



Universidad de Concepción
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Departamento de Zoología



Cambio climático y variación de morfología y tamaño craneal de *Abrothrix olivaceus* (Waterhouse, 1837)

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Para optar al título profesional de Biólogo

Valentina Leal Quezada
Departamento de Zoología
Marzo de 2022

Hoja de firmas

Profesor Guía

Dr. Enrique Rodríguez Serrano

Profesores Evaluadores

Dr. Cristián Hernández Ulloa

Dr. Fulgencio Lisón Gil



Profesor Coordinador Seminario de Título

Dr. Víctor Hernández Santander

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer el apoyo incondicional de mi familia, con el que siempre conté desde el día uno en el que decidí estudiar Biología.

A mis amigos, tanto de la carrera como externos, que siempre me han considerado capaz de mucho, y que me admiran y apoyan día a día.

Agradezco al Museo de Zoología y especialmente al Dr. Jorge Artigas, quien personalmente me dio el visto bueno brindándome la posibilidad de trabajar con la valiosa colección que ahí se encuentra.

Agradezco al Laboratorio de Mastozoología, en especial al Dr. Enrique Rodríguez-Serrano, quien fue mi guía y confió en mi para llevar a cabo este gran proyecto.

Finalmente agradezco a mis profesores evaluadores Dr. Cristián Hernández Ulloa y Dr. Fulgencio Lisón Gil, por su disposición de evaluar, corregir y retroalimentar mi trabajo.

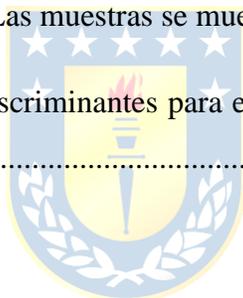


Índice de contenidos

Índice de figuras	5
Índice de tablas	6
RESUMEN	7
ABSTRACT	8
INTRODUCCIÓN	9
Modelo de estudio	13
Hipótesis	14
Objetivos.....	14
MATERIALES Y MÉTODOS	15
Material de museo y preparación de muestras.....	15
Obtención de base de datos climáticos.....	15
Tendencia de morfología craneal tridimensional	15
Tendencia de tamaño y morfología craneal lineal.....	18
Relación con variables ambientales.....	20
RESULTADOS	21
Análisis morfométrico tridimensional.....	21
Análisis de morfometría lineal	24
DISCUSIÓN	31
CONCLUSIONES	35
LITERATURA CITADA	36

Índice de figuras

Figura 1. Ubicación anatómica de los 21 <i>landmarks</i> utilizados en morfometría geométrica tridimensional para el conjunto de cráneos de <i>Abrothrix olivacea</i>	17
Figura 2. Análisis de Componentes Principales (PCA) para variables de morfometría tridimensional a lo largo de los Componentes Principales 1 y 2.....	22
Figura 3. Grillas de deformación morfométrica a lo largo del Componente Principal 1 (PC1). Grillas a. representan la deformación comparando los valores mínimos del consenso global. Grillas b. representan la deformación comparando los valores máximos del consenso global.	23
Figura 4. Análisis de Componentes Principales con polígono de envolvente convexa para el efecto de a) Época y b) Localidad. Las muestras se muestran a lo largo de los ejes.	26
Figura 5. Boxplot de análisis de discriminantes para el efecto de a) localidad y b) ventana temporal.....	28



Índice de tablas

Tabla 1. Descripción anatómica de los 21 landmarks utilizados en morfometría geométrica tridimensional para el conjunto de cráneos de <i>Abrothrix olivacea</i> . El grupo de landmarks utilizado en este estudio lo constituyó un subconjunto propuesto por Valladares-Gómez <i>et al.</i> en base a los landmarks estudiados por Martínez <i>et al.</i>	18
Tabla 2. Descripción y nomenclatura de las dimensiones medidas en <i>Abrothrix olivacea</i> . Las medidas seleccionadas han sido propuestas por Gallardo y Palma.	19
Tabla 3. Varianzas de Procrustes (PV) para los diferentes grupos considerados en el modelo lineal	24
Tabla 4. Cargas de los 3 primeros Componentes Principales basadas en las variables morfológicas medidas en 48 cráneos de <i>A. olivacea</i> . Los valores de cargas que mejor explicaron el PCA aplicado se encuentran en negrita.	25
Tabla 5. Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA) del efecto de los términos considerados sobre las variables medidas en <i>A. olivacea</i>	27
Tabla 6. Estructura de los modelos obtenidos con el paquete glmulti para los primeros 2 Componentes Principales (PC1 y PC2). En cursiva el mejor modelo. Las familias de modelos presentan por defecto un intercepto de 1	30

RESUMEN

Para Chile, el cambio climático supone una fuerte amenaza y vulnerabilidad, ya que el territorio comprende áreas susceptibles a catástrofes naturales como terremotos, tsunamis y actividad volcánica, sequías y desertificación. Se prevé un aumento en la temperatura que oscila entre 1,4 °C y 1,7 °C para mediados de siglo, y entre 3 °C y 3,5 °C para finales del siglo, y se proyecta que los aumentos de temperatura serán más altos en la zona central de Chile. Comprender cómo los sistemas naturales responden al cambio climático es fundamental para determinar proyecciones futuras de adaptación de especies y ecosistemas. Para organismos endotermos, la regla de Bergmann predice una reducción general del tamaño corporal, sin embargo, se han reportado casos contradictorios a la regla en mamíferos de pequeño tamaño. *Abrothrix olivacea* presenta una amplia distribución en el territorio chileno, lo que en conjunto con otras características propias de la especie hacen de esta especie un ideal para evaluar cambios morfológicos asociados a cambios históricos en variables ambientales. Utilizando especímenes de museo, colectados entre las décadas de 1970 a 2000 en la zona centro-sur de Chile, se evaluó la variación morfológica y tamaño craneal de *A. olivacea* en respuesta al cambio climático. Este trabajo establece que existe una evidencia a favor de cambio morfológico en el cráneo rostral y que hay cambios significativos en tamaño, y correlacionados a variables climáticas, medidos en dos momentos entre la década de 1970 y el año 2000. De esta manera, *Abrothrix olivacea* no sigue la Regla de Bergmann desde la perspectiva del calentamiento global, ya que la temperatura se relacionó positivamente con el tamaño corporal. Esto implicaría que otros procesos relacionados con el uso de energía y el ajuste fino al ambiente estarían siendo más relevantes que la transferencia de calor. Se propone cambios en el tipo de alimento y/o la disponibilidad de este como responsables de los resultados obtenidos.

Palabras clave: *A. olivacea*, cambio climático, temperatura, morfología, tamaño corporal.

ABSTRACT

For Chile, climate change poses a severe threat and vulnerability since the territory includes areas susceptible to natural catastrophes such as earthquakes, tsunamis, volcanic activity, droughts, and desertification. Temperature increases of 1.4°C to 1.7°C are projected by mid-century and 3°C to 3.5°C by the end of the century, with temperature increases projected will be higher in the central zone of Chile. Understanding how natural systems respond to climate change is essential to determine future adaptation projections for species and ecosystems. Bergmann's rule predicts a general reduction in body size for endothermic organisms. However, cases contradicting the rule have been reported in small mammals. *Abrothrix olivacea* has a wide distribution in the Chilean territory. Other characteristics of the species make this species ideal for evaluating morphological changes associated with historical changes in environmental variables. Using museum specimens collected between the 1970s and 2000s in central-southern Chile, the morphological variation and skull size of *A. olivacea* in response to climate change were evaluated. This paper establishes evidence showing a morphological change in the rostral skull. Significant changes in size are correlated to climatic variables, measured at two points in time between the 1970s and 2000. Thus, *Abrothrix olivacea* does not follow Bergmann's Rule from a global warming perspective, as the temperature was positively related to body size. This would imply that other processes related to energy use and fine-tuning to the environment would be more relevant than heat transfer. Changes in food type or food availability are proposed to be responsible for the results obtained.

Keywords: *A. olivacea*, climate change, temperature, morphology, cranial size.

INTRODUCCIÓN

Los registros de cambios mundiales en las variables meteorológicas como la temperatura, precipitación, aumento del nivel del mar y la ocurrencia de eventos extremos como sequías e inundaciones han evidenciado el cambio climático (IPCC, 2007). Algunas de las principales causas de este fenómeno comprenden procesos internos naturales y forzamientos externos: los ciclos solares, erupciones volcánicas y cambios antropogénicos persistentes que se manifiestan en la composición de la atmósfera o en el uso de la tierra (IPCC, 2014).

Se ha registrado una tendencia lineal de aumento de la temperatura cifrada en 0.74°C entre 1906 y 2005, incremento que se distribuye por todo el planeta y se acentúa en zonas polares (IPCC, 2007). La temperatura media diaria en latitudes ecuatoriales ha aumentado aproximadamente 0.4°C entre 1961 y 2010, generando un incremento en la incidencia de las olas de calor en casi 80% (Bozinovic y Cavieres 2019). A su vez, entre 1900 y 2005 las precipitaciones han aumentado notablemente en zonas orientales del norte de América del Sur y del Norte, Europa septentrional y Asia septentrional y central (IPCC, 2007), mientras que las áreas afectadas por sequías han aumentado desde 1970 (IPCC, 2007).

