



**Efectos del cambio
climático antropogénico**
en las interacciones mutualistas
de especies tropicales

Elizabeth G. Pringle y Rodolfo Dirzo

Impulsado por el impacto antropogénico, el clima mundial está cambiando. La temperatura promedio de la superficie de la Tierra ha aumentado más de 0.5 °C en los últimos cincuenta años. Los eventos extremos de precipitación, incluyendo huracanes y sequías, también hoy son más frecuentes que antes. Además, se altera la dinámica de las relaciones entre la disponibilidad de agua y la temperatura, de manera que el aire más caliente se satura más de agua, lo que conlleva a cambios en la cantidad de nubes con consecuencias climáticas a diferentes escalas espaciales. Todos estos cambios se deben a la acumulación de gases de efecto invernadero en la atmósfera, detonada a partir de la Revolución industrial en el siglo XIX. Mientras más gases de efecto invernadero añadimos a la atmósfera —debido principalmente a nuestro uso de combustibles fósiles y a la expansión de las actividades agrícolas y ganaderas— más contribuimos a la manifestación del efecto invernadero y el planeta continuará su empinada trayectoria de calen-

tamiento global o, más precisamente, de cambio climático antropogénico.

Tal vez la imagen más emblemática del cambio climático antropogénico es la de un oso polar, desolado, sobre un trozo de hielo que flota en el Ártico. Esta imagen es representativa por varias razones, entre ellas el que los diferentes modelos de circulación general consistentemente pronostican que los aumentos en la temperatura causados por el cambio climático antropogénico serán más intensos en latitudes mayores. Un efecto importante será el deterioro o pérdida directa del hábitat propicio de muchas especies con impactos severos, por ejemplo, los organismos adaptados al frío y al hielo permanente —aun en aquellos casos en los que pareciera que el hábitat es de gran extensión, como el del oso polar.

Sin embargo, es muy importante notar que los trópicos también estarán muy afectados por los cambios del clima. En un sentido geográfico, los trópicos no se restringen a las





latitudes ecuatoriales, sino que se extienden hasta una latitud de aproximadamente 23° a ambos lados del ecuador, adonde el Sol llega directamente por lo menos una vez por año. En términos latinoamericanos, esa expansión geográfica consiste en toda la superficie ubicada aproximadamente entre la latitud del sur de Ciudad Victoria, en el norte de México, y la frontera entre Bolivia y Argentina, en el sur. Ya que los trópicos, particularmente aquellos de América Latina, contienen la mayoría de las especies en el planeta, los efectos del cambio climático antropogénico sobre la biodiversidad tropical serán graves, complejos y de repercusión global.

Al hacer referencia a cómo el cambio climático antropogénico afectará la biota del planeta, es común pensar primeramente en los efectos sobre la distribución de las especies,

individualmente. Conforme a la teoría del nicho, cada especie de planta, animal y microorganismo está adaptada a vivir dentro de un marco de condiciones abióticas (de temperatura y disponibilidad de agua y características del suelo); es decir, el “nicho ecológico fundamental”.

Nicho fundamental y nicho realizado

Cuando cambian las variables abióticas del ambiente, una especie puede a) extinguirse, b) adaptarse a las nuevas condiciones o c) migrar a otro lugar donde las condiciones son más parecidas a las del nicho fundamental. Por ejemplo, las lagartijas, que son animales ectotermos y ajustan su temperatura corporal mediante desplazamientos dentro de su hábitat y por respuestas conductuales, tienen temperaturas



críticas baja y alta que representan un umbral más allá del cual no pueden funcionar, así como una temperatura óptima para sus actividades. Es conocido que las temperaturas críticas y óptimas afectan la supervivencia de las lagartijas. De hecho, se pronostica que más de veinticuatro especies de lagartijas mexicanas del género *Sceloporus* estarían en riesgo de extinción hacia el año 2080, con riesgos especialmente altos para las especies adaptadas a vivir en la alta montaña, ya que esas especies no tendrán opciones de desplazarse a sitios con temperaturas que se ubican dentro del ámbito del nicho fundamental.

Además de las condiciones abióticas que definen el nicho fundamental, están las condiciones que surgen a partir del hecho de que las especies no viven en aislamiento, sino que su supervivencia y adecuación dependen también de otras especies. Dentro del nicho fundamental, una especie puede sobrevivir o no, dependiendo de la presencia o ausencia de otras especies, lo cual define el nicho (biótico) realizado. Esto es importante porque el cambio climático antropogénico también tendrá efectos importantes, si bien menos reconocidos, sobre las interacciones entre especies. Imaginemos que una especie de lagartija adaptada a las temperaturas de las tierras bajas emigra a una elevación más alta para mantener su temperatura óptima: ¿qué pasará con los insectos de los que se alimenta la lagartija?, ¿y qué le ocurrirá a las otras lagartijas que se alimentan de los mismos insectos?, ¿y qué le pasará a los depredadores de la lagartija?

