

Bosques de pino contorta (*Pinus contorta*) afectados por escarabajos de corteza (*Dendroctonus ponderosae*) en el Parque Nacional de las Montañas Rocosas, estado de Colorado, Estados Unidos.
Foto Quinn Dombrowski



Lucas A Garibaldi

Sede Andina, Universidad Nacional de Río Negro

Juan Paritsis

Laboratorio Ecotono, Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente, Universidad Nacional del Comahue-Conicet

Cambio climático e insectos herbívoros

Los insectos y las plantas ocupan un lugar central en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres. Los insectos conforman la mayoría de las especies de animales del planeta, y ascienden aproximadamente a la mitad de todas las especies conocidas de seres vivos, incluidas las plantas y los microorganismos. Las plantas, por su lado, aunque menos diversas, representan en peso la mayor cantidad de la biomasa viva de la Tierra.

Aproximadamente la mitad de las especies de insectos dependen de tejidos vegetales vivos para su supervivencia, y en los ecosistemas silvestres consumen en promedio alrededor del 10% de la producción anual de biomasa vegetal, proporción que es mucho más alta en los ambientes agrícolas, a pesar del uso de plaguicidas y de otras medidas habituales de control. Sin embargo, esos valores medios ocultan grandes variaciones, tanto entre sitios como entre años, y lo mismo en ambientes silvestres que en agrícolas.

¿Por qué en algunos sitios prácticamente no hay insectos herbívoros mientras que en otros son extremadamente abundantes? ¿Por qué en algunos años hay plagas

que destruyen íntegramente las cosechas, o consumen todas las hojas de bosques, mientras que en otros años, en los mismos sitios, esas plagas están ausentes? ¿Afecta el cambio climático global la actividad de esos organismos? ¿Cómo lo hace?

El clima cambia

Si bien la composición de la atmósfera ha variado desde los orígenes mismos de la Tierra —lo mismo que la disposición de los continentes, la extensión de los mares y hasta la propia órbita del planeta alrededor del Sol—, en una escala temporal más corta, desde mediados del siglo XIX se viene constatando un incremento en la atmósfera de gases causantes del llamado efecto invernadero, en especial, dióxido de carbono (CO_2) y metano (CH_4), asociados con el aumento de ciertas actividades humanas. En el ámbito científico, la opinión mayoritaria actual es que lo anterior constituye una de las causas principales del aumento de la temperatura media que se viene registrando en todo el

¿DE QUÉ SE TRATA?

El aumento de la temperatura del planeta asociado con el cambio climático global afecta a los insectos que se alimentan de plantas en los bosques de todo el mundo, entre ellos los andino-patagónicos, pero hay diferencias entre las regiones templadas y los trópicos.



Daño causado por un insecto minador no identificado y ausente de la foto en una hoja de lenga (*Nothofagus pumilio*) de unos 2,3cm, dentro de la que vivió y se alimentó. El color oscuro en la parte deteriorada de la hoja indica las heces del insecto; el claro, la cutícula de la hoja que este no consume. Foto EJ Chaneton

planeta, el cual, durante el último siglo, alcanzó alrededor de un grado Celsius (sobre este tema, véase CIENCIA HOY, 21, 125, octubre-noviembre de 2011).

Los animales no podrían vivir en la Tierra sin plantas, pues estas son la fuente primaria del oxígeno de la atmósfera que ellos respiran y la base de su cadena alimentaria. La cantidad de biomasa vegetal que comen los herbívoros en determinado lapso se llama *herbivoría*. Es el resultado de la interacción entre animales y plantas, y por lo tanto también depende de los factores que los afectan, entre ellos, el clima. Los estudios han revelado que la temperatura es el factor climático que más influye en los insectos herbívoros.

Debido a su corto ciclo de vida y a la movilidad que les confiere gran capacidad de dispersión, los insectos suelen reaccionar más rápidamente que las plantas que los hospedan ante cambios del clima, algo especialmente notorio en el caso de especies longevas como los árboles. Pero aun estos reaccionan ante cambios climáticos; por ejemplo, modifican los sistemas que los defienden de ser comidos por herbívoros, como las señales químicas por las que atraen a los enemigos naturales de los insectos que los consumen, entre otros, insectos depredadores y arañas.