Comprender cómo los sistemas naturales responden a este fenómeno es fundamental para determinar proyecciones futuras de adaptación de especies y ecosistemas. Hay registros de variadas respuestas a nivel de individuo, población y comunidad (Martínez *et al.* 2009), que se manifiestan en perturbaciones en las interacciones ecológicas, las migraciones y cambios en la distribución de una comunidad que puede verse afectada por el establecimiento de una nueva especie (Walther *et al.*, 2002; Parmesan, 2006; Myers *et al.*, 2009; Eiserhardt *et al.*, 2015; Millien *et al.*, 2017). Muchas especies pueden responder fisiológicamente a las nuevas características del medio, y con ello enfrentan la posibilidad de experimentar procesos evolutivos que pueden influir en los patrones y tasas de respuesta, como aquellos cambios asociados con la tolerancia al calor (Dobzhansky, 1943), resultando en un aumento de la frecuencia de estos genotipos a medida que aumenta la temperatura ambiental a través de los años (Levitan, 2003, Rodríguez-Trelles & Rodríguez, 1998, Rodríguez-Trelles *et al.*, 1996).

En respuesta al cambio climático, las especies pueden lograr un ajuste mediante la plasticidad fenotípica en las respuestas térmicas, o mediante cambios en la composición genética de las poblaciones (Pulido & Berthold, 2004). La plasticidad fenotípica se explica como la variación de una característica, morfológica o de comportamiento, que se expresa dependiendo de características ambientales (Carroll & Fox, 2008), permitiendo un ajuste relativamente rápido de la historia de vida y los rasgos morfológicos a la variación ambiental (Boutin & Lane, 2013). La adaptación genética explica que las variaciones genéticas, producidas por mutaciones o reordenamientos genómicos, resultan en rendimiento diferencial o supervivencia de genotipos (Berg *et al.*, 2010). Aunque en mamíferos la plasticidad fenotípica tiende a dominar sobre la adaptación genética como respuesta a cambios de temperatura ambiental, comprender sus roles relativos solamente es posible con datos genéticos y ecológicos a largo plazo (Boutin & Lane, 2013). Por ejemplo, los análisis genéticos de una población de ardillas rojas en el Ártico indicaron que el 62% del cambio en las fechas de reproducción durante un período de 10 años fue el resultado de la plasticidad fenotípica, y el 13% fue el resultado de cambio adaptativo (Berteaux *et al.*, 2004). Por lo tanto, se puede considerar la plasticidad fenotípica como un mecanismo crítico de supervivencia, aunque cabe destacar que las respuestas evolutivas y plásticas al cambio climático no son mutuamente excluyentes (Berg, 2010). Una respuesta fenotípica se puede considerar adaptativa si la aptitud de una población se mantiene después del cambio climático, vale decir, cada individuo de la población responde para mantener su nivel de aptitud, o bien, los individuos con genotipos específicos experimentan mayor aptitud contribuyendo con una mayor proporción de crías supervivientes (Boutin & Lane 2013).

Para hacer frente al escenario de cambio climático, en organismos endotermos se puede predecir una reducción general del tamaño corporal (Mc Coy, 2012), tal como describe la regla de Bergmann, la cual establece que “en los animales de *sangre caliente*, las razas que habitan regiones cálidas son más pequeñas que las razas de las regiones frías” (Bergmann, 1847; Mayr, 1970). Es decir, individuos de una especie o clado en latitudes mayores son más grandes que aquellos en latitudes menores y se evidencia con organismos que muestran un mayor tamaño corporal en climas más fríos con el objetivo de reducir la pérdida de calor

(Shelomi, 2012). Esto se interpreta como una adaptación a la temperatura ambiente dado que, en relación con el volumen, las áreas de superficie corporal de mayor tamaño en *razas* (subespecies o especies de un género ampliamente distribuido) pequeñas ayudan a disipar el calor en un clima cálido, en cambio una superficie corporal menor puede ayudar a conservar el calor en climas fríos (Yom-Tov y Yom-Tov 2005). Sin embargo, la regla de Bergmann podría no proporcionar un marco de referencia adecuado para el estudio de cambios de tamaño corporal en el contexto del cambio climático (Teplitsky y Millien, 2013). Esto debido que dicho patrón ha sido mayoritariamente apoyado por estudios a gran escala regional o continental (por ejemplo, Ashton, 2002; Meiri & Dayan, 2003; Yom-Tov *et al.*, 2006a; Millien *et al.*, 2006; Rodríguez-Serrano *et al.*, 2008; Diniz-Filho *et al.*, 2009; Olson *et al.*, 2009)

A partir de lo anterior, diversos estudios han propuesto mecanismos alternativos para explicar respuestas contrastantes en el tamaño del cuerpo. Un aumento de la masa corporal, y en consecuencia una disminución en la relación de superficie/volumen, conduce a una disminución en la tasa metabólica (Teplitsky y Millien, 2013). Además, se ha propuesto que la productividad primaria (Ho *et al.* 2010) y la disponibilidad de alimentos (McNab 2010), podrían ser factores que inducen la variación del tamaño corporal, en varios estudios se ha atribuido la alta disponibilidad de alimentos a un aumento en el tamaño corporal (Kaňuščák *et al.*, 2004; Yom-Tov *et al.* 2006b; Yom-Tov, 2003). En el futuro, se espera que condiciones de precipitación y temperatura se vuelvan más impredecibles (Goodman *et al.*, 2012), y ante este escenario, especies más grandes se podrán ver favorecidas, puesto que el mayor tamaño corporal aumenta la resistencia al hambre. Un aspecto relevante a considerar es el cambio morfológico de estructuras craneales asociadas a la alimentación, así como estructuras dentarias y mandibulares que pueden presentar diferencias en consecuencia de cambios dietarios producidos por la variación de condiciones ambientales y disponibilidad de alimento que podría cambiar a componentes más xéricos, y por tanto más difíciles de masticar (Barbero *et al.*, 2021). Esto constituye respuestas adaptativas como resultado de la selección natural en un ambiente variable (Williams *et al.*, 1996). Millien *et al.* (2017) en un estudio reciente de divergencia morfológica de ratones del género *Peromyscus*, indican que dos poblaciones contemporáneas presentan diferencias morfológicas como reflejo de la partición

de recursos, observando cambios grandes en un periodo corto de tiempo y concluyendo que existe diferenciación morfológica de dos especies de mamíferos simpátricos, que fueron acompañados por cambios en la distribución y la abundancia local en potencial respuesta al rápido cambio climático. Lo anterior sugiere que un corto periodo de tiempo podrían establecerse cambios morfológicos producidos en consecuencia del cambio climático.

Para Chile, el cambio climático supone una fuerte amenaza y vulnerabilidad, ya que el territorio comprende áreas de borde costero, áreas áridas y semiáridas, gran susceptibilidad a catástrofes naturales como terremotos, tsunamis y actividad volcánica, áreas susceptibles a sequías y desertificación, zonas urbanas con problemas de contaminación atmosférica y ecosistemas montañosos como las cordilleras de la Costa y de los Andes (CMNUCC, 1992). Sumado a lo anterior, factores políticos, geográficos y sociales constituyen gran parte del impacto esperado a causa del cambio climático en el país, ocupando el puesto 29 entre 181 países en el Índice ND-GAIN 2020 (<https://gain.nd.edu/our-work/country-index/>), índice que calcula la vulnerabilidad de un país al cambio climático en función de los alimentos, el agua, la salud, los “servicios ecosistémicos”, el hábitat humano y la infraestructura, y donde también ocupa el puesto 22 en términos de vulnerabilidad y el 36 en términos de preparación, reconociendo Chile como vulnerable a los impactos del cambio climático (Climate Risk Profile, 2021). Según la información disponible actualmente, se prevé un aumento en la temperatura que oscila entre 1,4 °C y 1,7 °C para mediados de siglo, y entre 3 °C y 3,5 °C para finales del siglo, y se proyecta que los aumentos de temperatura serán más altos en la zona central de Chile (Tercera Comunicación Nacional de Chile ante la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático, Ministerio del Medio Ambiente, 2016). A pesar de que la precipitación en Chile es muy variable, se prevé una disminución constante de 1,5 mm a 9,4 mm mensual para el 2050, y de 5,5 a 11 mm para el 2090, y se espera que la región central de Chile experimente grados significativamente mayores de reducción de la precipitación que otras regiones (Ministerio de Agricultura, 2016). Algunos efectos asociados a la reducción esperada de las precipitaciones y el aumento de la temperatura son la escasez de agua, aumento de la aridez en muchas zonas, cambios en la frecuencia, intensidad y magnitud de amenazas como incendios forestales, inundaciones y deslizamientos de tierra, degradación ambiental, vulnerabilidad de recursos hídricos y

pérdida de biodiversidad (Climate Risk Profile, 2021).