Por medio de sus interacciones con la lagartija desplazada, las otras especies también tendrían que cambiar su conducta ecológica o su distribución. Es decir, ya que todas las especies en el mundo están involucradas en redes complejas de interacciones, los cambios en la distribución de una especie también afectará a otras. Estos efectos pueden ocurrir por dos mecanismos no excluyentes: 1) cambios en la superposición de especies en las comunidades ecológicas y 2) cambios en los rasgos de las especies, los que a su vez modifican sus interacciones bióticas. Los cambios en las interacciones de las especies ocasionados por el cambio climático antropogénico también pueden causar mortalidad y extinción local o global de especies. Por ejemplo, cambios en el ritmo de floración de las plantas pueden dejar a los insectos polinizadores sin fuentes de alimentación. Además, se ha propuesto que las interacciones de las especies son más importantes en los trópicos que en otras latitudes en términos de frecuencia, diversidad y efectos sobre la adecuación. Esto sugiere que los impactos del cambio





climático antropogénico sobre las interacciones bióticas que definen el nicho realizado de muchas especies serán especialmente importantes en las regiones tropicales.

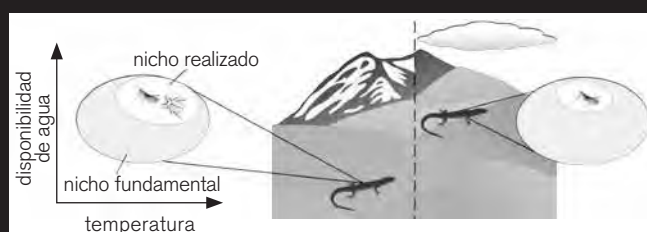
Veamos un ejemplo hipotético, una especie de lagartija es restringida a ciertas condiciones abióticas determinadas por la disponibilidad de agua y temperatura, o sea, a su nicho fundamental. Sin embargo, sus presas preferidas (chapulines y escarabajos) sólo se encuentran en una parte del nicho fundamental, así que antes del cambio climático antropogénico (a la izquierda de la línea puntada de la figura) la lagartija sólo se encuentra donde las condiciones abióticas y bióticas coinciden, o sea, en su nicho realizado. Cuando cambia el clima y la lagartija migra (a la derecha de la línea puntada), los escarabajos ya no se encuentran dentro del nicho fundamental de la lagartija, y su nicho realizado se restringe.

¿Temperatura o agua?

La mayoría de los estudios ecológicos de los efectos del cambio climático antropogénico se enfoca en los aumentos de temperatura. Aunque, en términos absolutos, éstos serán mayores en latitudes más altas, es muy probable que los aumentos relativos serán más graves para las especies tro-

picales. Esta observación deriva de la famosa hipótesis del ecólogo Daniel Janzen, quien propone que los pasos de montaña son más altos en los trópicos. La propuesta no es que los pasos son literalmente más altos, sino que son relativamente más altos porque las especies tropicales típicamente experimentan menos variación térmica anual que las especies templadas, las cuales afrontan las condiciones de un invierno muy frío tras un verano muy caliente, oscilaciones térmicas a las que se han adaptado en tiempo evolutivo. Así, en contraste con las especies de altas latitudes, cruzar un paso de montaña para una especie tropical involucra afrontar condiciones de un clima al que no está adaptada y en el cual no puede sobrevivir. La adaptación de las especies tropicales a un nicho climático angosto puede ser una de las razones que explica la existencia de más especies en los trópicos. Aplicando la misma lógica a las reacciones de las especies tropicales cuando se enfrentan al calentamiento global, se puede colegir que los efectos serán más graves para las especies tropicales porque están adaptadas a nichos térmicos muy angostos.

A pesar de la importancia evidente de la temperatura, es posible que los cambios en la cantidad y estacionalidad de la precipitación en los trópicos tendrán aún más impacto en la biodiversidad tropical. Desafortunadamente, las predicciones de los cambios futuros de precipitación son menos precisos en general que las predicciones de los cambios de temperatura. Es difícil entonces definir un patrón de los cambios en la cantidad anual de precipitación y cómo afectarán a las especies. Es quizás aún más difícil incluir medidas de la distribución temporal de las lluvias, las cuales pueden ser muy importantes para las especies adaptadas a la estacionalidad. La importancia biológica de los patrones de



precipitación en los trópicos fue notada hace mucho tiempo por Alexander von Humboldt, el gran naturalista y explorador alemán que viajó extensamente por América Latina a principios del siglo XIX. Humboldt observó que aunque el clima de los trópicos parece más estable que el de las zonas templadas por la falta de invierno, la estacionalidad de precipitación en los trópicos es muy importante. Por ejemplo, propuso que la sequía anual en Amazonía causa grandes migraciones de aves. Más tarde, hacia la mitad del siglo XX, el biólogo evolutivo y genetista Theodosius Dobzhansky argumentó que el agua es el factor limitante para la vida tropical, si bien es reconocido que la disponibilidad lumínica es también muy importante en las zonas de selvas perennifolias.

No obstante los pocos estudios disponibles sobre el efecto de los cambios en la disponibilidad hídrica en las interacciones de especies tropicales, la información existente subraya su importancia. Uno de los ejemplos más prominentes argumenta que los cambios hidrológicos son responsables del aumento en la infección por el hongo quítrido que ha devastado a los anfibios. Las extinciones recientes de sapos arlequín del género *Atelopus* spp. se atribuyen a una combinación fatal del hongo y el cambio climático antropogénico. El hongo quítrido (*Batrachochytrium dendrobatidis*) fue descubierto en el año 1993 como un patógeno de ranas en Australia. Al principio los biólogos pensaron que el hongo podría ser limitado por el calentamiento global porque prospera mejor en condiciones frías que en condiciones

relativamente más calientes. Se dejaba de lado la conexión crucial entre el aumento en la temperatura y la disponibilidad de agua. Un grupo de investigadores notó, ciertamente, que la proporción de días nublados había aumentado en los últimos cuarenta años en los bosques mesófilos de Costa Rica, lo cual implica que la temperatura del día disminuye mientras que la de la noche aumenta. Desafortunadamente, éstas son las condiciones perfectas para el desarrollo del hongo quítrido, lo cual a su vez coincide con la resonada extinción de sapos del bosque mesófilo tropical.