Insectos, plantas y temperatura

Los insectos son *ectotermos*: no regulan su temperatura corporal de manera interna, como lo hacen los mamíferos y las aves, sino que están a merced de la temperatura

de su entorno, igual que los reptiles. Por regla general, temperaturas más altas aceleran su desarrollo y los llevan a envejecer más rápido, además de incrementar su *tasa metabólica*, es decir, requieren más energía proporcionada por alimentos. En pocas palabras, con mayores temperaturas los insectos comen más y eso repercute sobre las plantas que consumen.

Los insectos mantienen de diversas maneras su temperatura interna en el rango adecuado para sobrevivir. Muchos migran, con lo que evitan el invierno; otros se refugian en lugares protegidos de temperaturas extremas, y algunos utilizan el calor liberado por los mús-



Larvas jóvenes de lepidópteros de la especie *Ormiscodes amphimone* alimentándose de hojas de lenga. Cada larva mide aproximadamente 1cm. Foto J Paritsis

culos de sus alas para elevar su temperatura corporal. En las plantas, en cambio, la incapacidad de regular su temperatura internamente lleva sobre todo a respuestas fisiológicas y no de comportamiento, por ejemplo, con temperaturas elevadas muchas plantas abren sus estomas para favorecer la evaporación de agua y así enfriarse.

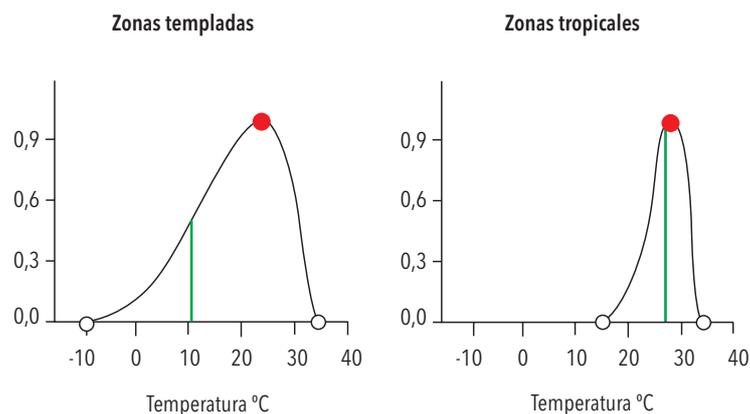
Vivir en zonas templadas o en los trópicos

Muchas plantas que toleran sequías prolongadas crecen más si se las riega regularmente. De la misma manera, muchos insectos que pueden tolerar el frío de zonas templadas se benefician ante aumentos de la temperatura media ambiental. Esta, en las zonas que hoy llamamos templadas, es inferior a la óptima para los insectos, los cuales, en cambio, encuentran en los trópicos temperaturas más cercanas a las óptimas para sus procesos fisiológicos, como lo muestra el gráfico. En consecuencia, los cambios de temperatura media en zonas tropicales –tanto aumentos como disminuciones– perjudican a las poblaciones de insectos porque las sacan de su rango ideal de temperatura, mientras que mayor calor en zonas templadas los puede beneficiar porque los acerca a ese rango. De todos modos, existe gran heterogeneidad de ambientes y temperaturas tanto en zonas tropicales como templadas, al punto que estos patrones generales conocen excepciones, por ejemplo, en altiplanos y montañas relativamente cercanas al ecuador.

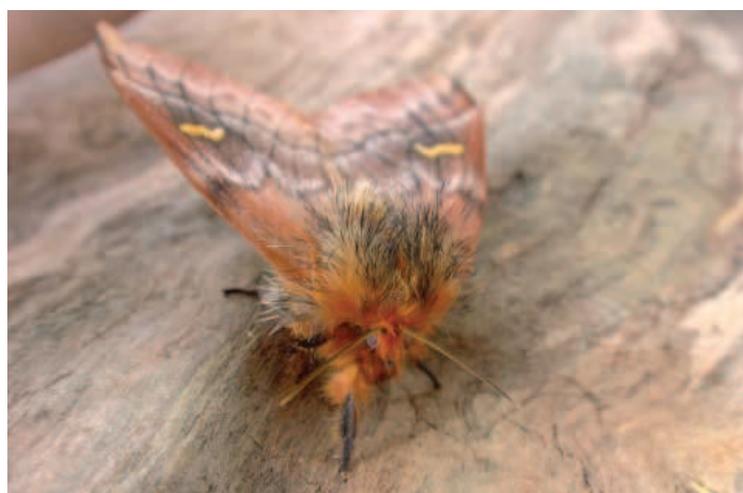
Del laboratorio al campo

Para comprender los efectos del clima sobre los insectos fitófagos, es necesario complementar los estudios de laboratorio de los procesos ecológicos con experimentos de campo. Si bien los primeros permiten, entre otras cosas, constatar las respuestas de los insectos a los cambios de temperatura, no despejan la incertidumbre sobre el comportamiento de sus poblaciones en el ambiente natural, ya que allí interviene un gran número de factores que resulta difícil de manejar en el laboratorio.