Modelo de estudio

Abrothrix olivacea (Waterhouse, 1837), es un roedor sigmodontino de pequeño tamaño, rostro corto, cola más corta que la longitud de la cabeza y cuerpo, orejas pequeñas y conspicuas, y color dorsal grisáceo con visos café-oliva (Kelt, 1994). Se sinonimiza con *Abrothrix xanthorhinus* (Waterhouse, 1837), por datos moleculares (Pearson & Smith, 1999). *A. olivacea* habita una amplia gama de ecosistemas, desde el desierto costero del norte de Chile hasta los bosques templados del sur de Chile, abarcando hábitats muy variados como pastizales, estratos arbustivos, bosques, áreas pedregosas y sitios montañosos (Muñoz-Pedreros, 2000). Se distribuye ampliamente en Chile desde el extremo norte hasta la región de Magallanes (Rodríguez-Serrano *et al.*, 2006). Se ha determinado la ocurrencia de subespecies a través de ecorregiones (Rodríguez-Serrano *et al.*, 2006): *A. o. tarapacensis* se distribuye desde el sur de Perú hasta el Desierto de Atacama; desde la Región de Atacama hasta la Región del Maule habita *A. o. olivacea*; *A. o. pincanus* Región del Maule hasta la Región de la Araucanía; *A. o. mochae* en la Isla Mocha; *A. o. brachiotis* desde la Región de los Lagos hasta la de Aysén, incluyendo las islas del archipiélago de Chiloé y de los Chonos; *A. o. canescens* desde Aysén hasta la estepa patagónica de la Región de Magallanes, mientras que *A. o. xanthorhina* en las áreas boscosas e islas exteriores del Estrecho de Magallanes hasta Cabo de Hornos (Rodríguez-Serrano *et al.*, 2006; Rodríguez-Serrano, 2011). Su distribución espacial tiene un ámbito de hogar mínimo en invierno, con un área en promedio de 1779 m², y máximo en primavera (2776 m²) (Muñoz-Pedreros *et al.*, 1990). Presenta actividad continua, con hábitos diurnos y nocturnos, característica que varía según la época del año, siendo máxima en verano (45%) y mínima en invierno (27%). Su estructura poblacional presenta un aumento en periodos de verano, hasta comienzos del invierno, y sufre declinación a finales de invierno hasta primavera (Meserve *et al.*, 1993), y su dieta se compone principalmente de insectos y vegetales, incluyendo especies introducidas como semillas o acículas de *Pinus radiata*, presentando diferencias entre estaciones, siendo más común la preferencia de vegetales e insectos en otoño, la preferencia de hongos en invierno, disminuyendo la ingestión de vegetales e insectos, y aumentando el consumo de semillas,

acículas e insectos en verano (Kelt, 1994). Esta particular distribución, que presenta un grado de exposición diferencial y marcado al cambio climático ya medido, al cambio proyectado, y además de las características propias de los roedores (corto tiempo generacional, gran tamaño poblacional y amplio uso de recursos), hacen de esta especie un ideal para evaluar cambios morfológicos asociados a cambios históricos en variables ambientales.

El Museo de Zoología de la Universidad de Concepción (MZUC-UCCC) cuenta con capturas de especímenes de *A. olivacea* colectados desde la década de 1970 hasta la década de 2000, provenientes de la zona centro-sur de Chile. En base a lo expuesto y considerando los antecedentes, se propone medir variables morfológicas craneales de *A. olivacea* para evaluar los cambios morfológicos producidos en consecuencia del cambio climático en un periodo aproximado de 30 años, con poblaciones provenientes de la Isla Grande de Chiloé y la ciudad de Concepción.



Hipótesis

Abrothrix olivacea responde al cambio climático aumentando su tamaño craneal, especialmente las estructuras asociadas a la alimentación xérica que se ve favorecida por la mayor disponibilidad de ese tipo de alimento, dado el cambio ocurrido en Chile en los últimos 30 años.

Objetivos

- Evaluar la variación morfológica y tamaño craneal en *A. olivacea* para el efecto localidad y ventana temporal.
- Relacionar los cambios observados en el cráneo de *A. olivacea* con variables ambientales (temperatura y precipitación)

MATERIALES Y MÉTODOS

Material de museo y preparación de muestras

Se recopilaron datos de especímenes adultos de *Abrothrix olivacea* recolectados de 1971 a 1999, conservados en el Museo de Zoología de la Universidad de Concepción (MZUC-UCCC) y que han sido donados por diferentes colectores. Las zonas de captura se extienden en 2 localidades distribuidas en la extensión centro-sur de Chile, Región del Biobío y Región de los Lagos. De un total de 48 especímenes, 17 eran cráneos y 31 eran especímenes completos de *A. olivacea* contenidos en alcohol. Para estos últimos se realizó el proceso de maceración en NaOH 5 M y posterior limpieza de los cráneos. La información del año y la zona de captura fue adquirida a partir del etiquetado de cada uno de los especímenes.

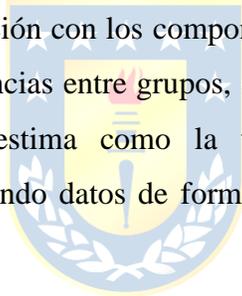
Obtención de base de datos climáticos

Los datos de variables climáticas para la Región del Biobío y la Región de los Lagos fueron extraídos de la “Dirección Meteorológica de Chile” a partir de las publicaciones climatológicas disponibles en el Anuario Climatológico en la web (<https://climatologia.meteochile.gob.cl/application/publicaciones/anuario>). También se obtuvieron datos del “Explorador Climático” (<https://explorador.cr2.cl/>), proyecto implementado por “MeteoData” (<https://www.meteodata.cl/>). Los datos extraídos fueron: precipitación total anual, temperatura máxima promedio anual, temperatura mínima promedio anual, temperatura máxima promedio mensual y temperatura mínima promedio mensual.

Tendencia de morfología craneal tridimensional

Para evaluar los cambios morfológicos de los cráneos en función del tiempo (año de colecta) se realizó un análisis de morfometría tridimensional. Se digitalizó un total de 38 cráneos con el escáner 3D NextEngine (NextEngine, Inc., Santa Monica, California), que contiene por defecto el software 3D ScanStudio v. 2.0.0. Luego, se establecieron 21 puntos de referencia

(*landmarks*) con el software Stratovan Checkpoint (Stratovan Corporation, Davis, CA) v.2020.10.13. Los landmarks utilizados en este trabajo fueron un subconjunto propuesto por Valladares-Gómez *et al.* (2020) en base a los landmarks estudiados para otros roedores por Martínez *et al.* (Fig. 1, Tabla 1). Utilizando el paquete de R “Geomorph” (Baken *et al.*, 2021) se aplicó un análisis de Procrustes Generalizado (GPA) a la configuración completa de *landmarks* (Rohlf & Slice, 1990), para eliminar el efecto de tamaño, orientación y posición de isometría, obteniendo solo información de la forma (Adams *et al.*, 2004) y con el fin de estimar el efecto de cada grupo (establecidos por el año y zona de extracción). El GPA permite obtener coordenadas con grado de separación que depende de la distancia entre grupos (Dryden & Mardia, 1998) y además permite agrupar los *landmarks* de cada cráneo obteniendo un único centroide. Para evaluar la variación de la forma entre especímenes, se realizó un Análisis de Componentes Principales o PCA. Por otro lado, se obtuvieron grillas de deformación para estimar la forma promedio establecida como puntos de referencia y posteriormente realizar la comparación con los componentes principales obtenidos (Adams *et al.* 2013). Para identificar diferencias entre grupos, se realizaron análisis descriptivos de disparidad morfológica que se estima como la varianza de Procrustes, y realiza comparaciones por pares, describiendo datos de forma que fueron obtenidos con el GPA (Hopkins *et al.* 2017).



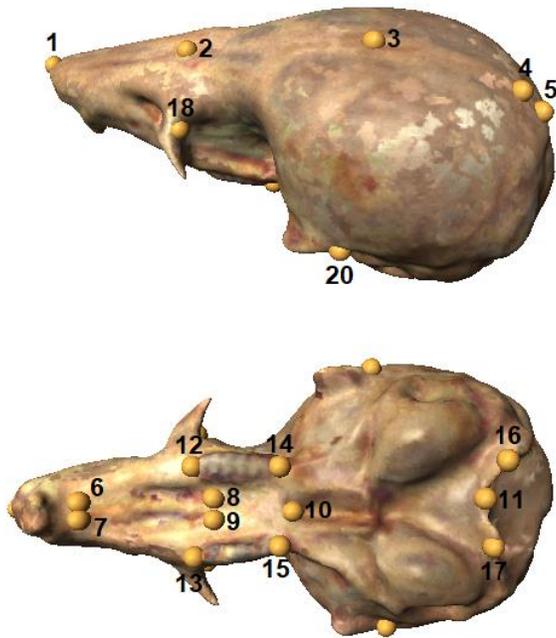


Figura 1. Ubicación anatómica de los 21 *landmarks* utilizados en morfometría geométrica tridimensional para el conjunto de cráneos de *Abrothrix olivacea*



Tabla 1. Descripción anatómica de los 21 *landmarks* utilizados en morfometría geométrica tridimensional para el conjunto de cráneos de *Abrothrix olivacea*. El grupo de *landmarks* utilizado en este estudio lo constituyó un subconjunto propuesto por Valladares-Gómez *et al.* (2020).

LANDMARK	DESCRIPCIÓN ANATÓMICA
1	Punto rostral de los huesos nasales
2	Intersección de la sutura media nasofrontal
3	Intersección de la sutura coronal y sagital
4	Intersección de la sutura sagital y parietal-interparietal
5	Extremo caudal de la curvatura del hueso occipital
6 Y 7	Punto rostral de la fisura palatina rostral, izquierda y derecha
8 Y 9	Punto caudal de la fisura palatina, izquierda y derecha
10	Punto caudal de la sutura entre los huesos palatinos y el borde rostral de la fosa mesopterigoidea
11	Punto rostral del foramen magnum
12 Y 13	Punto rostral de la fila molar, izquierdo y derecho
14 Y 15	Punto caudal de la fila molar, izquierdo y derecho
16 Y 17	Punto lateral del foramen magnum, izquierdo y derecho
18 Y 19	Punto rostral del arco cigomático, izquierda y derecha
20 Y 21	Punto caudal del arco cigomático, izquierda y derecha

Tendencia de tamaño y morfología craneal lineal

Para obtener aproximaciones de cambios en el tamaño, se registraron un total de 22 medidas externas para 48 cráneos: longitud condilobasal (CBL); longitud basilar (BaL); longitud basal (BL); longitud del distema (DL); longitud del foramen incisivo (IFL); longitud palatal (PL); longitud de la fila de dientes maxilares (MTRL); longitud palatilar (PTL); longitud postpalatal (PPaL); longitud mayor del cráneo (GLSk), amplitud craneal (BBr); amplitud del mastoide (MaB); longitud condilonasal (CL); longitud condilomolar (CmL); amplitud palatal (PW); longitud de la bulla timpánica (BuL); amplitud de la bulla timpánica (BuW); amplitud interorbital menor (IB); longitud nasal (NL); amplitud nasal (NW); y amplitud rostral (RB) (Tabla 2) (Gallardo y Palma, 1990). A modo exploratorio se trabajó con el tamaño total (CBL) para establecer diferencias en tamaño entre ventanas temporales para ambas localidades. Para evaluar la variación general de la forma entre los cráneos de la época antigua y la época reciente, y entre las zonas de Chiloé y Concepción se realizaron Análisis de Componentes Principales (PCA). Usando un análisis de MANOVA de dos vías, se evaluó el efecto del año de captura y la localidad sobre las variables morfológicas observadas.