Un ejemplo más del efecto de los cambios en la disponibilidad de agua viene de otro hábitat tropical muy afectado por la precipitación: los bosques secos caducifolios. Estos bosques, antes ampliamente distribuidos por las regiones tropicales, ahora están muy amenazados debido a la facilidad con la cual se convierten, por medio de incendios, en campos de cultivo y ganadería. Este hábitat se caracteriza por una época seca anual muy marcada, una fuerte estacionalidad que afecta a todas las especies y por lo tanto sus interacciones bióticas. En uno de los pocos ejemplos empíricos del efecto posible de los cambios hidrológicos en las especies del bosque seco, se investigó el efecto de la variación de las lluvias en la adecuación de pericos de cabeza lila dentro un bosque caducifolio mexicano, descubriéndose que la cantidad de lluvia de años anteriores estaba correlacionada positivamente con la cantidad de huevos que ponen las aves y las tasas de éxito de las crías. Estos efectos probablemente están mediados por la mayor disponibi-





lidad de frutos de los que se alimentan los pericos después de años más húmedos. Así, la cantidad de lluvia en el bosque seco caducifolio tiene efectos directos sobre el éxito reproductivo de las plantas y a su vez efectos indirectos sobre el éxito reproductivo de los pericos.

Usar el pasado para entender el futuro

¿Cómo podemos pronosticar los efectos del cambio climático antropogénico sobre las interacciones de las especies? Una estrategia es estudiar el pasado. Durante el transcurso del tiempo geológico de la Tierra han ocurrido muchos cambios del clima que tuvieron efectos importantes, a veces catastróficos, para las especies del planeta. Usando métodos de la geología es posible explorar posibles correlaciones entre las temperaturas del pasado con patrones en la diversidad de especies antiguas.

Es posible estimar la temperatura de tiempos antiguos mediante la proporción entre los isótopos de oxígeno pesado y ligero que se encuentran en las rocas marinas, ya que las proporciones de isótopos más pesados en las rocas indican temperaturas más frías. Al mismo tiempo es posible usar las rocas para estudiar patrones en la diversidad biológica antigua, es decir, usando el registro fósil. A partir de éste sabemos que la estrategia más común de las especies ante los cambios climáticos no es extinguirse ni adaptarse, sino moverse. Por ejemplo, el registro fósil muestra que los escarabajos se movieron mientras cambiaba el clima en el Cuaternario, mientras que no se nota tanto cambio evolutivo en la morfología ni tanta extinción de estos animales en dicho periodo. Aún más, se pueden inferir cambios en los patrones de interacción de las especies a partir de la composición de fósiles que coinciden en un lugar y un cierto periodo histórico o a partir de evidencia directa. Por ejemplo, se deduce que la herbivoría foliar causada por insectos aumenta con la temperatura porque se ve más daño debido a insectos en hojas fosilizadas en épocas más calientes.

No obstante, existen dos retos importantes en el uso del registro fósil para entender los efectos históricos de los cambios del clima en las interacciones. El primero es que el registro fósil raramente recoge una interacción en proceso, o sea, la presencia de dos organismos interactuantes en el mismo fósil; además existe el sesgo que genera el registro fósil sobre las inferencias de posibles interacciones bióticas debido a la fosilización diferencial, en la que unas especies fosilizan mejor que otras, lo cual puede generar inferencias equívocas en cuanto a la coincidencia temporal.



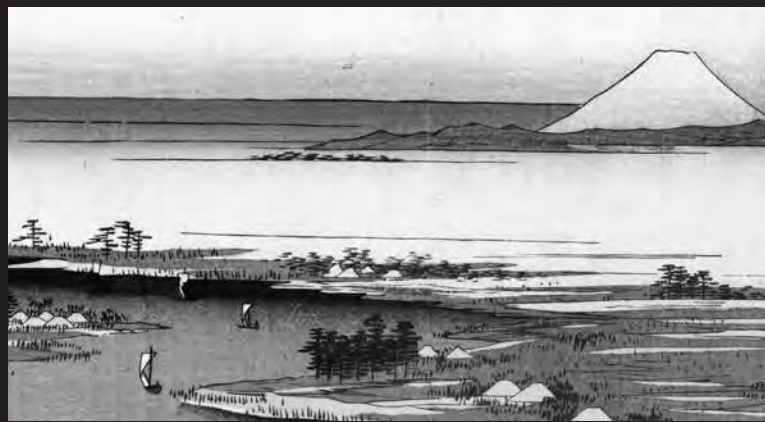
Por ejemplo, aunque es razonable suponer que las hormigas hubieran podido ser dispersores importantes de semillas desde el periodo Terciario debido a la coincidencia temporal de ambos grupos, la evidencia de tal proceso de dispersión en el registro fósil es desproporcionadamente escasa. El segundo reto específicamente relacionado con los trópicos es el magro registro fósil de especies tropicales. Este problema se debe en parte a procesos biogeoquímicos típicos de los trópicos, incluyendo las rápidas tasas de descomposición de la materia orgánica y el mayor desgaste de las rocas. Por otra parte está el sesgo de muestreo: es más difícil de excavar y por lo tanto examinar el registro fósil tropical, lo que simplemente redundaría en que es menos estudiado que el de las zonas templadas.