Entre esos factores están las interacciones de los insectos con otros organismos, algo que resulta sumamente complejo de evaluar. Por ejemplo, un estudio sobre la mortalidad de insectos herbívoros causada por parasitoides (parásitos que terminan matando al hospedante) en áreas ubicadas entre Canadá y Brasil concluyó que cuanto más varía la temperatura, menor es el ataque de los parasitoides. Dado que el cambio climático global genera mayores extremos y una mayor incertidumbre climática, se puede esperar que disminuya el ataque a insectos por parasitoides, y por ende aumente la herbivoría.



Efecto de la temperatura media ambiental sobre el crecimiento de poblaciones de insectos en zonas templadas y tropicales. La curva indica ese crecimiento, para cada zona, en una escala relativa de 0 a 1: cero significa que las poblaciones de insectos no crecen pues no generan descendencia; uno, que su crecimiento es máximo. La línea verde marca la temperatura media de la zona, y el punto más alto de cada curva, marcado en rojo, indica la temperatura óptima para los insectos, es decir, aquella que da lugar al máximo crecimiento poblacional. Los datos provienen de experimentos de laboratorio. El gráfico fue adaptado de Deutsch CA et al., 'Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude', *Proceedings of the National Academy of Science* [de los Estados Unidos], 105: 6668-6672, 2008.



El lepidóptero *Ormiscodes amphimone*, defoliador de la lenga patagónica. Larvas en estado avanzado (miden unos 5,5cm) y adulta hembra (envergadura alar de unos 6cm). Foto J Paritsis

Los efectos positivos sobre el crecimiento de las poblaciones de insectos que resultan en laboratorio de aumentar la temperatura media están también presentes en el entorno natural. Además, mayores temperaturas podrían promover una mayor supervivencia de los insectos, debido a que su desarrollo más rápido los hace cumplir su ciclo de vida en menos tiempo, con la consecuencia de que resultan menos expuestos a ataques de depredadores y parasitoides. Pero una mayor temperatura media en invierno, cuando muchos insectos disminuyen el ritmo de sus reacciones fisiológicas (técnicamente, entran en *diapausa*), podría tener efectos negativos. Por ejemplo, podría derretir la nieve del suelo y privarlos de la protección que les brinda de temperaturas extremas.

Además, un acelerado fin de la diapausa causado por mayores temperaturas ambientales podría desfasar los ciclos de vida de insectos y plantas. Así, en bosques de caducifolios —entre ellos los andino-patagónicos, con especies de hojas caedizas del género *Nothofagus* como lenga, ñire y raulí— podría suceder que los insectos volviesen a la actividad antes de la aparición de hojas y que se encontraran en ese momento sin alimento, dado que la mayoría consume una o unas pocas especies de plantas.

Numerosos insectos herbívoros, incluyendo a casi la mitad de los que se alimentan de cultivos de importancia económica, consumen tejidos vegetales en desa-



Una larva de unos 1,8cm sobre una hoja de lenga (*Nothofagus pumilio*). Su color verde es el resultado de alimentarse de hojas y la protege por camuflaje del ataque por predadores. Foto J Karlanian

rollo que solo están disponibles por poco tiempo. Esa especialización implica que son muy susceptibles a las modificaciones del clima. La importancia relativa de los diversos efectos determina, en última instancia, las consecuencias netas de los cambios de temperatura media en las poblaciones de insectos y en la herbivoría.

EVIDENCIAS DEL PASADO

¿Hay manera de obtener evidencias que se extiendan por décadas, o mejor aún por siglos, acerca de las respuestas de poblaciones de insectos a cambios del clima? ¿Existen rastros dejados por insectos a lo largo de tales lapsos que pueden ser hallados en la actualidad? Los autores han podido trabajar con esa clase de rastros en sus estudios patagónicos. Las explosiones poblacionales de ciertas especies de insectos comedores de hojas dejan signos en los anillos anuales de crecimiento de los árboles que defolían. Esos signos se pueden usar para reconstruir la historia de las defoliaciones, las que a su vez indican altas densidades de poblaciones de insectos. Ambos hechos se pueden comparar con registros climáticos. El método se ha usado para reconstruir la historia de defoliaciones en bosques de lenga (*Nothofagus pumilio*) acaciales en la Patagonia argentina, causadas por orugas de un lepidóptero del género *Ormiscodes*.

