENTOS.....	40
8	REFERENCIAS.....	41

ANEXOS

A	146 especies con más de 100 registros.
B	Valores atípicos, relación de outliers y correcciones.
C	Lista con las ocho especies con al menos 20 datos antes de 1951.
D	Lista de las 17 especies con valores de r_{year} y r_{lat} .
E	Gráficos masa corporal vs. año para las 17 especies.
F	Información ecológica.
G	Mapas de la distribución geográfica de las 17 especies.
H	Gráficas del cambio de temperatura para cada especie en las latitudes media, alta y baja.
I	Valores residuales de la tasa metabólica basal RES BMR.
J	Figuras con el cambio de temperatura en 3D y 4D para cada especie.

Apéndice 1 Nómima de entradas correspondiente a roedores en Arctos.

RESUMEN

La regla de Bergmann propone la existencia de una relación positiva entre el tamaño corporal y la latitud. Dicha regla está basada en la ley del área, la cual establece que –dado que la relación entre la superficie y el volumen corporal disminuye al incrementarse este último– los pequeños tamaños corporales son más eficientes para la disipación de calor, mientras que los grandes tamaños corporales son más eficientes para la conservación del mismo. Como una extensión de estas ideas, se ha denominado la regla de Bergmann en cuatro dimensiones (4D) a la reducción en el tamaño corporal observado en algunas especies endotermas en paralelo al calentamiento global. En este contexto, en el presente trabajo, he analizado el cambio en el tamaño corporal ocurrido durante los últimos sesenta años en diversas especies de roedores. Se utilizó la base de datos Arctos, de la cual se extrajo información de 29.288 especímenes correspondientes a 17 especies. El criterio usado para seleccionar una especie fue: tener más de 100 datos, de los cuales al menos 25 sean anteriores a 1986. Se analizó el cambio de la masa corporal en el tiempo, controlando simultáneamente el efecto de la latitud, la longitud, el mes de colecta y el sexo de los organismos. Se observó que siete especies redujeron su tamaño corporal, mientras que las restantes diez especies no cambiaron significativamente. Este patrón de cambio difiere de lo esperado por azar bajo distintos modelos nulos, y en principio es congruente con la regla de Bergmann en 4D. Sin embargo, se descarta la explicación energética subyacente a dicha regla (i.e., la ley del área) ya que el cambio observado en el tiempo no se correlacionó ni con la temperatura ambiental ni con la latitud. En este sentido, los cambios en la masa corporal de las distintas especies en el gradiente latitudinal no difieren de lo que se puede esperar por azar (i.e., no siguen la regla de Bergmann) lo que, estando en congruencia con estudios previos realizados en roedores, descarta el argumento energético como explicación del patrón observado. Además, el cambio de temperatura que experimentaron las especies en el correr del tiempo es aproximadamente un orden de magnitud menor al que se genera a lo largo de su distribución geográfica actual, por lo que el mismo no estaría explicando el cambio temporal observado en la masa corporal.

Palabras claves: cambio climático; masa corporal; regla de Bergmann; roedores; variación temporal; variación geográfica.

1 INTRODUCCIÓN

1.1 La regla de Bergmann.

La regla de Bergmann describe, en principio para los organismos endotermos, la existencia de una relación positiva entre el tamaño corporal y la latitud (Bergmann 1847). "Dentro de aquellos géneros cuyas especies se diferencian fundamentalmente en su tamaño, las especies más pequeñas necesitarían un clima más cálido" (James 1970). El mecanismo que fundamenta esta regla es la "ley del área", la cual establece que dado que la relación entre la superficie y el volumen corporal disminuye al incrementarse el volumen, los tamaños más chicos serían más eficientes para la disipación de calor (i.e., a bajas latitudes), mientras que los tamaños más grandes serían más eficientes para la conservación del mismo (i.e., a altas latitudes). A partir de la regla de Bergmann es posible predecir que frente al escenario de calentamiento global, se espera una reducción general en el tamaño corporal (la regla de Bergmann en 4D; Mc Coy 2012), la cual debiera ser más notable hacia altas latitudes o altitudes (Gardner 2011). Es decir, el calentamiento global podría llevar a que las especies experimenten una variación en su tamaño corporal en el tiempo, de forma similar a como lo hacen en el espacio. De esta manera se espera que las especies que siguen la regla de Bergman cuando se las estudia en el espacio, ya sea en un gradiente de latitud o altitud, también disminuyan en su tamaño al considerarlas a lo largo del tiempo en que se viene verificando un aumento en la temperatura ambiental (Meiri 2008).

Por otro lado, se ha propuesto que la regla de Bergmann no ofrece el marco de referencia adecuado para el estudio del cambio del tamaño corporal en el contexto del cambio climático (Teplitsky 2013). Esto es porque la regla de Bergmann sería verificable en estudios a gran escala (i.e., grandes regiones o continentes), donde se evalúa un gradiente amplio y significativo de la temperatura ambiental. Los cambios de temperatura ocasionados por el cambio climático (i.e., 1-2 °C) aún no alcanzan ese gradiente de temperatura (Teplitsky 2013). Sin embargo, en un trabajo reciente, Naya y Cook (en revisión) estudiaron el cambio en la masa corporal a lo largo del tiempo (i.e., en relación al año de colecta), para diferentes especies de mamíferos y aves de latitudes medias y altas de la costa Oeste de América del Norte. Como resultado principal, estos autores reportan que no habría diferencias significativas en el cambio de masa corporal entre las especies de mamíferos y aves estudiadas, pero sí entre los sistemas terrestres y acuáticos. Específicamente, se encontró que mientras que las especies terrestres disminuyeron su tamaño corporal a lo largo del siglo XX, las especies acuáticas no cambiaron, o incluso aumentaron, su tamaño. Además, se encontró que el tamaño de las aves terrestres (grupo mejor representado temporalmente en dicho estudio) se redujo significativamente durante la segunda mitad del siglo pasado, no habiendo mayores cambios para la primera mitad de dicho siglo. De forma interesante, todos estos resultados son congruentes con lo predicho por la regla de Bergmann, si bien otros factores como ser cambios en la productividad primaria entre ambientes (y por tanto en la cantidad de alimento disponible) no pudieron ser descartados.

1.2 El cambio climático.

Una gran parte de las especies terrestres y dulceacuícolas afrontan un riesgo creciente de extinción asociado al cambio climático proyectado durante el siglo XXI, especialmente porque el cambio climático interactúa con otros factores de estrés, como la modificación de los hábitats, la sobreexplotación, la contaminación y las especies invasoras (Matesanz et al. 2010). En América del Norte ya se han constatado cambios en la fenología y el desplazamiento hacia zonas de mayor altitud y hacia el norte en la distribución de varios taxones (Field 2014).

El Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (http://www.ipcc.ch/home_languages_main_spanish.shtml), plantea que: "el riesgo de extinción aumenta en todos los escenarios de emisión de CO₂, incrementándose éste conforme aumentan la magnitud y la tasa del cambio climático. Muchas especies serán incapaces de encontrar climas adecuados con las tasas de cambio climático medias durante el siglo XXI. Con tasas de cambio menores los problemas disminuirán. Habrá especies que se adapten a los nuevos climas, pero las que no sean capaces de adaptarse lo suficientemente rápido disminuirían sus tamaños efectivos o se extinguirán en algunas o todas sus áreas de distribución. Las medidas de gestión, como el mantenimiento de la diversidad genética, la migración y dispersión asistida de especies, la manipulación de los regímenes de perturbación (por ejemplo, incendios e inundaciones) y la reducción de otros factores de estrés, podrán hacer que disminuyan, pero no que se eliminen, los riesgos de impactos en los ecosistemas terrestres y acuáticos

continentales provocados por el cambio climático...". Por otro lado, el impacto del cambio climático proyectado también afectará a la salud humana principalmente por el agravamiento de los problemas de salud ya existentes. Entre estos se destacan mayores riesgos de enfermedades transmitidas por los alimentos y el agua y enfermedades transmitidas por diversos vectores, entre los que se destacan los roedores (Field 2014).

1.3 El cambio del tamaño de los roedores y su registro fósil.

El orden Rodentia, los mamíferos roedores, contiene más del 40% de las especies de la clase Mammalia, siendo el grupo más diverso dentro de dicha clase (Martin et al 2011). Los roedores se adaptaron a la mayoría de los hábitats no marinos, son nativos de prácticamente todas las regiones del planeta excepto algunas islas oceánicas y del Ártico, Nueva Zelanda y la Antártida. Su rango de masa corporal varía desde menos de 10 g (e.g., *Baiomys taylori*) hasta unos 50 kg (e.g. *Hydrochoerus hydrochaeris*). También son muy diversos en sus características ecológicas, desde especies que viven sobre los árboles (arborícolas) hasta especies que viven su vida entera en cuevas (fosoriales).