A pesar de las limitaciones del registro fósil, existen otras estrategias para estudiar las relaciones entre el clima y la biodiversidad del pasado. Una de ellas es el estudio de las relaciones filogenéticas entre especies o poblaciones en combinación con relojes moleculares. Este método implica investigar cambios comparativos en las secuencias genéticas entre organismos para estimar la cantidad de divergencia. El reloj molecular supone que los cambios en las secuencias de ADN se acumulan a una tasa definida, lo cual permite estimar el tiempo de eventos de divergencia entre especies o poblaciones. Ya que los métodos recientes permiten calibrar la tasa de divergencia con fechas conocidas de fósiles de algún grupo particular, se pueden correlacionar los eventos de divergencia con cambios climáticos bien establecidos en el tiempo geológico. Otra estrategia es correlacionar la distribución actual de una especie con las condiciones climáticas actuales para modelar la distribución histórica o futura de la especie predicha por su nicho climático.

Una vez esbozadas las estrategias, pasemos ahora a analizar el uso de las mismas para entender los posibles efectos del cambio climático antropogénico sobre una clase de interacción de especies, la cual ha sido históricamente menos estudiada y que es muy importante para la ecología de las regiones tropicales: el mutualismo.

Mutualismo y cambio climático

El mutualismo es una interacción de dos especies o gremios de especies en donde los diferentes interactuantes se benefician de la interacción. El aprovechamiento de un mutualismo dado varía con el contexto ambiental abiótico y biótico. De hecho, cierta interacción puede ser desde muy ventajosa —en términos de adecuación para las especies involucradas— o tener consecuencias de beneficio intermedio o, incluso, los beneficios llegan a desaparecer completamente. Este gradiente de resultados puede variar geográficamente dependiendo de cuáles especies se hallan en una localidad dada en el área de distribución de los mutua-



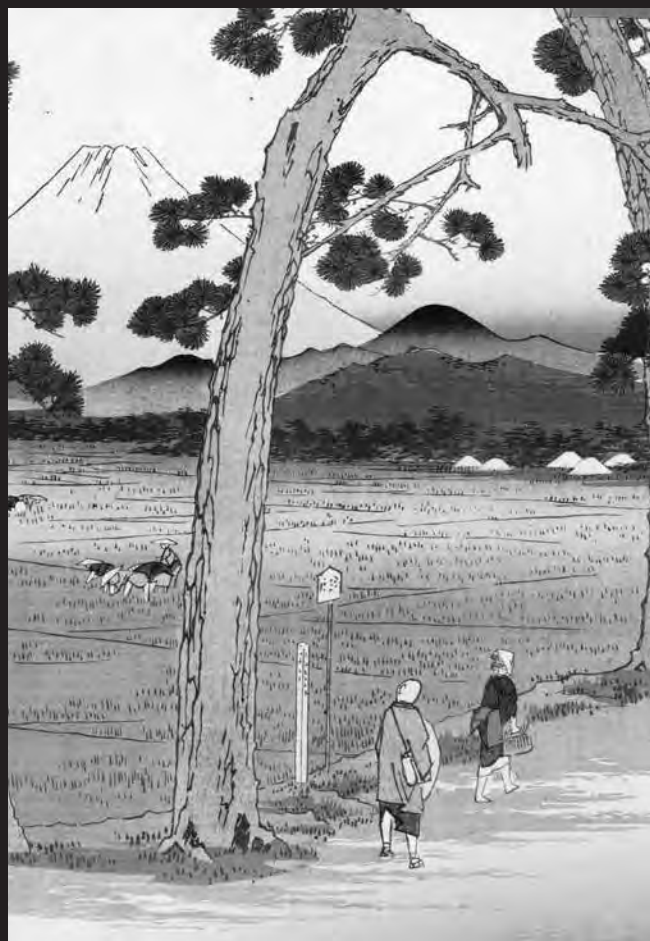
listas (ya que diferentes especies ofrecen servicios mutualistas de diferentes calidades), además de cuáles rasgos morfológicos o ecológicos presentan las poblaciones locales de cada interactuante en esa ubicación particular. Dicha variación geográfica también tiene efectos importantes sobre la evolución de cada especie mutualista, un fenómeno conocido como “el mosaico geográfico de la coevolución”.