Posteriormente, se realizó un análisis de discriminantes, un método de clasificación constituido por técnicas multivariantes explicativas, descriptivas y predictivas, estudiando la significancia y naturaleza de las diferencias existentes (González *et al.* 1991), y que permitió determinar si las diferencias observadas por efecto de localidad y ventana temporal eran significativas.

Tabla 2. Descripción y nomenclatura de las dimensiones medidas en *Abrothrix olivacea*. Las medidas seleccionadas han sido propuestas por Gallardo y Palma (1990).

NOMBRE	DESCRIPCIÓN ANATÓMICA
CBL	Longitud condilobasal
BAL	Longitud basilar
BL	Longitud basal
DL	Longitud del diastema
IFL	Longitud del foramen incisivo
PL	Longitud palatal
MTRL	Longitud de la fila de dientes maxilares
PTL	Longitud palatilar
PPAL	Longitud postpalatal
GLSK	Longitud mayor del cráneo
BBR	Amplitud craneal
MAB	Amplitud del mastoide
CL	Longitud condilonasal
CML	Longitud condilomolar
PW	Amplitud palatal
BUL	Longitud de la bulla timpánica
BUW	Amplitud de la bulla timpánica
IB	Amplitud interorbital menor
NL	Longitud nasal
NW	Amplitud nasal
RB	Amplitud rostral

Relación con variables ambientales

Utilizando el paquete *glmulti* (Calcagno & de Mazancourt, 2010) en RStudio, se construyeron modelos lineales compuestos por los datos ambientales (temperaturas máximas, temperaturas mínimas y datos de precipitación total), los datos de localidad y ventana temporal como predictores categóricos, y los 2 primeros componentes principales (PC1 y PC2) como variable respuesta.



RESULTADOS

Análisis morfométrico tridimensional

Luego de realizar los análisis de Procrustes (GPA) y Componentes Principales (PCA), se obtuvieron 35 Componentes Principales (PC), donde PC1 y PC2 explicaron el 21.3% y 11.94% de la varianza total (Fig. 2), respectivamente. Los componentes principales restantes representaron bajo porcentaje de varianza, y no fueron considerados para análisis posteriores. Las grillas de deformación, tanto como para valores mínimos y valores máximos, se caracterizan por el desplazamiento de la porción nasofrontal y maxilar del cráneo, y en la porción posteroinferior, en la abertura del foramen magnum (Fig. 3). A lo largo de los valores máximos, estas deformaciones resaltan e inclusive se pueden observar desvíos en la porción cigomática del cráneo, donde ambos extremos tienden a una posición anteroposterior (Fig. 3b).

Las pruebas de disparidad morfológica indican que, considerando el efecto de ventana temporal y localidad, la varianza morfológica es mayor en la escala de tiempo Pasado Concepción - Reciente Concepción (Tabla 3). Sin embargo, y debido a que la alometría podría ser un factor importante en la disparidad morfológica, al eliminar este efecto no observamos diferencias significativas en la Varianza de Procrustes ($p = 0.55$). En la escala de tiempo Pasado Chiloé – Reciente Chiloé, los grupos no difieren. Esto podría deberse al pequeño tamaño de muestra para los especímenes del pasado (Pasado Chiloé $n = 5$, Pasado Concepción $n = 11$).

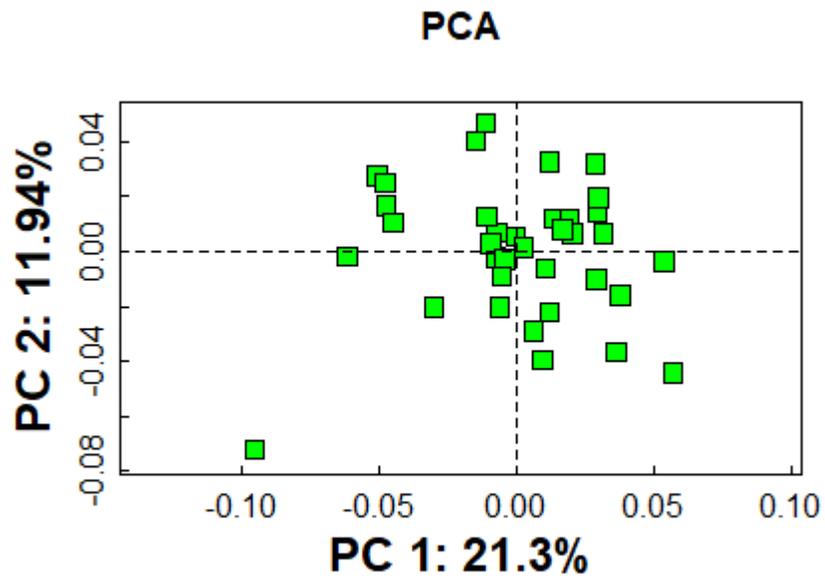
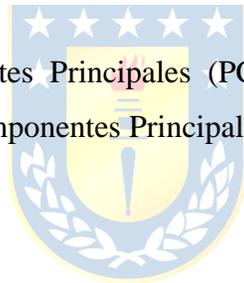


Figura 2. Análisis de Componentes Principales (PCA) para variables de morfometría tridimensional a lo largo de los Componentes Principales 1 y 2.



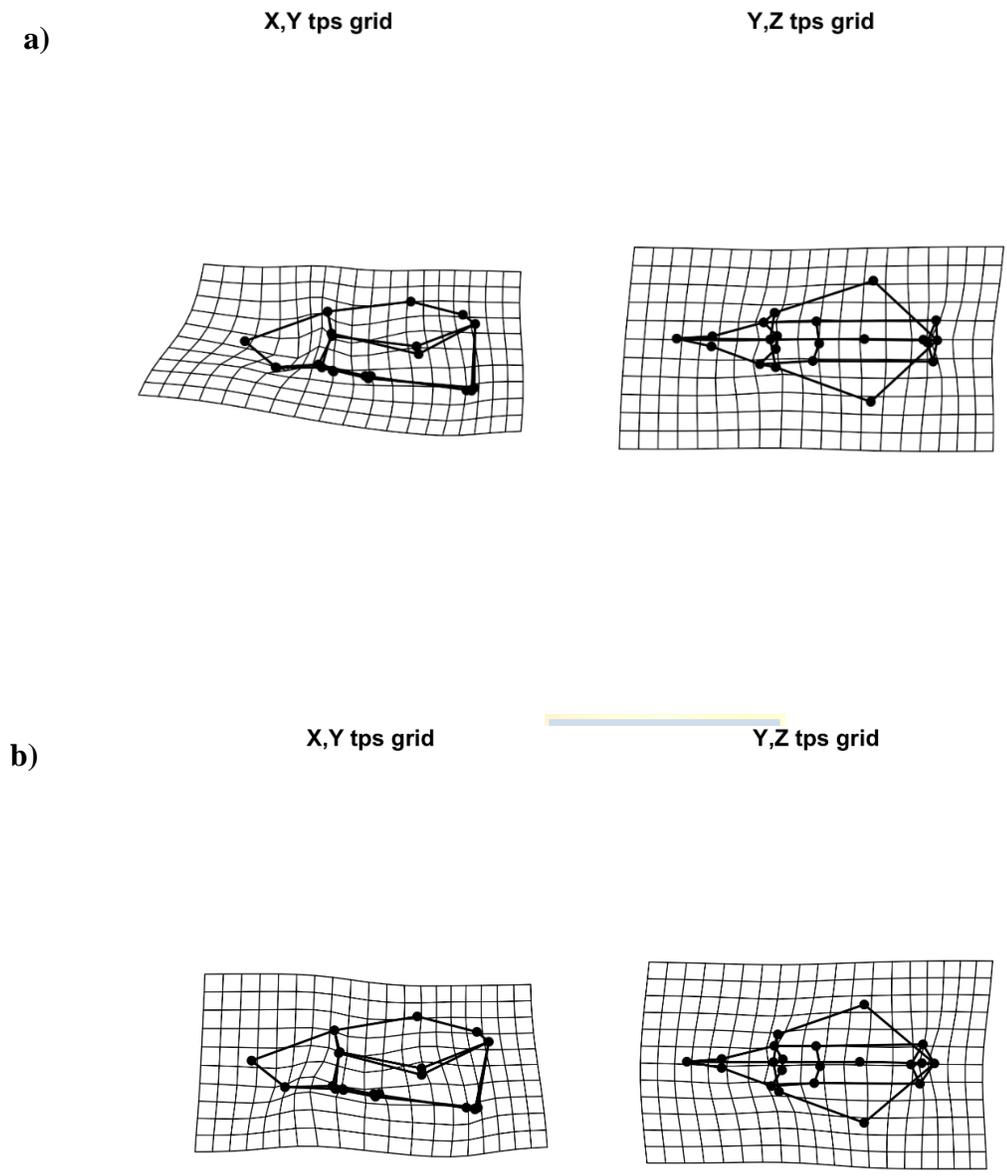


Figura 3. Grillas de deformación morfométrica a lo largo del Componente Principal 1 (PC1).
 Grillas a. representan la deformación comparando los valores mínimos del consenso global.
 Grillas b. representan la deformación comparando los valores máximos del consenso global.