En los pasados 25.000 años el planeta experimentó un aumento de la temperatura, que se ha incrementado en las pasadas décadas en razón del aumento de liberación de gases de efecto invernadero por causas antrópicas (Smith 1995). Se verificaron cambios importantes en la composición de las comunidades de plantas y animales, que podrían asociarse al efecto del cambio de temperatura y de otras condiciones ambientales sobre la performance de los individuos, que se traduce a

niveles superiores (e.g. poblaciones y comunidades). De acuerdo con Smith (1995), una pregunta central es saber si las plantas y animales han permanecido sin cambios a nivel de organismos, pero han alterado dramáticamente su distribución en respuesta a la fluctuación del clima, ó que sin modificar su distribución, se han adaptado a los cambios ambientales mediante una combinación de plasticidad fenotípica y cambio evolutivo (micro-evolución). En este sentido, la evidencia fósil señala que durante los pasados períodos de calentamiento global, tanto los organismos marinos como los terrestres decrecieron en tamaño (Sheridan 2011). Hay ejemplos durante el período de calentamiento acontecido durante el máximo térmico del Paleoceno - Eoceno, hace unos 55.8 millones de años, como de lo ocurrido luego del último máximo glacial hace unos 20.000 años. La reducción en el tamaño de los fósiles brinda información sobre lo que se puede esperar para las próximas décadas. En este sentido, cabe decir que la temperatura durante la fase de calentamiento verificada en el máximo térmico del Paleoceno - Eoceno, se incrementó entre 3 y 7 °C y se redujeron en un 40% las precipitaciones, magnitudes similares a lo que se espera para los próximos 100 años en varias regiones del planeta (Sheridan et al 2011).

Smith et al. (1995) estudiaron los cambios microevolutivos que experimentó la rata cambalachera de cola peluda (*Neotoma cinerea*), desde el último máximo de glaciación al presente. Midiaron los pellets fecales preservados en paleobasurales, y observaron que los cambios de tamaño corporal acompañan estrechamente a las fluctuaciones de temperatura que fueron estimados tanto por el National Center for Atmospheric Research

(NCAR), como usando isotopos de deuterio de la celulosa de las plantas recogidas en los paleobasurales. El tamaño corporal de *N. cinerea* decreció en el período de calentamiento, como lo predice la regla de Bergmann. Por otro lado, en un estudio realizado sobre las dos especies del género *Apodemus* que son simpátricas en las islas de Japón (Millen 2004), se reportó que la variación del tamaño corporal es diferente para cada especie tanto en el espacio como en el tiempo. Los individuos de las dos poblaciones de *A. argenteus* estudiadas decrecieron en su tamaño desde el último máximo glacial hasta la actualidad (de acuerdo a lo predicho por la regla de Bergmann), pero en la actualidad el tamaño decrece de sur a norte (al revés de lo predicho por la regla de Bergmann). La otra especie estudiada (*A. speciosus*) no mostró cambios en el tiempo, mientras que su tamaño corporal se incrementó con la latitud (de acuerdo a lo predicho por la regla de Bergmann). En definitiva, las investigaciones que utilizan el registro fósil de los roedores para poner a prueba la regla de Bergmann por el momento son escasas (Millen 2004, Smith et al 1995), reportando cambios significativos en el tamaño corporal en algunos casos, pero sin evidenciar un patrón claro de asociación con la temperatura.

1.4 Patrones en el tamaño corporal de los roedores: la regla de Bergmann en 3D y 4D.

Los roedores constituyen un modelo interesante para evaluar patrones en la masa corporal, ya que por un lado es uno de los pocos grupos taxonómicos que no sigue la regla de Bergmann (Ashton et al. 2000; Meiri y Dayan 2003; Rodriguez et al. 2006; Alhajeri et al. 2016), mientras que por

otro lado no se ha publicado mucha información sobre los cambios corporales en tiempos recientes para este grupo.

Para evaluar si la regla de Bergmann clásica (es decir, en el espacio o en tres dimensiones) es válida en mamíferos, Ashton et al. (2000) compilaron los estudios que relacionaron el tamaño corporal con la latitud o con la temperatura ambiente en mamíferos. Hallaron tendencias significativas: una correlación positiva entre el tamaño corporal y la latitud y una correlación negativa entre el tamaño y la temperatura ambiente. Sus resultados permiten concluir entonces que la regla de Bergmann se aplica para la mayoría de familias y en casi todos los órdenes de mamíferos. No obstante, no se encontró evidencia clara de que los roedores sigan la regla de Bergmann. Resultados similares que indican una buena aplicabilidad de la regla para la mayoría de los órdenes de mamíferos, excepto para los roedores también han sido reportados por otros autores. Por ejemplo, Medina et al. (2007) analizaron la variación del tamaño corporal en relación con la latitud, longitud, elevación y variables ambientales en especies del género *Ctenomys* (tucu-tucos). Encontraron que el tamaño se reduce desde los 15°00 S a 48°15' S y se correlaciona positivamente con la temperatura ambiente y precipitaciones máximas de cada localidad. Al aumentar la latitud y al disminuir la temperatura el tamaño de las especies de *Ctenomys* decrecen, contrariamente a lo esperado por la regla de Bergmann. Finalmente Alhajeri et al. (2016), testearon la regla de Bergmann usando diecinueve variables bioclimáticas y datos de masa corporal de 1.315 especies de roedores. No encontraron una asociación significativa entre la masa corporal y la temperatura, pero sí la hallaron entre la masa y las

variables asociadas a la precipitación, lo que sugiere que los roedores tienden a ser más grandes en las regiones más productivas.

En cuanto a la evidencia de regla de Bergmann en 4D (es decir, en el tiempo) para los roedores, Eastman et al. (2012) estudiaron los cambios morfológicos entre 1902 y 2008 para tres especies de ardillas terrestres. Encontraron un aumento significativo en el largo del cráneo en las dos especies que viven en zonas más altas y que hibernan (*Uroditellus beldingi* y *Callospermophilus lateralis*). La especie que vive en zonas bajas y que hiberna sólo en algunas zonas de su distribución (*Otospermophilus beecheyi*) no mostró cambios significativos. Estos resultados claramente no sustentan a la regla de Bergmann en 4D y se relacionarían, según los autores, al incremento del periodo de tiempo durante el cual los recursos alimenticios están disponibles. En otro trabajo realizado en *A. speciosus*, se analizó si el incremento de la disponibilidad de alimento afecta positivamente el tamaño del cráneo (lo que implica también el tamaño corporal) y si el calentamiento global afecta negativamente el tamaño del cráneo (Yom-Tov 2004). Se encontró que esta especie aumentó el tamaño de su cráneo durante el período 1949-1989, en el mismo periodo para el cual la temperatura mínima de la región se incrementó significativamente. Este resultado contradice nuevamente lo esperado por la regla de Bergmann. Otro estudio analizó cómo el cambio en la temperatura afectó la masa corporal de las poblaciones de ratas de campo *Neotoma albigula*, en el “Sevilleta National Wildlife Refuge” en Nuevo México, Estados Unidos para el período 1989-1996 (Smith et al. 1998). Dicha región se tornó más cálida, tanto en invierno como en verano, y el peso de *N. albigula* disminuyó

significativamente, lo que está de acuerdo con el argumento energético de la regla de Bergmann. Finalmente, Yom-Tov et al. (2012) estudiaron los cambios del cráneo y los datos de masa corporal y el largo de tres especies de roedores de Dinamarca, desde fines de siglo XIX a la actualidad. El tamaño del cráneo de las tres especies no cambió significativamente en el tiempo. La masa corporal de *Microtus agrestis* no cambió en el tiempo pero, la masa y el largo de los individuos aumentaron en un gradiente longitudinal de oeste a este. Como la temperatura en Europa baja de oeste a este, el aumento de la masa observado es acorde a la regla de Bergmann. En definitiva, al igual de que los cambios reportados a partir de los registros fósiles, los cambios recientes en el tamaño corporal son comunes, pero no parecen seguir un patrón claro en relación a los cambios en la temperatura ambiental.

2 OBJETIVO GENERAL

Evaluar el cambio en la masa corporal ocurrido a lo largo de las últimas seis décadas en distintas especies de roedores.

2.1 Objetivos específicos:

(a) Evaluar si la variación en el tamaño corporal en función del tiempo siguen algún tipo de patrón espacial (e.g., latitudinal o longitudinal). Se espera que las especies en altas latitudes muestren mayores pendientes que las especies a bajas latitudes, ya que la mayor variación en la temperatura de los ambientes terrestres ha ocurrido en altas latitudes (Stocker et al. 2013).

(b) Evaluar si los cambios en el tamaño corporal en función del tiempo (pendientes) difieren entre la primera y la segunda mitad del siglo XX. Dado que los cambios en el clima se han acentuado a partir de 1950-1960, se espera que el cambio de la masa corporal sea mayor en la segunda mitad del siglo XX (y lo que va del siglo XXI) que para la primera mitad del siglo XX.