La fuerza de los efectos del cambio climático antropogénico sobre los mutualismos dependerá tanto de la facilidad y rapidez con la que las diferentes especies mutualistas se dispersan, como del grado en que una especie depende de otra u otras para su supervivencia y desempeño. Por ejemplo, algunos de los mutualismos son obligatorios, es decir, ninguna especie puede sobrevivir sin la otra. Para este tipo de mutualismo el cambio climático antropogénico puede tener efectos especialmente fuertes porque las condiciones del nicho ecológico al que se han desplazado tienen que ser apropiadas para ambos interactuantes. Cuando la manera más eficaz de reaccionar a los cambios del clima es mover-



se a otro lugar donde las condiciones son adecuadas, la manera en que cambiará un mutualismo obligatorio dependerá de la facilidad con la que ambas especies se dispersen a otro lugar. En este contexto es notable que una clase importante de mutualismos es la dispersión de semillas, sobre todo la dispersión de semillas por animales que comen frutos y así mueven las semillas lejos de la planta progenitora. Este es un servicio del dispersor mutualista, que disminuye el riesgo de mortalidad por enemigos naturales especializados en el consumo de las semillas que se concentran en el área ubicada bajo la copa de la planta progenitora (la cual provee frutos como recompensa al dispersor) y que también determina cuánto y dónde tales plantas se pueden mover. Así resulta que el mutualismo puede definir el potencial de que las plantas y sus dispersores respondan a los cambios climáticos.

Consideremos como ejemplo los posibles efectos del cambio climático sobre un mutualismo tropical famoso: los árboles de higo o higueras (*Ficus* spp., Moraceae) y sus dispersores y polinizadores. Los árboles de este género tienen una distribución pantropical y son importantes por su abundancia y su fructificación masiva, que además ocurre en varios periodos del año. Así, los árboles de higo operan como especies clave para animales frugívoros en bosques tropicales, manteniendo muchas especies de aves y monos que comen sus frutos y dispersan sus semillas. Al mismo tiempo, las flores de las higueras involucran otro mutualismo obligatorio: sus flores son polinizadas por avispas específicas (familia Agaonidae) que ponen sus huevos en los higos y transfieren el polen entre las flores. Cuando nacen las larvas se alimentan de algunas de las semillas del higo. Por medio de este mecanismo obligatorio de polinización, la respuesta de las higueras al cambio climático dependerá



también de la respuesta de sus avispas polinizadoras y viceversa. Dado que las higueras en buena medida sustentan las poblaciones de una gama de frugívoros en algunos bosques tropicales, el futuro de los frugívoros a su vez dependerá de las avispas de higo (y viceversa).

Existe otro mutualismo similar al de la higuera y la avispa, pero que ocurre en zonas templadas en el sureste de los Estados Unidos: las plantas de yuca o izotes y sus polillas polinizadoras especializadas. Muy parecidas a las avispas de higo, las larvas de estas polillas también se alimentan de las semillas de las yucas. Los investigadores usaron métodos filogenéticos para investigar la historia ecológica de la interacción y cómo ésta respondió a los cambios del clima, examinando si las parejas de especies de planta y la polilla se dispersaron juntas y si tuvieron la misma historia demográfica. Los resultados mostraron que los mutualistas se expandieron juntos durante la última glaciación, hace aproximadamente doce mil años. Los autores de esta investigación proponen que el patrón congruente se debe al carácter obligatorio de la interacción. Aunque este estudio sugiere que podríamos entender la historia de muchas interacciones mediante el estudio de las filogenias, un problema es que los relojes moleculares son imprecisos, en particular en el caso de linajes de organismos que no tienen muchos fósiles para calibrar el reloj, lo cual desafortunadamente significa que son imprecisos para numerosos linajes tropicales.

Mutualismos planta-hormiga

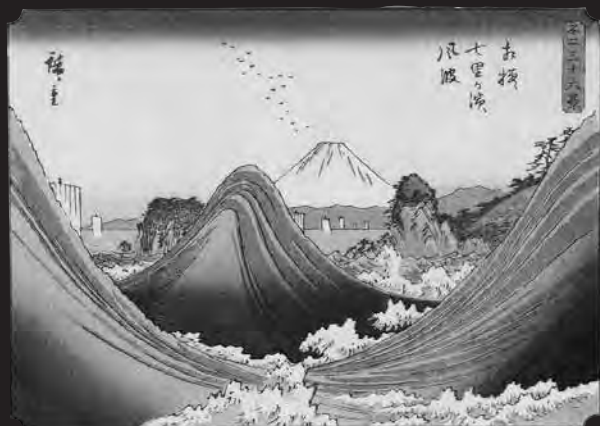
Una clase de mutualismo que pertenece solamente a las regiones tropicales es la de mutualismo obligatorio entre plantas y hormigas, también conocido como mirmecofilia.

Es simbiótico ya que la colonia de hormigas vive dentro de los tejidos de la planta hospedera. Así, la planta y la co-