Tabla 3. Varianzas de Procrustes (PV) para los diferentes grupos considerados en el modelo lineal

FACTOR	PV
PASADO CHILOÉ	0.0039
PASADO CONCEPCIÓN	0.0073
RECIENTE CHILOÉ	0.0041
RECIENTE CONCEPCIÓN	0.005

Análisis de morfometría lineal

La tendencia encontrada para el tamaño total del cráneo, para ambas localidades, es que el tamaño es mayor en el periodo reciente (Concepción: ANOVA $F=7.856$, $p=0.0101$; Chiloé: Kruskal-Wallis $X^2=6.5523$, $p=0.01048$; test según naturaleza de la variación de cada localidad).

En el Análisis de Componentes Principales (PCA) estableció que PC1, PC2 y PC3 explicaron el 55%, 12% y 6%, de la varianza total, respectivamente (Tabla 4), y que las muestras se diferencian espacialmente en morfología. Las medidas craneales que más peso tuvieron en la diferenciación de las muestras del PCA en el eje del primer Componente Principal (PC1) fueron la longitud basal, la longitud condilonasal, la longitud mayor del cráneo, la longitud basilar, la longitud palatal y la longitud condilomolar. En el eje del segundo Componente Principal (PC2) se encontró que las variables más relevantes fueron la amplitud interorbital menor, la amplitud nasal, la amplitud del mastoide, la longitud del distema, la amplitud palatal, la amplitud de la bulla timpánica y la amplitud rostral, así como también el resto de las medidas con cargas elevadas (Tabla 4).

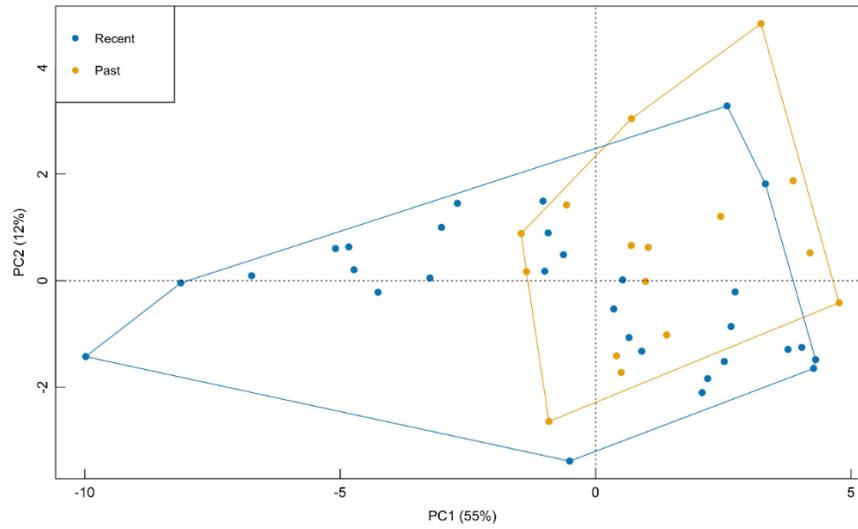
Para la ventana temporal, la dispersión de las muestras de la época “Reciente” en torno al primer PC1 fue mayor que para el PC2 (Fig. 4a). Los atributos medidos para la época “Pasado” se observaron agrupados en torno a PC1 y PC2. Es importante notar que la

distribución para el efecto de localidad parece ser similar, con las muestras de Chiloé mayormente distribuidas a lo largo del PC1 y agrupadas en el eje del PC2, y las muestras de Concepción agrupadas para ambos componentes (Fig. 4b). Las muestras se diferencian espacialmente tanto para los efectos de ventana temporal y localidad (Fig. 5), se observa un efecto importante del PC1 sobre los especímenes de la época reciente (Fig. 5a) debido a la gran dispersión observada en torno a este componente, así como también sobre los especímenes de la localidad de Chiloé (Fig. 5b).

Tabla 4. Cargas de los 3 primeros Componentes Principales basadas en las variables morfológicas medidas en 48 cráneos de *A. olivacea*. Los valores de cargas importantes se encuentran en negrita.

VARIABLE	PC1	PC2	PC3
CBL	0.194	0.060	0.004
BAL	0.276	0.102	0.079
BL	0.285	0.019	0.006
DL	0.183	0.320	0.193
IFL	0.172	0.220	0.129
PL	0.268	-0.023	0.025
MTRL	0.231	0.121	0.185
PTL	0.241	-0.074	0.088
PPAL	0.239	0.121	-0.047
GLSK	0.277	-0.004	0.158
BBR	0.198	-0.227	-0.254
MAB	0.207	-0.324	0.008
CL	0.278	-0.031	0.153
CML	0.266	-0.140	0.003
PW	0.189	-0.279	-0.194
BUL	0.181	-0.176	-0.356
BUW	0.182	-0.278	-0.286
IB	-0.029	0.418	-0.438
NL	0.188	0.140	0.361
NW	0.123	0.411	-0.311
RB	0.201	0.273	-0.342
EIGENVALUES	3.394	1.558	1.173
VARIANZA ACUMULATIVA	0.549	0.664	0.730
PROPORCIÓN DE VARIANZA	0.549	0.116	0.066

a)



b)

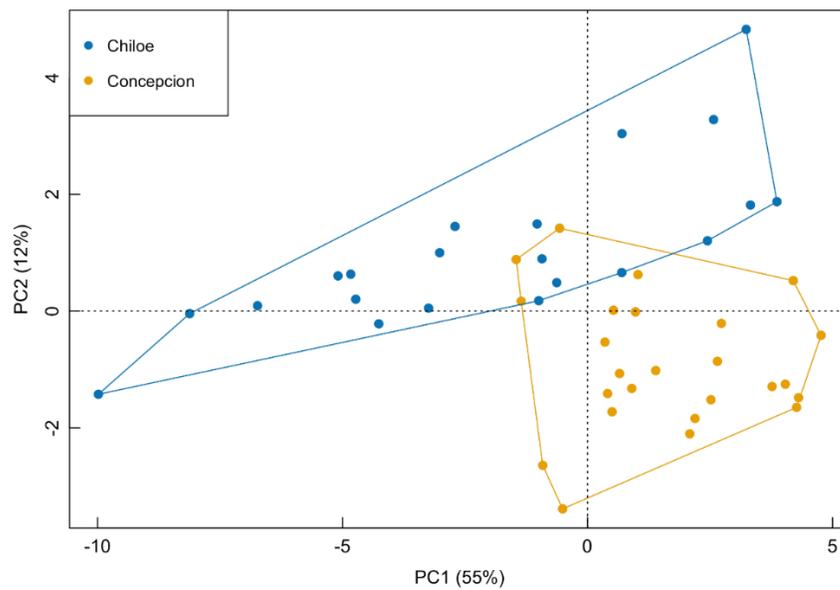


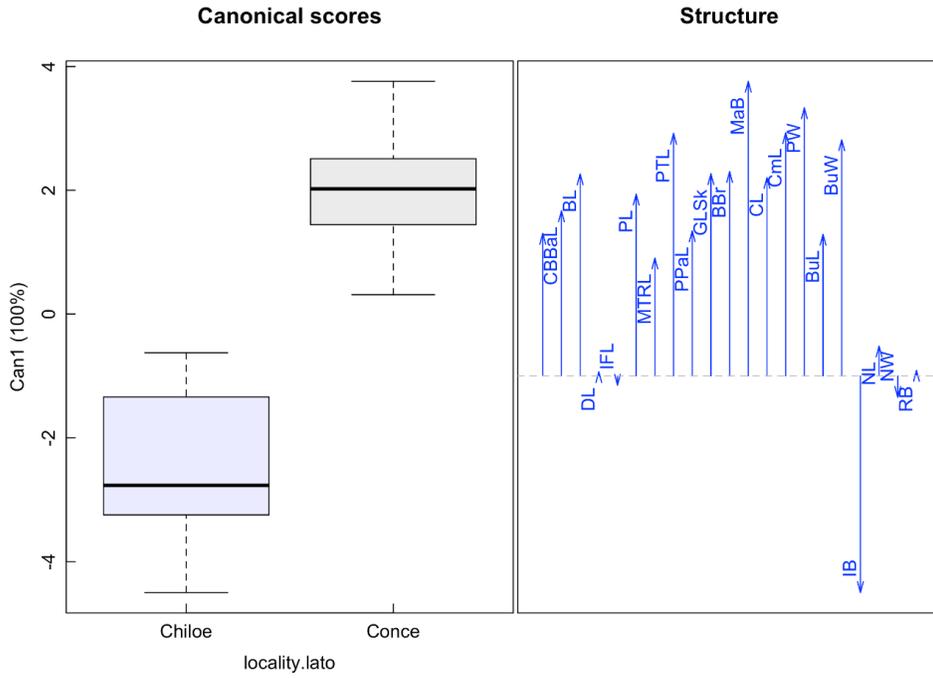
Figura 4. Análisis de Componentes Principales con polígono de envolvente convexa para el efecto de a) Época y b) Localidad. Las muestras se muestran a lo largo de los ejes.