(c) Evaluar como varió la temperatura media anual en los últimos 90 años, en las latitudes mínima, media y máxima de la distribución de cada una de las especies de este estudio. Se espera que exista una relación entre el cambio de la masa corporal y la variación de temperatura experimentada.

(d) Analizar si existe una relación entre los valores residuales de la tasa metabólica basal (i.e., la generación de calor interno necesario para mantener

la temperatura corporal constante) y el cambio de la masa corporal. Se espera que las especies con una mayor tasa de generación de calor interna estén más afectadas por el aumento en la temperatura ambiente y que por tanto deban reducir su tamaño corporal de forma más pronunciada que las especies con tasas de generación de calor interna más bajas.

(e) Evaluar si los cambios en el tamaño corporal en función del tiempo difieren entre especies que poseen distintos hábitos alimenticios (herbívoras versus omnívoras). Se espera que las especies omnívoras presenten un mayor cambio de masa corporal que las especies herbívoras, ya que se ha propuesto que especies omnívoras pueden tener acceso a alimentos producidos por el hombre (e.g., desechos) y esto podría favorecer el aumento de su masa corporal (Meiri 2009).

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Armado y curado de la base de datos.

En la base de datos Arctos (<https://arctosdb.org/>) se encuentran 3.950 entradas correspondientes a especies y subespecies del orden Rodentia (Apéndice 1). A partir de esta lista, se procedió a identificar las especies con más de 100 datos de tamaño corporal y año de colecta, requiriendo además que exista información sobre el sexo del individuo, la latitud y la longitud donde se hizo la colecta, y el mes del año en que se realizó la misma. En un principio se obtuvieron datos para 146 especies que cumplieron con estos criterios (anexo A). Para todas ellas, se curaron los datos de forma tal que la unidad de masa corporal sea la misma (e.g., convirtiéndose los datos de peso en libras, onzas y kilogramos a gramos) y se corrigieron o eliminaron los valores atípicos (mayores o menores al triple de la desviación estándar). Además, los datos de *Clethrionomys gapperi* se unificaron con los de *Myodes gapperi* por ser la misma especie, que cambió su denominación (anexo B).

Muchas de las 146 especies originalmente seleccionadas presentaron muy pocos datos para el pasado (e.g. menos de diez datos anteriores a las últimas tres décadas) y casi todos para el presente. Por tal razón, del conjunto original de especies se eligieron aquellas cuyos registros comenzaban en ó antes de 1956 (i.e., al menos 6 décadas) y que contaran con al menos veinticinco datos anteriores a 1986 (el punto medio de la serie más corta). Así se obtuvo un grupo de 17 especies, con las que se trabajó y sobre las cuales se realizaron los análisis estadísticos. Además, a partir del grupo anterior se seleccionaron ocho especies que tuvieran 20 o más

registros anteriores a 1951 para evaluar potenciales diferencias en el tamaño corporal entre la primera y segunda mitad del siglo XX (Anexo C).

Por otro lado, para las 17 especies seleccionadas se obtuvo información sobre los hábitos tróficos y la tasa metabólica basal. Estos datos fueron tomados de: Fristoe et al. (2015), Klaassen et al. (2002), Lovegrove (2003), Mac Nab (2008), IUCN (<http://www.iucnredlist.org/>), Museum of Zoology of the University of Michigan (<http://animaldiversity.org/>), la Encyclopedia of life (<http://www.eol.org/>), y la Nature Serve Explorer (<http://explorer.natureserve.org/>). Finalmente, los datos sobre la variación de temperatura que experimentaron las 17 especies en estudio, tanto en su gradiente latitudinal como en el período de tiempo que abarca su registro en la base de datos generada, fueron obtenidos del “Global Climate Monitor” (<http://globalclimatemonitor.org/#>), proyecto desarrollado por el grupo de investigación sobre el clima de la Universidad de Sevilla (España).

3.2 Análisis estadístico.

3.2.1 Tendencias generales en el tamaño corporal.

Para estudiar el cambio de la masa corporal de los roedores en función del tiempo (i.e., año de colecta) se aplicó a cada especie un modelo de regresión múltiple entre la masa corporal y el año de colecta, usando como covariables el sexo, la longitud, el valor absoluto de la latitud y el mes de la colecta, obteniéndose para cada especie los coeficientes de regresión parciales para el año (r_{year}). Para evaluar si la distribución de dichos coeficientes difiere de la que podría esperarse por azar, se realizaron test

de Chi-cuadrado (X^2), bajo tres modelos nulos diferentes: (I) Se espera que un 10% de los r_{year} sean positivos y significativos, que un 10% de los r_{year} sean negativos y significativos y que un 80% de los r_{year} sean no significativos; (II) Se espera que un 25% de los r_{year} sean positivos y significativos, que un 25% de los r_{year} sean negativos y significativos y que un 50% de los r_{year} sean no significativos; (III) Se espera que un 1/3 de los r_{year} sean positivos y significativos, que un 1/3 de los r_{year} sean negativos y significativos y que un 1/3 de los r_{year} sean no significativos. Estos tres modelos fueron diseñados con la intención de capturar la variación previamente reportada en cuanto a los cambios recientes en el tamaño corporal en aves y mamíferos (Naya y Cook, manuscrito en revisión). Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa Statistica (versión 8.0).

3.2.2 Tendencias de cambio corporal en el gradiente de latitud.

Para evaluar el cambio de la masa corporal de los roedores en el gradiente de latitud se ajustó para cada especie un modelo de regresión múltiple entre la masa corporal y el valor absoluto de la latitud, usando como covariables el año de colecta, el sexo, la longitud y el mes de la colecta, obteniéndose para cada especie los coeficientes de regresión parciales para el valor absoluto de la latitud r_{lat} . Para evaluar si la distribución de dichos coeficientes difiere de la que podría esperarse por azar, se aplicó un test de X^2 bajo tres modelos nulos diferentes: (I) Se espera que un 10% de los r_{lat} sean positivos y significativos, que un 10% de los r_{lat} sean negativos y significativos y que un 80% de los r_{lat} sean no

significativos; (II) Se espera que un 25% de los r_{lat} sean positivos y significativos, que un 25% de los r_{lat} sean negativos y significativos y que un 50% de los r_{lat} sean no significativos; (III) Se espera que un 1/3 de los r_{lat} sean positivos y significativos, que un 1/3 de los r_{lat} sean negativos y significativos y que un 1/3 de los r_{lat} sean no significativos. Para todos los análisis estadísticos se utilizó el programa Statistica (versión 8.0).

3.2.3 Diferencias en la tasa de cambio del tamaño entre la primera y la segunda mitad del siglo XX.

Para evaluar diferencias en las pendientes entre los dos periodos temporales (antes y después a 1951) se calcularon los coeficientes de regresión entre la masa corporal y el año de colecta (r_{year}) usando como covariables el sexo, la longitud, el valor absoluto de la latitud y el mes de la colecta para cada especie en cada período. Posteriormente se calculó el valor de r_{year} para cada especie y el periodo (i.e., antes y después de 1951) y se aplicó un test t de Student pareado para evaluar si existen diferencias en los valores de r_{year} entre ambos períodos.

3.2.4 Cambios de la temperatura en el período de tiempo y su relación con las modificaciones de la masa de las especies.

Se tomaron los datos del “Global Climate Monitor” (<http://globalclimatemonitor.org/#>) de la temperatura media anual, para el período de tiempo a estudio, correspondientes a las latitudes mínima, media, y máxima de la distribución de cada una de las especies. Para estudiar si existe relación entre los coeficientes de regresión de la masa corporal y el año de

colecta (r_{year}) de las 17 especies y la variación de temperatura que las mismas experimentaron (dt), se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson entre los r_{year} y dt para las mencionadas latitudes.

3.2.5 Relación entre los valores residuales de la tasa metabólica basal y el cambio en la masa corporal.

Se obtuvieron de la bibliografía: Lovegrove (2003), Klaassen et al. (2002), Fristoe et al. (2015) datos de la tasa metabólica basal (BMR). Los valores residuales de la tasa metabólica basal (RES BMR), fueron estimados como el valor residual de una regresión lineal entre el \log_{10} de la BMR y el \log_{10} de la masa corporal. Para estudiar si existe relación entre los coeficientes de regresión de la masa corporal y el año de colecta (r_{year}) y los valores residuales de la tasa metabólica basal RES BMR, se calculó el coeficiente de correlación de Pearson entre los r_{year} y RES BMR.

3.2.6 Diferencias en la tasa de cambio del tamaño entre especies con distintos hábitos tróficos.

Cada una de las 17 especies fue asignada a uno de dos categorías tróficas: especies omnívoras o especies herbívoras (aquellas que se alimentan de frutas, semillas, hojas, pasto, bulbos). Luego, las diferencias en los valores medios de r_{year} entre ambos grupos se evaluaron mediante una prueba t de Student.