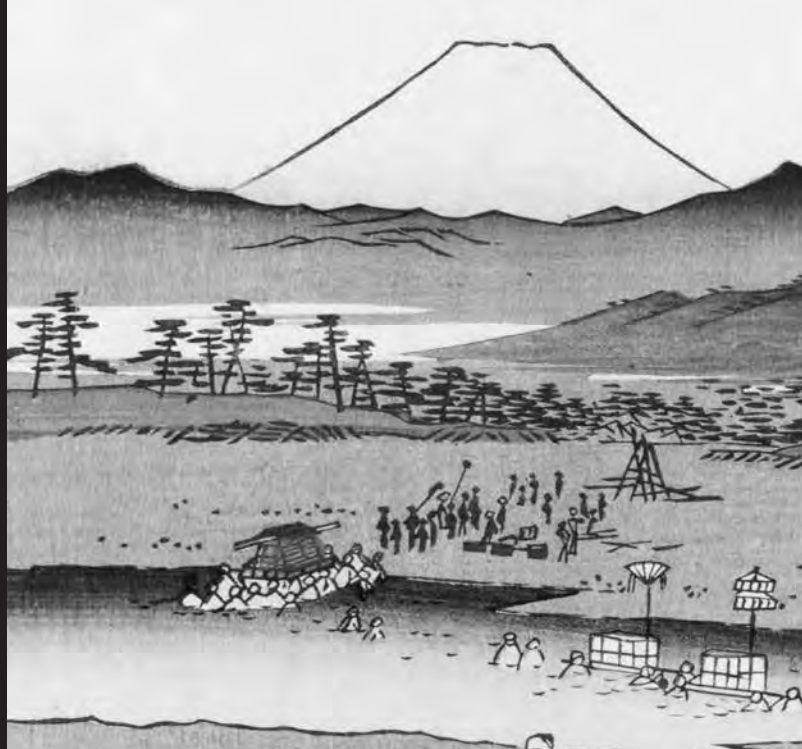
lonia de hormigas viven en proximidad a lo largo de la vida de una o de ambas. La planta provee a las hormigas el espacio (lugar físico) para vivir y alimento, y las hormigas (en particular la casta de las obreras) defienden a la planta contra los herbívoros. De esta manera, los rasgos mutualistas de la planta son el tipo y la cantidad de espacio, y el alimento que provee; los de las hormigas son la cantidad de obreras en la colonia y su conducta defensiva. Una colonia de hormigas consiste en por lo menos una reina que produce los huevos de las hormigas obreras y las reproductivas (machos y hembras). Cuando alcanzan la madurez, las hormigas reproductivas salen de la planta hospedera para aparearse con las reproductivas de otras colonias. Los machos se mueren un poco después y las hembras buscan una nueva planta hospedera para fundar otra colonia.

Lo anterior permite ver que el cambio climático podría afectar la mirmecofilia indirectamente al cambiar la distribución del nicho fundamental de los interactuantes o directamente al cambiar los rasgos de las especies mutualistas. Es conocido que los cambios históricos en el clima han afectado la distribución de los bosques tropicales donde la mirmecofilia es prevalente. Los cambios en la distribución del hábitat afectan la biogeografía de las especies y



también pueden tener efecto en los rasgos de los mutualistas y con ello en las consecuencias de la interacción. Se ha documentado un caso de esto en el mutualismo entre *Leonardoxa africana* y dos especies de hormigas simbióticas en África. Hacia el final del último máximo glacial, hace doce mil años, los bosques húmedos donde se despliega este mutualismo mirmecófilo se expandieron hacia el sur. Las plantas y hormigas también expandieron su distribución y esta historia es visible en la diversidad genética de la planta y de las hormigas: las especies muestran más diversidad genética en la parte norte de la distribución que en la del sur, lo cual implica que las poblaciones son más antiguas en el norte. Al mismo tiempo, las hormigas muestran un gradiente de rasgos fenotípicos: las del norte son más competitivas, pero las del sur son mejores para dispersarse y producen más hembras reproductivas que también son más grandes. Este último rasgo está correlacionado con el de producir menos obreras, resultando así que las colonias del sur son peores defensoras de sus plantas mirmecófitas. Tal pérdida de beneficios en el sur podría desestabilizar el mutualismo en tiempo evolutivo, salvo que el tiempo de generación de las plantas sea mucho más largo que el de las hormigas. Además, a pesar del gradiente en los rasgos de las hormigas, las plantas mirmecófitas no muestran ningún cambio en sus rasgos hacia el sur. Con el tiempo, las hormigas del norte pueden reemplazar a las del sur por ser más competitivas, estabilizando así el mutualismo sin requerir que cambien los rasgos de las plantas.

Recientemente se ha documentado otra manera en que el clima puede afectar los rasgos de los mutualistas en mirmecofilias directamente, como lo ejemplifica un caso de este mutualismo en los bosques secos caducifolios de América Latina. El árbol *Cordia alliodora* (familia Boraginaceae) se distribuye desde México hasta Argentina y está asociado



con hormigas simbióticas y defensoras del género *Azteca* a lo largo de su distribución. De manera importante, este mutualismo involucra tres interactuantes: el árbol, las hormigas y un grupo de insectos chupadores de savia tipo escama (coccoideos, del orden Hemiptera). El árbol no provee alimento directamente las hormigas, sino indirectamente, por medio de los coccoideos. Estos insectos chupan la savia del árbol y excretan una miel rica en azúcar, la cual es cosechada por las hormigas. Se puede modelar este mutualismo como un gran intercambio de carbono: el árbol provee carbono en forma de azúcares para las hormigas por medio de los coccoideos y las hormigas protegen contra herbívoros las hojas de los árboles, que son las fuentes del carbono (figura 1).