Los resultados del MANOVA (tabla 5) indicaron que “Localidad”, “Época”, y la interacción de ambos factores tienen un efecto significativo sobre las muestras. El análisis de discriminantes para el factor Localidad muestra un efecto importante en variables relacionadas a la morfología mandibular (amplitud palatal) y al tamaño general del cráneo (amplitud del mastoide), mostrando un mayor tamaño para ambas variables en la población de Concepción (Fig. 6a). Para la ventana temporal, las variables que mejor conformaron la estructura de los valores canónicos fueron aquellas relacionadas la forma y tamaño general del cráneo (amplitud craneal, longitud de la bulla timpánica, amplitud interorbital menor), con valores más grandes en las muestras de la época Pasada (Fig. 6b). La amplitud craneal, la longitud de la bulla timpánica y la amplitud rostral mostraron valores más grandes en la época Reciente.

Tabla 5. Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA) del efecto de los términos considerados sobre las variables medidas en *A. olivacea*.

TÉRMINO	Pillai	F	Df	<i>p</i>
INTERCEPTO	1.000	56806	1	2.22E-16
LOCALIDAD	0.855	6.199	1	3.68E-05
ÉPOCA	0.790	3.932	1	0.001
LOCALIDAD*ÉPOCA	0.693	2.365	1	0.025

a)



b)

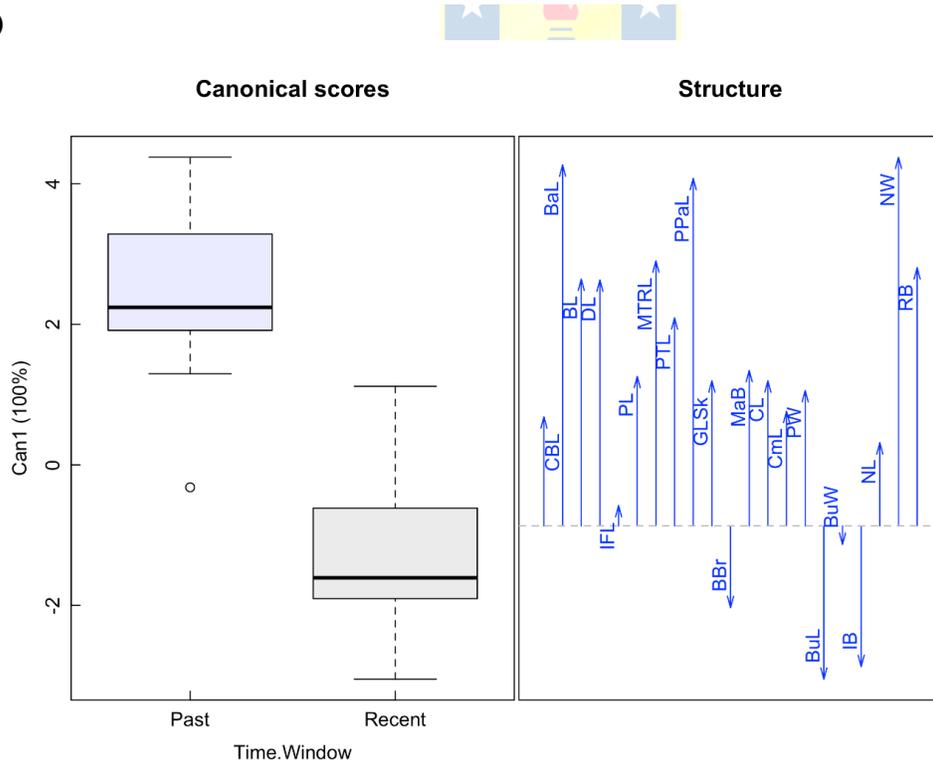


Figura 5. Boxplot de análisis de discriminantes para el efecto de a) localidad y b) ventana temporal.

Los 2 mejores modelos construidos a partir de los valores de morfología de los primeros componentes principales PC1 y PC2 en relación con las variables ambientales, y la localidad y ventana temporal, establecieron una relación con los valores de temperatura máxima promedio, temperatura máxima promedio en 5 años y temperatura mínima promedio (Tabla 6). Para el PC1, la respuesta morfológica se correlacionó positivamente con la temperatura máxima promedio y negativamente con la temperatura máxima promedio en 5 años, lo que explica el 55% de la varianza, este modelo presentó un ajuste según el criterio de Akaike corregido (AICc) de 220.4. Asimismo, para el PC2, la correlación entre la temperatura mínima promedio y la temperatura máxima promedio en 5 años, y la respuesta morfológica fue positiva y negativa con el mejor ajuste de AICc 142.01. En tratamientos + Tmax + Tmax5years todas las variables que mejor explican la varianza para el PC1 aumentaron en tamaño (BL, CL, GLsK, BaL, PL y CmL), en cambio en tratamientos +Tmin - Tmax5years algunas variables aumentaron (IB, NW, DL y RB) y otras disminuyeron (MaB, PW y BuW).

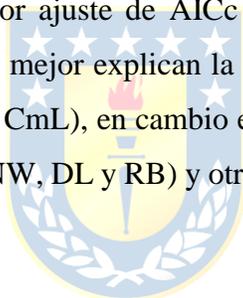


Tabla 6. Estructura de los modelos obtenidos con el paquete *glmulti* para los primeros 2 Componentes Principales (PC1 y PC2). En cursiva el mejor modelo. Las familias de modelos presentan por defecto un intercepto de 1. Abreviaciones: **tmax** = temperatura máxima anual promedio; **tmax.5years** = promedio temperatura máxima de 5 años en torno a la captura del espécimen; **tmax.month** = temperatura máxima promedio del mes más cálido; **tmin** = temperatura mínima promedio anual; **tmin.5years** = promedio temperatura mínima de 5 años en torno a la captura del espécimen; **tmin.month** = temperatura mínima promedio del mes más frío; **pp** = precipitación acumulada anual; **pp.5years** = promedio pp de 5 años en torno a la captura del espécimen; **Loc** = Localidad; **TW** = ventana temporal.

Respuesta	Modelo	AICc	weights
Comp.Princ.1	<i>Y1 ~ 1.653 + 4.396tmax - 4.47tmax.5years</i>	220.24	0.04
	Y1 ~ 1 + tmax + tmax.5years	221.21	0.03
	Y1 ~ 1 + pp + tmin + Loc	221.32	0.03
	Y1 ~ 1 + pp.5years + tmin + Loc	221.32	0.03
	Y1 ~ 1 + tmin + Loc	221.58	0.03
	Y1 ~ 1 + tmax.month + tmin + Loc	221.78	0.02
	Y1 ~ 1 + tmin + tmin.month	221.85	0.02
	Y1 ~ 1 + tmin	222.04	0.02
	Y1 ~ 1 + tmax + tmax.5years + tmin	222.05	0.02
	Y1 ~ 1 + tmin.5years + Loc	222.26	0.02
	Y1 ~ 1 + pp.5years + tmax.5years + tmin + TW	222.30	0.02
	Y1 ~ 1 + tmax + tmax.5years + tmax.month	222.47	0.02
	Y1 ~ 1 + tmin + tmin.month + TW	222.48	0.02
	Y1 ~ 1 + tmax + tmax.5years + TW	222.49	0.02
	Y1 ~ 1 + tmax + tmin + Loc	222.64	0.02
	Y1 ~ 1 + tmin.5years + tmin.month	222.88	0.01
	Y1 ~ 1 + tmin + TW + Loc	222.92	0.01
	Y1 ~ 1 + tmax + tmax.5years + Loc	222.94	0.01
	Y1 ~ 1 + pp.5years + tmin + tmin.month + Loc	222.97	0.01
	Y1 ~ 1 + tmax + tmax.5years + tmin + tmin.5years	223.04	0.01
Y1 ~ 1 + tmax.5years + tmin	223.07	0.01	
Y1 ~ 1 + tmax.5years + tmin.5years	223.08	0.01	
Y1 ~ 1 + tmax.5years + tmin + TW	223.13	0.01	
Y1 ~ 1 + tmax.5years + tmin + Loc	223.20	0.01	
Comp.Princ.2	<i>Y2 ~ 19.5 - 1.511tmax.5years + 0.918tmin</i>	142.01	0.09
	Y2 ~ 1 + tmax.5years + tmin	142.98	0.08
	Y2 ~ 1 + tmax.5years + tmin.5years	144.25	0.04

DISCUSIÓN

Los resultados indican que en *Abrothrix olivacea*, BaL, BL, DL, PL, GLSk, CL, CmL, NW y RB aumentaron a lo largo del periodo estudiado, y se relacionó positivamente con los datos de temperaturas máximas y mínimas. Las temperaturas más elevadas favorecen la disponibilidad de alimento, lo que implica un mayor desarrollo y a su vez, mayor tamaño corporal. Al mismo tiempo, las temperaturas más elevadas establecen cambios vegetacionales hacia especies más xéricas, las cuales también requieren mayores tamaños para su procesamiento pre-digestivo. Dado que *A. olivacea* presenta estructuras de mayor tamaño en la época “Reciente”, esta especie no sigue la regla de Bergmann, sufriendo un aumento en el tamaño craneal, y en consecuencia corporal a medida que ha aumentado la temperatura de las áreas de estudio. Debido que el periodo de tiempo considerado en este estudio fue relativamente corto (no mayor a 30 años), el cambio observado podría deberse a un caso de plasticidad fenotípica, y no de cambios heredables en el tiempo. Sin embargo, y dado el tiempo generacional de la especie (anual), han ocurrido un mínimo de 30 generaciones entre los extremos de las ventanas temporales por lo que este aumento de tamaño podría ser un cambio adaptativo. La pieza de evidencia final para decantarse a favor de uno u otro es un análisis genético del tipo *Quantitative Trait Loci* (e.g., Leamy et al., 1999).