4 RESULTADOS

4.1 Cambios en la masa corporal a lo largo del siglo XX.

De las 17 especies analizadas, siete disminuyeron su masa corporal significativamente en el tiempo y 10 no mostraron cambios significativos (Fig. 1; Anexos D y E).

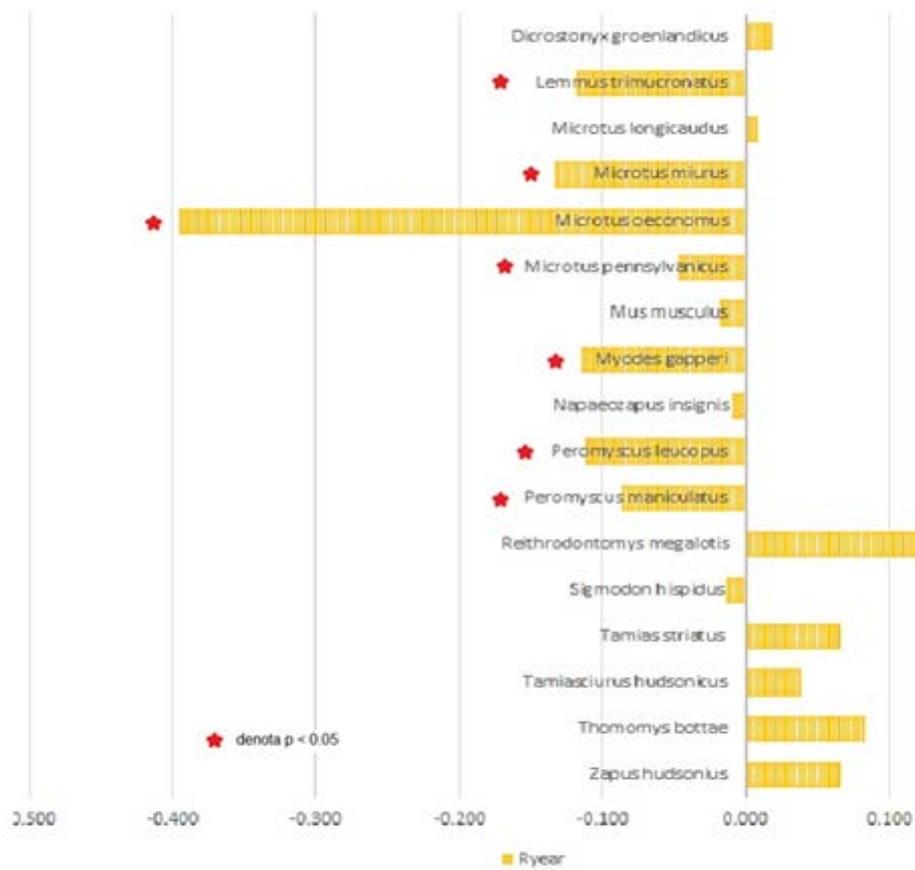


Figura 1. Coeficientes de regresión parciales para el año (r_{year}) de las 17 especies.

La prueba de χ^2 para los tres modelos nulos evaluados, indica que la distribución de especies que cambian su masa corporal es significativamente diferente de la que se podría obtener por azar (modelo nulo I: $\chi^2 = 19.2$, df 2, $P < 0.01$; modelo nulo II: $\chi^2 = 6.3$, df 2, $P = 0.04$; modelo nulo III: $\chi^2 = 9.0$, df 2, $P = 0.01$).

4.2 Cambios de la masa corporal en el gradiente de latitud.

Al estudiar el cambio de la masa corporal en relación al gradiente de latitud se verificó que en cinco especies el tamaño corporal se incrementó significativamente, cinco decrecieron significativamente y las restantes siete no mostraron cambios significativos (Fig. 2 y Anexo D). Los estadísticos de χ^2 indican que para el modelo nulo I hay diferencias significativas con lo que se puede esperar por azar, mientras que para los otros dos no hay diferencias significativas con respecto a lo esperado por azar (modelo nulo I: $\chi^2 = 16.0$, df = 2, $P = 0.00$, modelo nulo II: $\chi^2 = 0.53$, df = 2, $P = 0.77$, modelo nulo III: $\chi^2 = 0.47$, df = 2, $P = 0.79$).

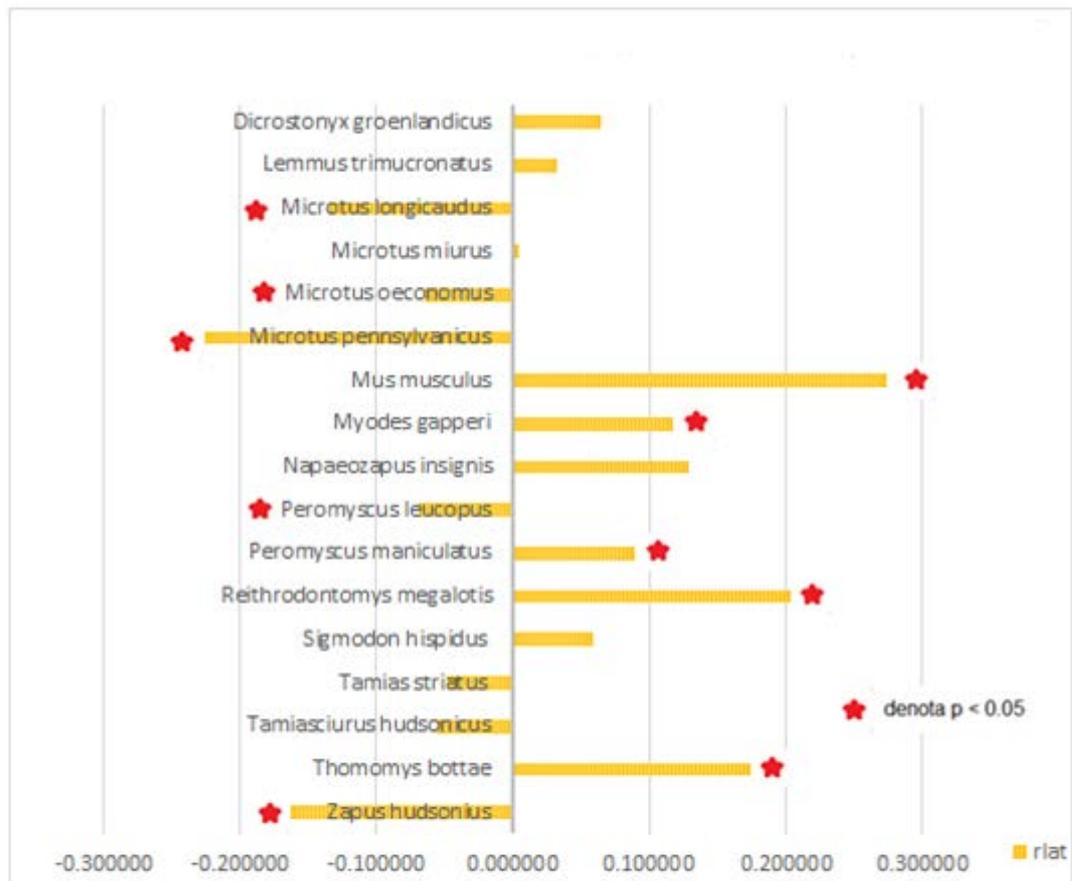


Figura 2. Coeficientes de regresión parciales para la latitud (r_{1at}) para las 17 especies.

4.3 Diferencias en la tasa de cambio del tamaño entre la primera y segunda mitad del siglo XX.

Durante la primera mitad del siglo XX ninguna de las ocho especies analizadas cambió la masa corporal de forma significativa, mientras que en la segunda mitad tres especies decrecieron significativamente su tamaño (Tabla 2). No obstante, la comparación entre ambos periodos mediante un test de Student indica que las diferencias entre las medias de los r_{year} no son significativas ($t_7 = 0.52$, $df = 7$, $P = 0.62$).

Tabla 2. Cambios de la masa corporal en relación al tiempo en la primera y segunda mitad del siglo XX.