A lo largo de la costa del Pacífico, desde México hasta Costa Rica, existe un gradiente latitudinal de precipitación en los bosques secos caducifolios. En Jalisco llueve anualmente casi la mitad de lo que en Guanacaste, Costa Rica (figura 1). En los sitios donde llueve menos, la época seca también es más larga, de modo que la sequía es más estresante para los árboles en México que en Costa Rica. Un punto clave es que los árboles son caducifolios, por lo que el carbono que producen y almacenan durante la época lluviosa tiene que ser suficiente para crecer, reproducirse, mantener las hormigas y sobrevivir en la época seca subsiguiente. El estrés causado por las sequías más largas se refleja en la menor cantidad de carbono almacenado por los árboles a finales de la época seca en los sitios de menor precipitación, como lo es Jalisco. El costo ecológico de la





herbivoría en las hojas es por tanto comparativamente más alto para los árboles de México porque tienen menos tiempo cada año para producir carbono. Si producen muy poco carbono, los árboles pueden morir de inanición. Aun así, resulta que los árboles de lugares más secos invierten más de su carbono en sus hormigas defensoras para evitar la posibilidad de daño catastrófico por la herbivoría y en consecuencia el riesgo de mortalidad por falta de carbono. Así que el patrón a lo largo de la distribución del sistema es que las colonias de hormigas cuidan un mayor número de coccidoes y defienden mejor a los árboles en sitios con más estrés hídrico, donde llueve poco, comparado con los sitios en donde llueve más.

Dado este escenario, cabe preguntarse: ¿cómo afectará el cambio climático antropogénico este mutualismo? Ya dijimos antes que es difícil saber exactamente cómo cambiará la estacionalidad y la precipitación de estos bosques, pero la evidencia indica que los eventos de precipitación del futuro, incluyendo las sequías, podrían ser más extremos. Todo esto sugiere que este mutualismo se podría fortalecer con el cambio climático antropogénico. Sin embargo, un mutualismo más intenso entre el árbol y sus hormigas podría generar consecuencias importantes, si bien difíciles de definir, para otros organismos de la comunidad ecológica (incluyendo, por ejemplo, las larvas fitófagas de alrededor de 37 especies de mariposas y polillas, las cuales como adultas son polinizadores importantes de muchas plantas, así como de escarabajos que son herbívoros del árbol). Las posibles cascadas de consecuencias de estas alteraciones ecológicas en la comunidad representan un apasionante campo de investigación que merece estudios subsecuentes.

Cambio climático y otras amenazas

El cambio climático es sólo uno de los varios cambios ambientales globales causados por la actividad humana contemporánea, y al interactuar de manera indirecta o en sinergias complejas con la deforestación, las introducciones de especies exóticas, los cambios en los nutrientes del suelo y la defaunación de animales vertebrados e invertebrados, generará efectos muy poco predecibles en la biodiversidad global. Por ejemplo, la red actual de áreas protegidas en Madagascar no permitirá a los carismáticos árboles baobab mo-

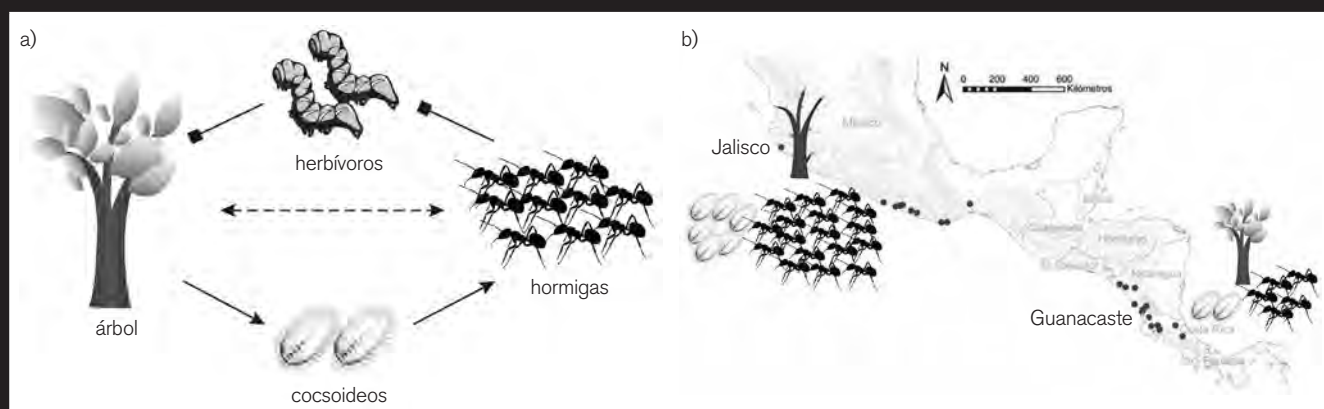


Figura 1. a) Un mutualismo entre tres especies (el árbol, los coccidoes y las hormigas) sirve para alimentar las hormigas para que defiendan los árboles contra herbivoría de las hojas. Las flechas continuas señalan beneficios directos, las flechas punteadas señalan beneficios indirectos y las flechas cuadradas señalan antagonismos. b) El sistema de mirmecofilia entre *Cordia alliodora* y sus hormigas defensoras Azteca cambia con la cantidad de lluvia y el estrés hídrico a lo largo de América Central. Donde los árboles experimentan más estrés hídrico invierten más carbono en los coccidoes chupadores para obtener más hormigas defensoras que disminuyen el riesgo de inanición que los árboles sufrirían tras eventos catastróficos de herbivoría. Los puntos negros señalan los lugares de muestreo en la comparación geográfica.

verse en concierto con los cambios del clima, como hubiera podido ocurrir sin los niveles actuales de deforestación. Es indudable que esto tendrá consecuencias complejas sobre la red de especies mutualistas y antagonistas de estos árboles pero, nuevamente, nuestra capacidad de predecir los detalles relevantes es aún muy limitada.