Diferentes factores podrían ser los que determinan los cambios de tamaño observados. Sin embargo, y debido a las características omnívoras que presenta *A. olivacea*, la disponibilidad de alimento podría ser uno de los principales factores que se relacionan con el tamaño corporal. La dieta de *A. olivacea* se compone de hongos, insectos, y principalmente vegetales, como semillas y acículas de *Pinus radiata*, cuya abundancia incrementa con el aumento de las temperaturas que favorece la temporada de crecimiento (Santibáñez & Uribe, 2007). Varios estudios sugieren que, en mamíferos, las variaciones de tamaño corporal se relacionan directamente con la disponibilidad de alimento o productividad primaria (Rosenzweig 1968; Yom-Tov et al., 2006a; Yom-Tov et al., 2008). Para aves y mamíferos, la cantidad y calidad de la nutrición durante el periodo de desarrollo afecta las tasas de crecimiento y el tamaño corporal final, y estos efectos sobre el tamaño del esqueleto se prolongan hasta la edad adulta

(Ohlsson & Smith, 2001; Searcy *et al.*, 2004). La disponibilidad de alimento se ve influenciada por factores bióticos y abióticos que fluctúan en consecuencia del tiempo y el espacio (Yom-Tov & Greffen 2010), afectando a su vez el tamaño corporal.

Otro factor que podría tener relación con el aumento del tamaño corporal en respuesta al aumento de temperaturas es el ahorro de energía en el metabolismo, *A. olivacea* presenta actividad diurna y nocturna, la cual varía según la época del año, siendo máxima en verano (45%) y mínima en invierno (27%) (Kelt, 1994), y también según el hábitat, describiéndose como crepuscular y nocturno en la zona centro-sur de Chile. Estos hábitos nocturnos podrían ser indicativos del cambio en el tamaño corporal, ya que, al enfrentar las bajas temperaturas de la noche, que están aumentando progresivamente a consecuencia del cambio climático, pueden ahorrar gran cantidad de energía y desviarla al desarrollo y crecimiento corporal.

Debido al tamaño de muestra reducido para ambas localidades, el análisis de morfología tridimensional no permite hacer inferencias estadísticas significativas. Este trabajo demuestra resultados con poder descriptivo, en las grillas de deformación obtenidas en base al componente principal 1 (PC1) se observó desplazamiento en la morfología, especialmente en la porción nasofrontal y maxilar del cráneo. Estos cambios pueden estar relacionados con las condiciones ambientales, específicamente con la temperatura y la humedad relativa. En mamíferos, los huesos turbinales ubicados en la porción rostral del cráneo cumplen la función de mantener el equilibrio hídrico regulando la temperatura interna y la pérdida de agua (Van Valkenburgh *et al.* 2004), por lo que un mayor desarrollo y por tanto, aumento en el tamaño del rostrum, puede mejorar la eficiencia de este sistema regulador en respuesta a cambios en las condiciones del clima. Sin embargo, las pruebas de disparidad morfológica no muestran grandes varianzas entre la época pasada y la época reciente, y en el efecto de localidad Chiloé-Concepción solo presenta varianza en Concepción, aunque no significativa, por lo que solo un estudio posterior con un tamaño de muestra más significativo podría respaldar o refutar esta propuesta.

En los análisis lineales, el PC1 tuvo un efecto importante en la época reciente y en la localidad de Chiloé. La escasez de agua y disminución de la frecuencia de precipitaciones evidencian

el cambio climático en la Región de Los Lagos, un aumento de temperatura en 0.012°C en la ciudad de Puerto Montt y disminución de precipitaciones en 15 mm en Valdivia, se relaciona a la intensificación del efecto invernadero (Bown 2004). Esto podría tener relación a un mayor efecto de la localidad sobre la varianza del primer Componente Principal, mostrando diferenciación en respuesta al cambio climático observado en la zona.

El efecto de localidad, época y la interacción de ambos factores fue significativo en el análisis de MANOVA. En el análisis de discriminantes, observamos que las variables PW y MaB tuvieron un aumento en la ciudad de Concepción. La amplitud palatal (PW) se asocia estrechamente con la dieta: en mamíferos el paladar se relaciona con la evolución de la endotermia, la succión y el aparato masticatorio (Walker y Liem 1994; Hildebrand 1985). Para el efecto de localidad, la amplitud craneal (BaL), la longitud de la bulla timpánica (PPaL) y la amplitud interorbital menor (NW) mostraron un aumento de tamaño. Estas variables se relacionan estrechamente con un mayor desarrollo del cráneo, por lo que se puede inferir que el tamaño en la época reciente es mayor.

Los modelos propuestos que relacionan las variables de precipitación y temperatura demostraron que el factor de mayor importancia para la varianza observada en ambos componentes fueron las temperaturas máximas y mínimas. La longitud basal (BL), la longitud condilonasal (CL), la longitud mayor del cráneo (GLSk), la longitud basilar (BaL), la longitud palatal (PL) y la longitud condilomolar (CmL) fueron las que mejor conformaron la varianza observada en el PC1. Es importante notar que 3 de esas medidas se asocian a la dieta, puesto que conforman la porción del cráneo donde se desarrolla la estructura dentaria y mandíbula. CL, GLSk, BaL y IB son medidas que se podrían considerar indicativas del tamaño general del cráneo, por lo que podemos inferir que al mostrar valores mayores el cráneo es de mayor tamaño. Diversos estudios han mostrado aumentos en tamaño craneal de ratones, por ejemplo, Pergams & Lacy (2008) encontraron que ratones del género *Peromyscus* muestran mayor tamaño en el largo y ancho del rostro, cambios observados en un periodo de 25 años y que fue acompañado por cambios en la estructura genética de la población. Estudios futuros podrían comparar muestras de *A. olivacea* obtenidas en un rango de tiempo mayor, para atribuir los cambios observados a presiones de selección en

consecuencia del cambio climático.



CONCLUSIONES

Este trabajo establece que existe una evidencia a favor de cambio morfológico en el cráneo rostral y que hay cambios significativos en tamaño, y correlacionados a variables climáticas, medidos en dos momentos entre la década de 1970 y el año 2000. De esta manera, *Abrothrix olivacea* no sigue la Regla de Bergmann desde la perspectiva del calentamiento global, ya que la temperatura se relacionó positivamente con el tamaño corporal. Esto implicaría que otros procesos relacionados con el uso de energía y el ajuste fino al ambiente estarían siendo más relevantes que la transferencia de calor. Se propone cambios en el tipo de alimento y/o la disponibilidad de este como responsables de los resultados obtenidos.



LITERATURA CITADA

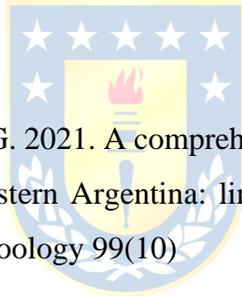
Adams, D. & Otarola-Castillo, E. 2013. Geomorph: An R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*. 4. 393-399.

Adams, D., Rohlf, F. J. & Slice De. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology* 71(1): 5-16.

Ashton K. G. 2002. Do amphibians follow Bergmann's rule? *Can J Zool.* 80:708–16.

Baken, E., Collyer, M., Kaliontzopoulou, A. & Adams, D. 2021. "gmShiny and geomorph v4.0: new graphical interface and enhanced analytics for a comprehensive morphometric experience."

Barbero, S., Teta, P. & H. Cassini, G. 2021. A comprehensive review of dietary strategies of sigmodontine rodents of central-eastern Argentina: linking diet, body mass, and stomach morphology. *Canadian Journal of Zoology* 99(10)



Berg, M. P., Kiers, E. T., Driessen, G., Van Der Heijden, M., Kooi, B. W., Kuenen, F. & J. Ellers. 2010. Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Global Change Biology*, 16(2), 587–598.

Bergmann, C. 1847. Ueber die Verhältnisse der Warmeökonomie der Thiere zu ihrer Grosse. *Gottinger Studien* 3:595–708.

Berteaux, D., Réale, D., G. McAdam, A. & Stan, B. 2004. Keeping Pace with Fast Climate Change: Can Arctic Life Count on Evolution? *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 140–151.

Boutin, S., & Lane, J. E. 2013. Climate change and mammals: evolutionary versus plastic responses. *Evolutionary Applications*, 7(1), 29–41.

Bown, F. 2004. Cambios climáticos en la Región de Los Lagos y respuestas recientes del Glaciar Casa Pangué (41°08'S). Tesis de Magíster. Universidad de Chile. Santiago, Chile.

Bozinovic, F. & Cavieres, L. A. 2019. La vulnerabilidad de los organismos al cambio climático: rol de la fisiología y la adaptación. Pontificia Universidad Católica de Chile. 86 pp.

Calcagno, V. & de Mazancourt, C. 2010. glmulti: an R package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *Journal of Statistical Software*, 34, 1–29

Carroll, S. P. & C. W. Fox. 2008. The next communities: evolution and integration of invasive species. En: Carroll SP, Fox CW, editors. *Conservation Biology: Evolution in Action*. Oxford: Oxford University Press; 239-251.

Climate Risk Profile: Chile. 2021. The World Bank Group.

Convención Marco de las Naciones Unidas Sobre el Cambio Climático. 1992. 50 pp.

Diniz-Filho, J. A. F., Mauricio Bini, L., Fernando Rangel, T., Loyola, R. D., Hof, C., Nogués-Bravo, D., & Araújo, M. B. 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*, 32(6), 897–906.

Dobzhansky, T. H. 1943. Genetics of natural populations. IX. Temporal changes in the composition of populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 28:162–86

Dryden, I. L. & Mardia, K. V. 1998. *Statistical shape analysis*. Wiley, Chichester

Eiserhardt, W. L., Borchsenius, F. & Plum, C. M. 2015. Climate-driven extinctions shape the phylogenetic structure of temperate tree floras. *Ecol Lett* 18:263–272

Gallardo, M. H. & Palma, E. 1990. Systematics of *Oryzomys longicaudatus* (Rodentia: Muridae) in Chile. *Journal of Mammalogy*. American Society of Mammalogists, Oxford University Press. 333–42

Gardner, J. L., A. Peters, M. Kearney, L. Joseph & R. Heinsohn. 2011. Declining body size: a third universal response to warming? *Trends in Ecology & Evolution* 26:285–291.