Especie	N ≤ 1950	r_{year}	P valor		N > 1951	r_{year}	P valor
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	111	-0.1185	0.31		3704	-0.0347*	0.03
<i>Myodes gapperi</i>	65	-0.0074	0.96		2452	-0.0264	0.22
<i>Sigmodon hispidus</i>	33	0.4418	0.43		264	0.0826	0.44
<i>Tamias striatus</i>	50	0.2310	0.14		83	0.0996	0.38
<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>	32	-0.1355	0.55		1021	-0.0035	0.91
<i>Peromyscus maniculatus</i>	69	-0.4583	0.11		7720	-0.0687*	1.0 x 10 ⁻⁷
<i>Peromyscus leucopus</i>	39	0.3115	0.10		1177	-0.0967*	6.7 x 10 ⁻⁴
<i>Napaeozapus insignis</i>	21	0.1107	0.60		104	0.0385	0.70

4.4 Cambios de la temperatura en el período de tiempo y su relación con las modificaciones de la masa de las especies.

Las especies estudiadas experimentaron en un período de tiempo que va de 60 a 90 años un incremento promedio de la temperatura media anual de 1.10°C, 1.34°C y 1.50°C considerando la latitud mínima, media y máxima de cada especie, respectivamente (Fig. 3). Los gráficos con el cambio de temperatura para cada especie y cada latitud en función del tiempo se muestran en el Anexo H.

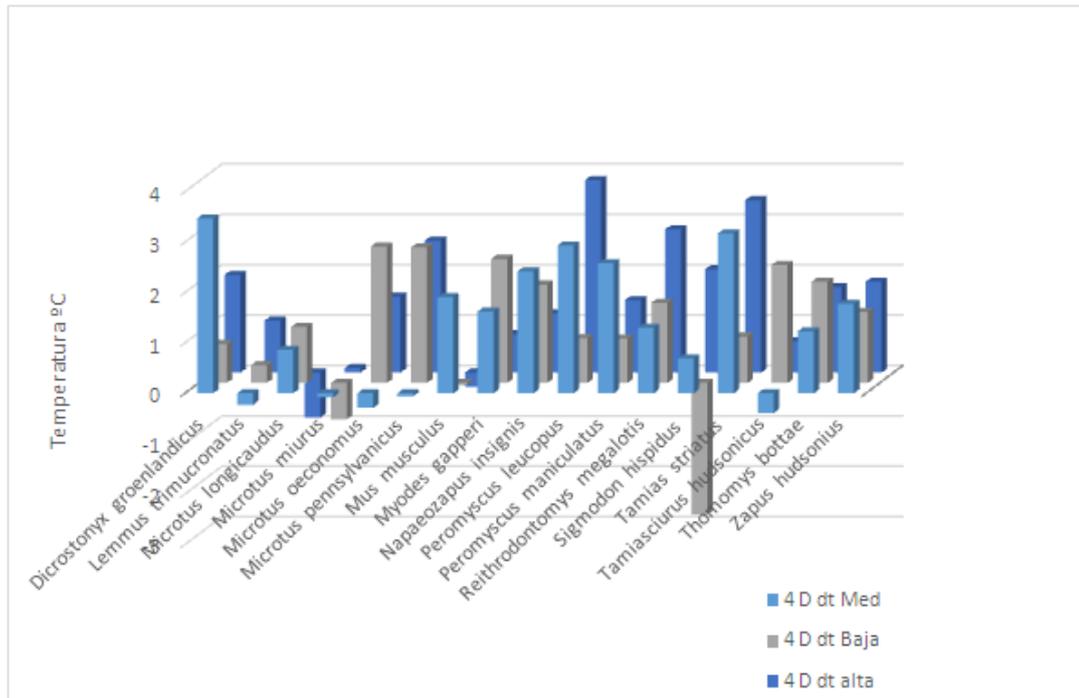


Figura 3. Cambios en la temperatura media anual para cada especie en sus latitudes mínima, media y máxima en el período de tiempo.

Al calcular los coeficientes de correlación de Pearson entre el r_{year} y la variación de temperatura dt para las latitudes mínima, media y máxima, no se encontró una correlación significativa. Los valores de los coeficientes r de Pearson hallados fueron los siguientes: para la latitud mínima: $r = -0.10$ $P = 0.71$, en la latitud media: $r = 0.34$, $P = 0.18$ y en la latitud máxima: $r = 0.12$, $P = 0.65$.

4.5 Relación entre los valores residuales de la tasa metabólica basal y el cambio en la masa corporal.

Los valores de la tasa metabólica basal (BMR) y los valores residuales de la tasa metabólica basal (RES BMR) obtenidos de la bibliografía se brindan en el Anexo I. El coeficiente de correlación de Pearson entre los r_{year} y RES BMR, no fue significativo ($r = -0.22$, $P = 0.40$).

4.6 Cambios en la masa corporal y su relación con los hábitos tróficos.

De las 17 especies utilizadas en este trabajo, cuatro son omnívoras y 13 son herbívoras. Entre las especies omnívoras, dos decrecieron significativamente, mientras que entre las especies herbívoras cinco decrecieron significativamente. La comparación entre estos dos grupos, a través de un test de Student sobre los valores medios de r_{year} , indica que no hay diferencias significativas entre ambos ($t_{15} = 0.37$, d.f. = 15, $P = 0.72$).

5 DISCUSIÓN

Los registros obtenidos para las 17 especies consideradas pertenecen, salvo en dos casos que tienen más amplia distribución, a la región biogeográfica Neártica (los mapas con la distribución geográfica de cada especie se muestran en el Anexo G). Esta es una región que ha experimentado un calentamiento relativamente importante durante el último siglo (Stocker et al. 2013). Más específicamente, las especies estudiadas experimentaron en un período de tiempo que va de 60 a 90 años un incremento promedio de la temperatura media anual entre 1.10°C y 1.50°C dependiendo de la latitud considerada.

5.1 La regla de Bergmann en 4D: patrones generales.

Se encontró que siete de las 17 especies disminuyeron significativamente su masa corporal con el transcurso del tiempo (Anexo D). Este patrón difiere significativamente del que se podría esperar por azar, siendo, al menos en principio, congruente con la regla de Bergmann en 4D (Mc Coy 2012). Asimismo, la correlación entre el r_{year} y la latitud media, no es significativa ($r=-0.41$, $p=0.096$), pero podría estar indicando que las especies que más cambiaron su tamaño tienden a estar a altas latitudes. No obstante, varias líneas de evidencia van en contra del argumento energético subyacente a la regla de Bergmann. Por ejemplo, el cambio en la masa corporal no se correlacionó con el cambio en la temperatura (dt) ocurrido en el rango de distribución (i.e., latitud mínima, media y máxima) de cada especie (en latitud mínima: $r = -0.10$ $P = 0.71$; latitud media: $r = 0.34$, $P = 0.18$; latitud máxima: $r =$

0.12, $P = 0.65$). Es decir, si el argumento energético aplicara se esperarían mayores reducciones en el tamaño corporal en las especies donde la temperatura más aumentó. Además, no se encontró una correlación significativa entre el cambio en la masa corporal y los valores residuales de la tasa metabólica basal ($r = -0.22$ $P = 0.40$) (Anexo I). Si el argumento energético aplicara, se esperaría una correlación significativa entre ambos, ya que las especies con mayor generación de calor basal deberían verse más afectadas con el aumento de la temperatura.

Por otro lado, se observó una correlación significativa entre el r_{year} y el tamaño de la muestra ($r = 0.60$, $P = 0.01$), así como entre el r_{year} y el tamaño de muestra partido por el largo de la serie temporal (i.e., densidad de datos) ($r = -0.65$, $P = 0.00$). En este sentido, ha sido reportado que, como es esperable en términos estadísticos, los cambios significativos en el tamaño corporal de especies endotermas son más comúnmente encontrados cuando se analizan tamaños de muestra grandes (Yom-Tov 2011).

5.2 La regla de Bergmann en 3D: el cambio corporal en el gradiente latitudinal.

Nuestros resultados, al analizar el cambio de la masa corporal en el gradiente latitudinal, difieren de lo predicho por la regla de Bergmann clásica en 3 dimensiones; a saber, un aumento del tamaño corporal con la latitud. En particular, se encontró que si bien cinco de las especies presentan el patrón esperado por la regla de Bergmann, otras cinco especies reducen significativamente su tamaño con la latitud y las restantes siete especies no muestran cambios latitudinales significativos. Estos resultados están acordes

con lo publicado por diversos autores (Ashton et al. 2000; Meiri y Dayan 2003; Rodriguez et al. 2006; Alhajeri et al. 2016), que han encontrado que la mayoría de las especies de roedores no siguen la regla de Bergmann, constituyendo una excepción dentro de los mamíferos. Más aún, si bien no se observó una correlación entre el cambio latitudinal del tamaño (r_{lat}) y la latitud mínima y máxima de cada especie (latitud mínima: $r = -0.35$, $P = 0.17$; latitud máxima: $r = -0.33$, $P = 0.20$), sí se observó una correlación significativa y negativa entre r_{lat} y la latitud media de cada especie ($r = -0.48$, $P = 0.05$). Es decir, las especies que habitan latitudes medias más altas suelen reducir su tamaño corporal con la latitud, lo que es opuesto a lo predicho por la regla de Bergmann (Fig. 5).