Por otra parte, todavía carecemos de la investigación necesaria que conecte los múltiples servicios derivados del ecosistema que los humanos necesitamos para sobrevivir

(agua, alimento, madera, regulación del clima, etcétera) con la biodiversidad en general y las interacciones de especies en particular. Enfatizamos que esta investigación, si bien importante en todos los biomas, será particularmente esencial en los trópicos, donde existe la mayoría de la biodiversidad planetaria. Valorar la importancia de tales estudios y la difusión de los resultados de los mismos serán aspectos adyuvantes de cara a los desafíos que nos presenta el antropoceno. 🌍



Elizabeth G. Pringle

University of Michigan,

Rodolfo Dirzo

Stanford University,
Estados Unidos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Blatrix, Rumsais, Doyle McKey y Céline Born. 2013. "Consequences of past climate change for species engaged in obligatory interactions", en *Comptes Rendus Geoscience*, vol. 345, núm. 7-8, pp. 306-315.

Dirzo, Rodolfo, *et al.* 2014. "Defaunation in the Anthropocene", en *Science*, vol. 345, núm. 6195, pp. 401-406.

Kiers, E. Toby, *et al.* 2010. "Mutualisms in a changing world: an evolutionary perspective", en *Ecology Letters*, vol. 13, núm. 12, pp. 1459-1474.

Léotard, Guillaume, *et al.* 2009. "Range expansion drives dispersal evolution in an equatorial three-species symbiosis", en *PLOS ONE*, núm. 4, pp. 1-11.

Pounds, J. Alan, *et al.* 2006. "Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming", en *Nature*, núm. 439, pp. 161-167.

Pringle, Elizabeth G., *et al.* 2013. "Water stress strengthens mutualism among ants, trees and scale insects", en *PLOS Biology*, núm. 11, pp. e1001705.

Renton, Katherine y Alejandro Salinas-Melgoza. 2004. "Climatic variability, nest predation, and reproductive output of lilac-crowned parrots (*Amazona finschi*) in tropical dry forest of western Mexico", en *The Auk*, vol. 121, núm. 4, pp. 1214-1225.

Sinervo, Barry, *et al.* 2010. "Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches", en *Science*, vol. 328, núm. 5980, pp. 894-899.

Smith, Christopher I., *et al.* 2011. "Comparative phylogeography of a coevolved community: concerted popula-

tion expansions in Joshua trees and four yucca moths", en *PLOS ONE*, vol. 6, núm. 10, pp. e25628.

Tylianakis, Jason M., *et al.* 2008. "Global change and species interactions in terrestrial ecosystems", en *Ecology Letters*, vol. 11, núm. 12, pp. 1351-1363.

IMÁGENES

Utagawa Hiroshige: pp. 4-5: *Kai inumetōge*; p. 6: *Kai inume tōge*; *Tōto meguro chiyogasaki*; *Musashi noge yokohama*; p. 7: *Kai ōtsukinohara*; p. 8: *Tōto ochanomizu*; p. 9: *Hakone no kosui*; Shimōsa koganehara; *Toto meguro yūhigaoka*; p. 10: *Musashi tamagawa*; p. 11: *Ōedo shichū tanabata matsuri*; *Tōto aoyama*; *Kōnodai tonegawa*; p. 12: *Musashi tamagawa*; *Tokaido hidari fuji*; p. 13: *Zōshigaya fujimi chaya*; *Sagami shichirigahama fūha*; pp. 14-15: *Sun'en ōigawa*, 1852-1858; p. 14: *Sagami ōyama raigōdani*.

EFFECTS OF ANTHROPOGENIC CLIMATE CHANGE ON MUTUALIST INTERACTIONS AMONG TROPICAL SPECIES

Palabras clave. Bosque seco caducifolio, calentamiento global, estacionalidad de precipitación, mutualismo, nicho ecológico.

Key words. Dry deciduous forest, global warming, seasonality of precipitation, mutualism, ecological niche.

Resumen. El cambio climático antropogénico es una de las amenazas más graves de nuestros tiempos. Es cuestionable que las especies estarán directamente muy afectadas no solamente por cambios de temperatura, sino también por cambios bióticos en sus redes de interacciones ecológicas. En este artículo revisamos cómo estos cambios ecológicos pueden afectar las especies tropicales, sobre todo en los países tropicales y megadiversos de América Latina.

Abstract. Anthropogenic climate change is one of the most serious threats of our time. It is undisputable that species will suffer severe direct effects, not only due to temperature change, but also due to biotic changes in their networks of ecological interactions. In this article we discuss how such ecological changes may affect tropical species, in particular in the tropical and mega-diverse countries of Latin America.

Elizabeth Pringle estudió ciencias ambientales y políticas públicas en la Universidad de Harvard y su doctorado en biología en la Universidad de Stanford. Se interesa en la ecología evolutiva de las interacciones de las especies, incluyendo plantas, animales y microbios. Actualmente es investigadora en la Universidad de Michigan.

Rodolfo Dirzo estudió biología en la Universidad Autónoma de Morelos; la maestría y el doctorado en la Universidad de Gales, estudió la ecología evolutiva de la relación entre plantas y animales. Ha sido investigador en la Universidad Nacional Autónoma de México en los institutos de Biología y Ecología y fue director de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Actualmente es profesor en el Departamento de Biología de la Universidad de Stanford.

Recibido el 8 de marzo de 2016; aceptado 20 de abril de 2016.