González, L. V. B. 1991. Análisis multivariante. Aplicaciones en el ámbito sanitario. Editorial SG. Barcelona. 247 páginas

Goodman, R. E., G. Lebuhn, N. E. Seavy, T. Gardali & J. D. Bluso-Demers. 2012. Avian body size changes and climate change: warming or increasing variability? *Global Change Biology* 18:63–73.

Hildebrand, J. G. 1985. Model Neural Networks and Behavior, ed. Selverston, A. I. (Plenum, New York), pp. 129-148.

Ho, C.-K., S. C. Pennings & T. H., Carefoot. 2010. Is diet quality an overlooked mechanism for Bergmann's rule? *American Naturalist* 175:269–276.

Hopkins, M. J. & Gerber, S. 2017. Morphological Disparity. *Evolutionary Developmental Biology*, 1–12.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2007. Climate Change 2007: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC. Geneva, Suiza.

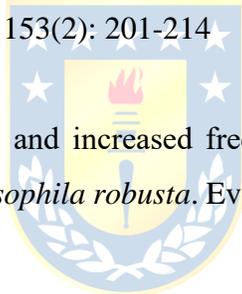
IPCC. 2014. Cambio climático 2014: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. IPCC, Ginebra, Suiza, 157 págs.

Kanuscak, P., M. Hromada, P. Tryjanowski, & T. Sparks. 2004. Does climate at different scales influence the phenology and phenotype of the River Warbler *Locustella fluviatilis*? *Oecologia* 141: 158–163.

Kelt, D. A. 1994. The natural history of small mammals from Aysén Region, southern Chile. *Rev Chilena Historia Natural*. 67(2): 83-207

Leamy, L. J., Routman, E. J. & Cheverud, J. M. 1999. Quantitative Trait Loci for Early- and Late-Developing Skull Characters in Mice: A Test of the Genetic Independence Model of Morphological Integration. *Am Nat* 153(2): 201-214

Levitan, M. 2003. Climatic factors and increased frequencies of ‘southern’ chromosome forms in natural populations of *Drosophila robusta*. *Evolutionary Ecology Research* 5: 597–604.



Martínez, J. J., Sandoval, M. L. & Carrizo, L.V. 2016. Taxonomic status of large and middle-sized *Calomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) from the southern Central Andes inferred through geometric morphometrics of the skull. *J Mammal*. 97(6):1589–601.

Martínez, J. 2009. Evidencias del cambio climático en España. Greenpeace. Madrid, España Artegraf, S.A.

Mayr, E. 1970. Población, especies y evolución. Prensa de la Universidad de Harvard, Cambridge, Massachusetts.

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

McNab, B. K. 2010. Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule. *Oecologia*, 164(1), 13–23.

Meiri, S. & Dayan, T. On the validity of Bergmann's rule. *J Biogeogr.* 2003;30:331–51

Meserve, P. L., Gutiérrez, J. R., L. C., Contreras & F. M., Jaksic. 1993. Role of biotic interactions in a semiarid scrub community in north-central Chile: a long-term ecological experiment. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 225-241.

Millien, V., S. K. Lyons & Olson L. 2006. Ecotypic variation in the context of global climate change: revisiting the rules. *Ecol Lett* 9:853–869

Millien, V., Ledevin, R., Boué, C., & Gonzalez, A. 2017. Rapid morphological divergence in two closely related and co-occurring species over the last 50 years. *Evolutionary Ecology*, 31(6), 847–864.

Ministerio de Agricultura. 2016. Oficina y Políticas Agrarias. El cambio climático y los recursos hídricos de Chile. December 2016. Web. URL: <https://www.odepa.gob.cl/wp-content/uploads/2016/12/RecursosHidricosCambioClimatico.pdf>

Muñoz-Pedreros, A. Murúa, R. & González, L. 1990. Nicho ecológico de micromamíferos en un agroecosistema forestal de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*, vol. 63, no 3, p. 267-277.

Muñoz-Pedreros, A. 2000. Orden Rodentia. En: Muñoz-Pedreros A & J Yáñez (eds) *Mamíferos de Chile*: 73-126. Ediciones CEA, Valdivia, Chile.

Ohlsson, T. & Smith, H. G. 2001. Early nutrition causes persistent effects on pheasant morphology. *Physiological and Biochemical Zoology* 74, 212–218.

Olson, V. A., Davies, R. G., Orme, C. D. L., Thomas, G. H., Meiri, S., Blackburn, T. M., Gaston, K. J., Owens, I. P. F. & Bennett, P. M. 2009. Global biogeography and ecology of body size in birds. *Ecol Lett.* 12:249–59.

Parmesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1), 637–669.

Pearson, O. P. y Smith, M. F. 1999. Genetic similarity between *Akodon olivaceus* and *Akodon xanthorhinus* (Rodentia: Muridae) in Argentina. *Journal of Zoology*, 247:43-52.

Pergams, O. R. W., & Lacy, R. C. 2008. Rapid morphological and genetic change in Chicago area *Peromyscus*. *Molecular Ecology*, 17(1), 450–463.

Pulido, F. & P. Berthold. 2004. Microevolutionary response to climatic change. *Advances in Ecological Research*, 35, 151–183.

Roach, N. 2016. *Octodon lunatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016

Rodríguez-Serrano, E., Cancino, R. A., & R. E. Palma. 2006. Molecular phylogeography of *Abrothrix olivaceus* (rodentia: sigmodontinae) IN CHILE. *Journal of Mammalogy*, 87(5), 971–980.

Rodríguez-Serrano, E. 2011. Consecuencias de las glaciaciones pleistocénicas sobre la diversidad genética de *Abrothrix olivaceus* (waterhouse) (rodentia: cricetidae: sigmodontinae). Tesis Doctoral. Pontificia Universidad Católica de Chile.

Rodríguez-Trelles, F., Álvarez, G. & C. Zapata. 1996. Time-series analysis of seasonal changes of the O inversion polymorphism of *Drosophila subobscura*. *Genetics* 142, 179±187.

Rodríguez-Trelles, F. & M. A. Rodríguez. 1998. Rapid microevolution and loss of chromosomal diversity in *Drosophila* in response to climate warming. *Evolutionary Ecology* 12: 829–838.

Rohlf, F. J. & D. Slice. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39: 40-59.

Rosenzweig, M. L. 1968. The strategy of body size in mammalian carnivores. *Am. Midl. Nat.*, 80, 299–315.

Santibáñez, F. & Uribe, J. M. 2007. Los cambios climáticos globales: ¿Qué deparan para la Agricultura en Chile?. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Chile. Septiembre 5 de 2007.

Searcy, W. A., Peters, S. & Nowicki, S. 2004. Effects of early nutrition on growth rate and adult size in song sparrows *Melospiza melodia*. *Journal of Avian Biology* 35, 269–279.

Shelomi, M. 2012. Where Are We Now? Bergmann's Rule Sensu Lato in Insects. *The American Naturalist*, 180(4), 511–519.

Teplitsky, C., & V. Millien. 2013. Climate warming and Bergmann's rule through time: is there any evidence? *Evolutionary Applications*. 7:156– 168.

Tercera Comunicación Nacional de Chile ante la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático. 2016. Ministerio del Medio Ambiente. 505 pp.

University of Notre Dame. 2020. Notre Dame Global Adaptation Initiative. URL: <https://gain.nd.edu/our-work/country-index/>

Valladares-Gómez, A., Huenumilla-Linares, M., Rodríguez-Serrano, E., Hernández, C. E., & Palma, R. E. 2020. Morphological variation in two sigmodontine rodents along the mainland and the Fuegian archipelago in Chilean southern Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 93(1).

Van Valkenburgh, B., Wang, X. M. & Damuth, J. 2004. Cope's rule, hypercarnivory, and extinction in North American canids. *Science* 306:101–04.

Walker, W. F. & Liem, K. F. 1994. *Functional Anatomy of the Vertebrates: An Evolutionary Perspective*. 841 pp.

Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C. & Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389–395.

Williams, B. K., Johnson, F. A., & Wilkins, K. 1996. Uncertainty and the Adaptive Management of Waterfowl Harvests. *The Journal of Wildlife Management*, 60(2), 223.

VanValkenburgh, B., Theodor & J., Friscia. 2004. Respiratory turbinates of canids and felids: a quantitative comparison. *J Zool* 264:281–293

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., & Geffen, E. 2010. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls. *Biological Reviews*, 86(2), 531–541.

Yom-Tov, Y., & Yom-Tov, J. 2005. Global warming, Bergmann's rule and body size in the masked shrew *Sorex cinereus* Kerr in Alaska. *Journal of Animal Ecology*, 74(5), 803–808.

Yom-Tov, Y., Heggberget, T. M., Wiig, Ø., & Yom-Tov, S. 2006a. Body size changes among otters, *Lutra lutra*, in Norway: the possible effects of food availability and global

warming. *Oecologia*, 150(1), 155–160.

Yom-Tov, Y., S. Yom-Tov, J. Wright, C.J.R. Thorne, and R. Du Feu. 2006b. Recent changes in body weight and wing length among some British passerine birds. *Oikos* 112: 91–101.

Yom-Tov, Y., Yom-Tov, S., & Jarrel, G. 2008. Recent increase in body size of the American marten *Martes americana* in Alaska. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(4), 701–707.