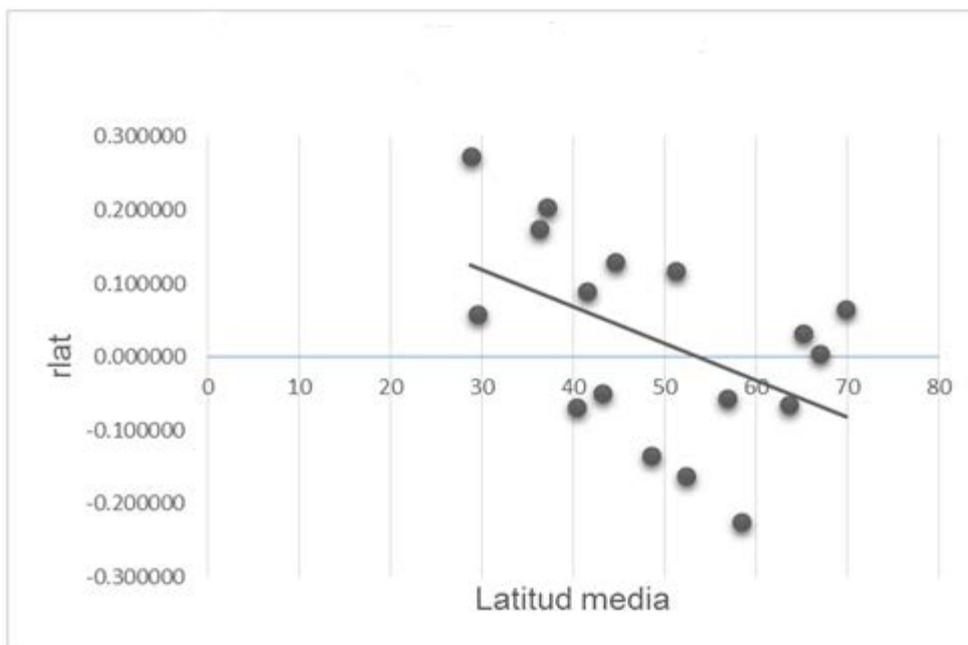


Figura 5. Dispersión entre el r_{lat} y la latitud para las 17 especies.

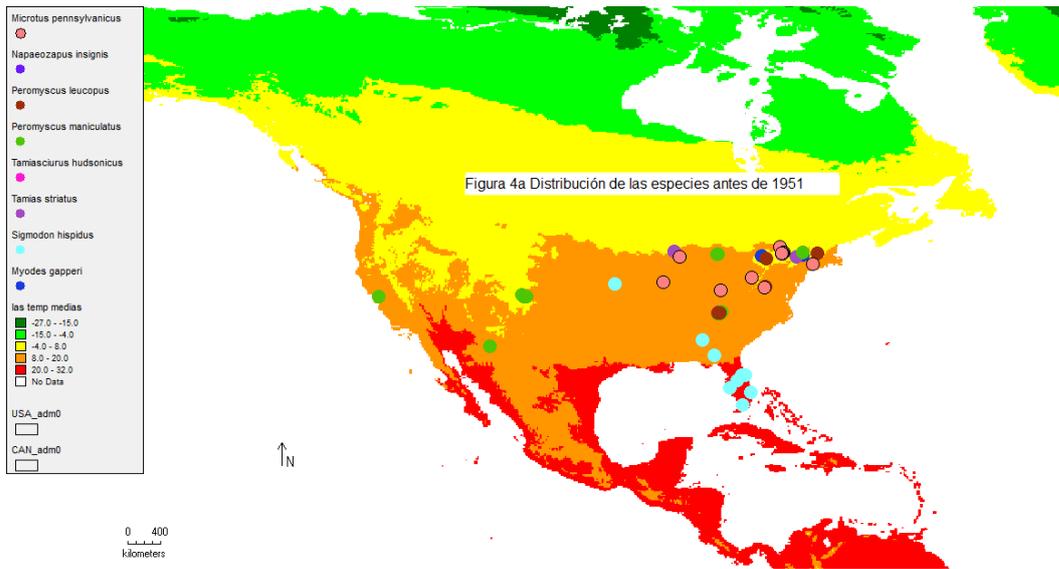
En línea con lo anterior, Mc Nab (2010) propone que existe una explicación general, compartida para la regla de Bergmann, para la disminución en el tamaño corporal y el metabolismo en los desiertos, para la regla de las Islas, el fenómeno de Dehnel y de Cope en los mamíferos. La regla de los Desiertos refiere a que al menos algunas poblaciones de mamíferos en ambientes desérticos son más pequeños que otras poblaciones de sus especies, o de sus familiares, en ambientes húmedos. La regla de las Islas describe la tendencia en el tamaño cuando una isla es colonizada: las especies más grandes tiende a disminuir su tamaño (enanismo), mientras que las especies menores tiende a aumentar su tamaño (gigantismo). Algo similar también es observable en aves y mamíferos continentales cuando por causas antrópicas sus hábitats se fragmentan. El fenómeno de Dehnel describe la tendencia de los pequeños mamíferos de anticiparse al invierno reduciendo su masa corporal, su esqueleto y su sistema nervioso central. La regla de Cope se basa en lo que se ha observado que en algunos linajes de mamíferos (e.g. carnívoros y en los equinos): el tamaño corporal aumentó con el paso del tiempo a grandes escalas temporales (es decir, a lo largo de la evolución de un taxón). La característica común de estas reglas es que se refieren a la disponibilidad de los recursos: las especies se hacen más grandes o más pequeñas, dependiendo del tamaño, la abundancia y disponibilidad de los recursos, lo que sugiere que el patrón se podría llamar la "regla de los recursos". No obstante, vale decir que, como ya se mencionó en la introducción, cuando todos los mamíferos (y no sólo los roedores) son considerados diversas líneas de evidencia soportan tanto el patrón como el argumento energético propuesto por Bergmann. Por ejemplo, Rodríguez et al.

(2008) exponen que los mamíferos de la región Neártica incrementan su tamaño corporal de sur a norte y que su masa corporal se correlaciona negativamente con la temperatura, lo que es congruente con la regla de Bergmann en general y con el argumento energético en particular.

5.3 Comparación entre la primera y la segunda mitad del Siglo XX.

Los resultados del análisis del cambio que experimentaron las ocho especies para las que se poseen al menos 20 registros anteriores a 1951, no evidencian diferencias significativas en la variación de su tamaño entre ambos períodos de tiempo. Por más que las tres únicas especies que mostraron cambios significativos hayan reducido su tamaño y que esto haya acontecido en el segundo período de tiempo, no podemos decir que los resultados sean congruentes con la regla de Bergmann en cuatro dimensiones. Es importante considerar que los datos con que se cuenta para el período anterior a 1951 son mucho menos que los obtenidos para el período posterior ($n= 420 \leq 1950$ y $n= 16.525 > 1951$). Además, la distribución geográfica de los registros no es buena ya que para el período anterior a 1951, no hay registros que sobrepasen la latitud 44°N , mientras que para el segundo período casi todas las especies superan esa latitud como límite superior de su distribución. Una ilustración del cambio en la distribución media para los dos períodos de tiempo y para cada especie se muestra en la Fig. 4.

(a)



(b)

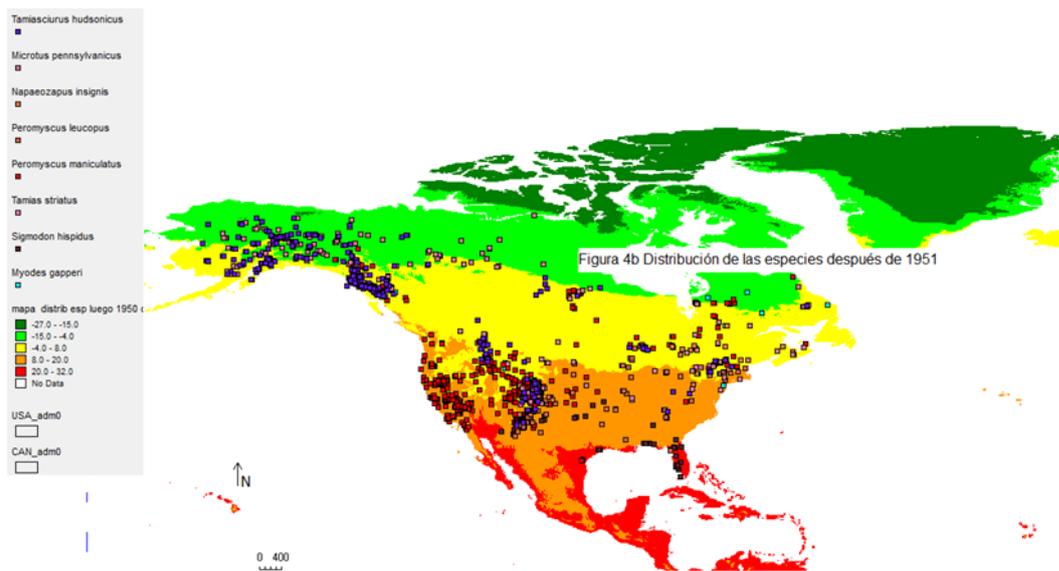


Figura 4. Distribución de las ocho especies utilizadas en el análisis temporal: (a) hasta 1950, (b) después de 1951.

5.4 El cambio de la temperatura en el espacio (3D) y en tiempo (4D).

Recientemente, Teplitsky (2013) planteó que la regla de Bergmann no sería verificable en todas las escalas geográficas y temporales, sino que la regla recibe el mayor sustento cuando los estudios se realizan a grandes escalas: en grandes regiones o a nivel continental o en grandes períodos de tiempo. Los estudios sobre el cambio de tamaño corporal en el espacio, se han realizado en regiones que suponen un gradiente de temperatura significativo. Claramente, los cambios de temperatura que se asocian con el calentamiento global aún no tienen la magnitud del cambio que se experimenta en el espacio. Para evaluar estas diferencias entre los gradientes temporal y latitudinal en la temperatura, se obtuvo el gradiente de temperatura al que se vieron expuestas, tanto en el correr del tiempo, como en su distribución geográfica. En este sentido, la Fig. 5 muestra el gradiente de temperatura que experimentaron las 17 especies en el espacio (3D), la variación que existían entre la temperatura de latitud mínima y máxima en el año inicial de la muestra ($3D \text{ dt } Y_i$) y la variación de temperatura el año final entre las latitudes mínima y máxima ($3D \text{ dt } Y_f$). También se muestra el gradiente de temperatura que se generó en el período de tiempo analizado (4D), se presenta el gradiente generado entre el año inicial y final de la muestra en las latitud media ($4D \text{ dt } Med$), máxima ($4D \text{ dt } alta$) y mínima ($4D \text{ dt } baja$).

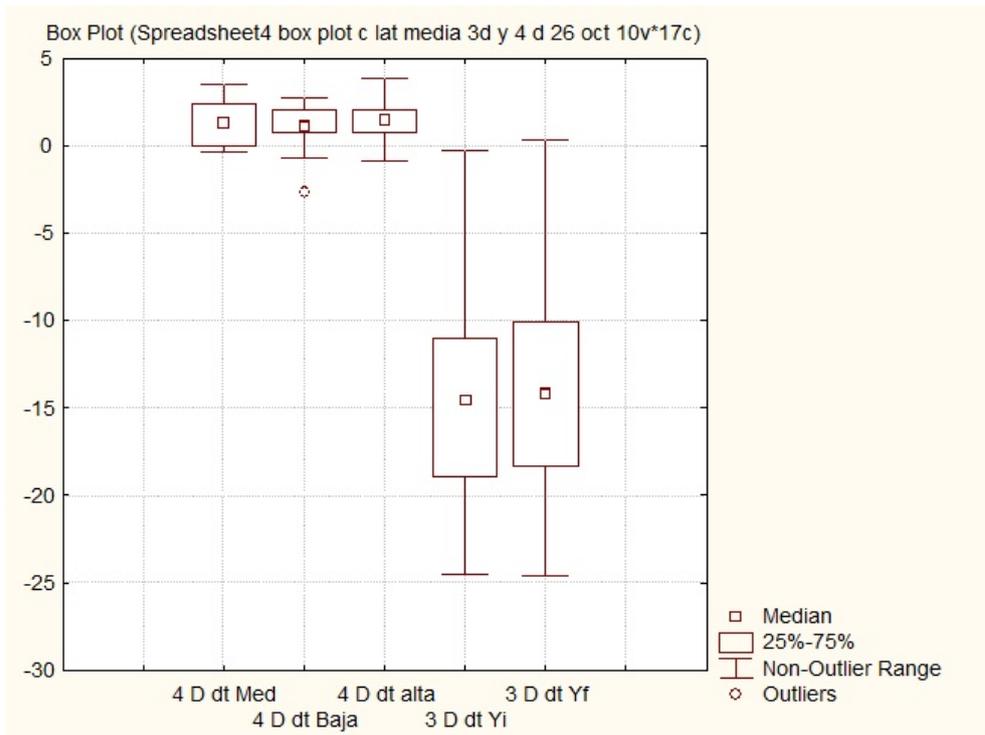


Figura 5. Cambios en la temperatura dt (°C), las 17 especies. Se presenta el cambio dt entre la latitud mayor y menor (3 D), para el año inicial (3 D dt Yi) y final (3 D dt Yf) de la serie. Se expone el cambio dt durante el período de tiempo (4 D), para las latitudes media (4 D dt Med), baja (4 D dt baja) y alta (4 D dt alta)

Como puede observarse, el cambio de temperatura verificado en el correr del tiempo es sensiblemente menor al que experimentan estas especies en su distribución geográfica. El promedio de cambio de temperatura máximo de las 17 especies en el tiempo es de 1.50 °C, mientras que el cambio mínimo en el gradiente latitudinal es de 13.5 °C. Por tal razón es muy difícil sostener que el cambio en la temperatura sea la explicación del cambio en la masa corporal de estos roedores en el período de tiempo analizado. Para dar un ejemplo concreto, en la Fig. 6 se presentan los cambios en las temperaturas que experimentó *Microtus pennsylvanicus* entre los años 1928 al 2015 dentro de un gradiente latitudinal de 35°77' N a 68°52' N (similares figuras para las restantes especies se muestran en el Anexo J).

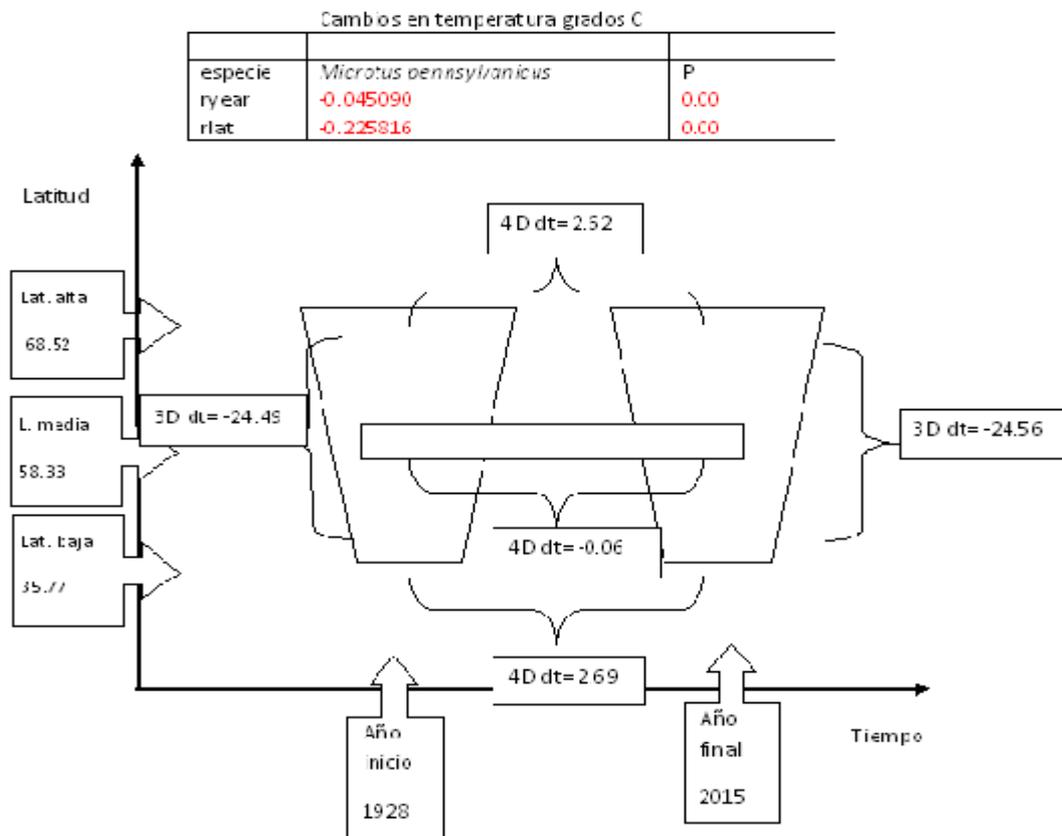


Figura 6. Cambios en la temperatura, dt (°C), experimentados por ejemplares de la especie *Microtus pennsylvanicus*, en su gradiente en latitud (3 D) y durante el período de tiempo (4 D).

Se ha mostrado evidencia de que las especies del género *Microtus* no siguen la regla de Bergmann (Ashton 2000). En nuestro trabajo, las cuatro especies de este género que fueron evaluadas redujeron significativamente su tamaño o no mostraron cambios tanto con el pasaje del tiempo como al aumentar la latitud. O sea que la reducción en el tamaño corporal es el patrón

observado tanto ante un leve aumento de la temperatura en el tiempo (4D) como frente a una significativa disminución de la misma en el espacio (3D). Esto nos lleva a apoyar que el argumento energético no explica el cambio que experimentan las especies del género *Microtus*. En este sentido, Ashton (2000) sugiere que la disponibilidad y calidad de los alimentos para las especies de dicho género están asociadas negativamente con la latitud, algo que está pendiente de ser verificado.

5.5 El cambio en el tamaño corporal entre especies con distintos hábitos tróficos.

Los resultados estadísticos de la comparación entre las especies herbívoras y las omnívoras no son significativos, por lo que los datos obtenidos no aportan para dilucidar cómo afectan el cambio del tamaño corporal de las especies de roedores que se estudiaron en este trabajo. Además, al contrario de lo esperado en función de lo planteado por algunos autores (e.g., Yom-Tov 2003), dos de las cuatro especies omnívoras redujeron significativamente (en vez de incrementar) su tamaño corporal. Esto podría estar relacionado a que las especies consideradas en nuestro análisis no estén asociadas a zonas urbanas o peri-urbanas y por tanto no hagan usufructo del aumento en la cantidad de desechos alimenticios asociados a distintas actividades antrópicas (basura, disponibilidad de carroña a los costados de las carreteras, etcétera). A futuro, sería interesante ampliar el número de especies consideradas a fin de evaluar si la tendencia a que las especies omnívoras reduzcan su tamaño de forma más frecuente que las especies herbívoras es real o no.

6 CONCLUSIONES

Habiendo analizado los datos correspondientes a 29.288 especímenes de 17 especies de roedores por un período de tiempo entre 60 y 90 años, se verificó que siete especies han reducido su masa corporal significativamente, lo que difiere de lo esperado por azar bajo distintos modelos nulos. Estos resultados son congruentes con lo propuesto por la regla de Bergmann en 4D, es decir, una disminución del tamaño corporal asociada al calentamiento global. No obstante, se descarta el argumento energético subyacente a la formulación original de dicha regla, ya que los roedores no siguen la regla de Bergmann clásica (3D) y además el cambio observado no se correlacionó con el cambio en la temperatura ambiental ni con la tasa metabólica. Más aún, el cambio de temperatura que experimentaron las especies en el correr del tiempo es sensiblemente menor (i.e., ca. un orden de magnitud menor) al que se genera en su distribución geográfica actual, por lo que el mismo no podría estar explicando el cambio observado en la masa corporal. En definitiva, nuestros resultados son acordes a lo planteado en otros estudios en cuanto a que los roedores no siguen la regla de Bergmann clásica y que la variación reciente en el tamaño corporal probablemente esté más relacionada con la disponibilidad de alimento. A futuro, sería interesante analizar para estas 17 especies cómo influyen sobre su masa corporal diferentes variables bioclimáticas (e.g., pluviosidad) y ecológicas (e.g., productividad primaria) no consideradas en el presente estudio, a efectos de verificar si la disponibilidad de alimentos es el factor clave en determinar el cambio de la misma.

7 AGRADECIMIENTOS

Por la atención del Dr. Jonathan L. Dunnum, de la División de Mamíferos del Museum of Southwestern Biology de la Universidad de Nuevo México, se obtuvo la nómina de las entradas correspondientes a los roedores (Apéndice 1). Agradezco al personal de Bedelía y Biblioteca, de la Facultad de Ciencias, por el apoyo recibido durante mis estudios y para realizar el presente trabajo. Al Sr. Decano de la Facultad, el Dr. Juan Cristina, quien me alentó a obtener la Licenciatura. Al Dr. Diego Lercari, quien me facilitó el retomar mis estudios y me contactó con los investigadores que accedieron con interés a mi solicitud de realizar el trabajo de investigación. A la Dra. Valentina Franco-Trecu y al Prof. Dr. Enrique Lessa, por su generoso apoyo al revisar mi tesina, sus correcciones y comentarios contribuyeron a mejorar mi trabajo. En especial quiero agradecer al Dr. Daniel Naya, quien con su paciente dedicación y entusiasmo me orientó en la realización del presente trabajo. Con él aprendí mucho más que ciencia, en estos meses fue un ejemplo transmitiéndome el valor del trabajo, del esfuerzo y la perseverancia para concretar el objetivo trazado. Agradezco a mi familia y a mis compañeros, en especial a los que no están presentes para brindar por este logro personal, los siento siempre cerca, alentándome a superarme.

8 REFERENCIAS

Alhajeri, B.H., Stepan, S.J. (2016). Association between climate and body size in rodents: A phylogenetic test of Bergmann's rule. *Mammalian Biology*. 81:219-225.

Ashton, K. G., M. C. Tracy, and A. de Queiroz. (2000). Is Bergmann's rule valid for mammals?. *American Naturalist*.156:390–415.

Bergmann, C. (1847). *Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse*. *Gottinger Studien*. 3:595–708.

Eastman, L.M. et al (2012). Size increase in high elevation ground squirrels over the last century. *Global Change Biology*. 18(5):1499-1508.

Field, C.B., et al (2014). *Cambio climático 2014 Impactos, adaptación y vulnerabilidad*. Contribución del Grupo de trabajo II al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Organización Meteorológica Mundial, Ginebra (Suiza).

Fristoe, T.S. et al (2015). Metabolic heat production and thermal conductance are mass-independent adaptations to thermal environment in birds and mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 112:5215934–15939.

Gardner, J. L. et al. (2011). Declining body size: a third universal response to warming? *Trends in Ecology and Evolution*. 26:285–291.

James, F.C. (1970). A Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*. 51 No3: 365-390.

Martin, R.E. et al (2011). A manual of mammalogy of the world. Third Edition.

Klaassen, M. et al (2002). Metabolic rate and thermal conductance of lemmings from high-arctic Canada and Siberia. *Journal of Comparative Physiology*. 172: 371-378.

Lovegrove, B.G. (2003) .The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: a slow-fast metabolic continuum. *Journal of Comparative Physiology*. 173:87-112.

Matsanz, S. et al. (2010). Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1206: 35–55.

McCoy, D.E. (2012). Connecticut birds and climate change: Bergmann's rule in the fourth dimension. *Northeastern Naturalist*. 19: 323–334.

Mc Nab, K.B. (2008). An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology*. Part A 151: 5–28.

Mc Nab, K.B. (2010). Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule. *Oecologia*. 164:13-23.

Medina, A.I., et al (2007). Subterranean rodents of the genus *Ctenomys* (Caviomorpha, Ctenomyidae) follow the converse to Bergmann's rule. *Journal of Biogeography*. 34:1439-1454.

Meiri, S., T. Dayan. (2003). On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography*. 30:331–351.

Meiri, S. et al. (2009). Global change and carnivore body size: data are stasis. *Global Ecology and Biogeography*. 18:240–247.

Millien, V.(2004). Relative effects of climate change, isolation and competition on body-size evolution in the Japanese field mouse, *Apodemus argenteus*. *Journal of Biogeography*. 31:1267–1276.

Naya, D.E. and Cook. J. (en revisión). Climate change and body size trends in aquatic and terrestrial endotherms: does habitat matter?. *Oikos*.

Rodríguez, M. A., López-Sañudo I. L. and B. A. Hawkins. (2006). The geographic distribution of mammal body size in Europe. *Global Ecology and Biogeography*. 15:173–181.

Rodríguez, M. A, et al (2008). Bergmann's rule and the geography of mammal body size in the Western Hemisphere, *Global Ecology and Biogeography*. 17: 274-283.

Sheridan J.A., Bickford D. (2011). Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change*. 1: 401-406

Smith, F. A, et al. (1995). Evolution of body size in the woodrat over the past 25.000 years of climate change. *Science* 270 5244: 2012-2014.

Smith et al. (1998).The influence of climate change on the body mass of woodrats *Neotoma* in an arid región of New Mexico, USA. *Ecography*. 21:140-148.

Steddel, K.L. et al. (1994). The biophysics of Bergmann's rule: a comparison of the effects of pelage and body size variation on metabolic rate. *Canadian Journal of Zoology*. 72:70-77.

Stocker TF, Boucher O, Chambers D, et al. (2013) Technical Summary. In Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge

Teplitsky, C., and Millien, V. (2014). Climate warming and Bergmann's rule through time: is there any evidence? . *Evolutionary Applications*. 7:156–168.

Yom-Tov, Y. (2003). Body sizes of carnivores commensal with humans have increased over the past 50 years. *Functional Ecology*. 17: 323–327

Yom-Tov Y., Yom-Tov S.(2004). Climatic change and body size in two species of Japanese rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*.82:263-267.

Yom-Tov Y.,Geffen E. (2011). Recent spatial and temporal change in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls. *Biological Reviews*. 86:531-541.

Yom-Tov Y. et al (2012). No recent temporal changes in body size of three Danish rodents. *Acta Theriologica*. 57:59-63.