En su estadio larval esos insectos se alimentan de hojas, con preferencia de lenga, y llegan a defoliar completamente a los árboles atacados. Llegadas al estadio adulto, las polillas se reproducen y depositan sus huevos en grupo alrededor de ramas finas, como punto de partida de la siguiente generación. Los estudios indican que si bien las defoliaciones causadas por dichos insectos fueron un fenómeno recurrente en los mencionados bosques, en la Patagonia sur la frecuencia de las defoliaciones aumentó a partir de mediados de la década de 1970. El aumento coincide con el calentamiento climático documentado para la región a partir del mismo momento.

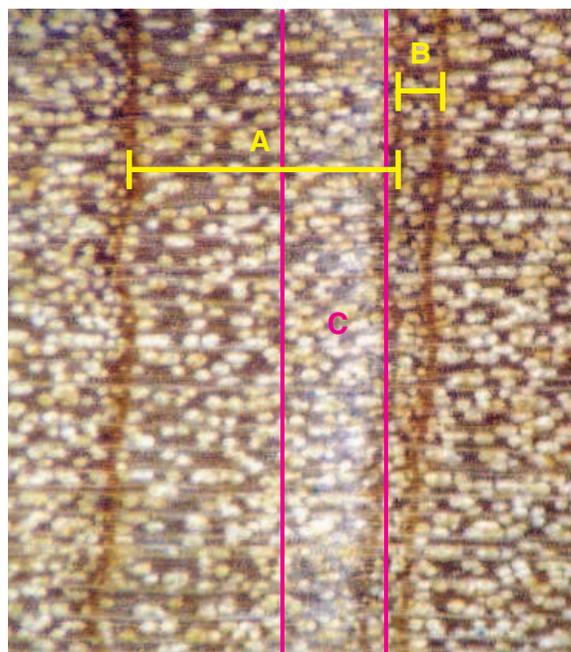


Imagen ampliada de anillos de crecimiento de lenga (A y B; miden entre 0,25 y 1,5mm de ancho) que muestran típicos signos de defoliación masiva causada por el lepidóptero *Ormiscodes amphimone*: leño claro (C) seguido por un anillo reducido (B). Foto J Paritsis

Espacio, tiempo y complejidad

El incremento de temperatura ya ha empezado a generar respuestas en varias especies de insectos herbívoros de muchas partes del planeta. Son respuestas variadas, que van desde cambios de su área de distribución hasta incrementos de la densidad poblacional. Por ejemplo, los enormes aumentos poblacionales de escarabajos de corteza (*Dendroctonus* spp.), que habitan millones de hectáreas en Norteamérica, han sido asociados con años más cálidos que lo normal, cuyo efecto es acelerar el ciclo de vida de esos insectos y permitirles producir varias generaciones en la misma estación. Las sequías recurrentes, también vinculadas con el cambio climático global, debilitan las defensas naturales de los árboles y los tornan más susceptibles al ataque por escarabajos.

En sentido contrario, las defoliaciones causadas cada ocho a nueve años por la polilla del alerce (*Zeiraphera diniana*) en los Alpes europeos dejaron de ocurrir desde aproximadamente 1980. Se cree que el aumento de la temperatura media produjo una asincronía entre la aparición del follaje en los alerces (*Larix decidua*) y la eclosión de los huevos de la polilla. Como consecuencia, las larvas mueren por falta de alimento. Las mayores temperaturas también condujeron a un desajuste entre las áreas de distribución de las polillas y de los alerces. Como se advierte, si bien el calentamiento global parece favorecer a muchas especies de insectos herbívoros, no siempre es así.

Las variaciones de las respuestas de los insectos al clima que se observan en el espacio —por las cuales los insectos enfrentan condiciones climáticas muy distintas según los sitios que habitan en la Tierra— pueden extrapolarse al tiempo, y así suponer cómo podrían haber evolucionado distintos ecosistemas en el pasado o predecir cómo lo harán en el futuro.

Es posible realizar esa clase de ejercicios en distintas escalas (por ejemplo, continental, regional o local). Si, como se constata, el número de especies de plantas y de insectos es mayor en los trópicos que en las zonas templadas, podemos suponer que una evolución del clima que lleve a mayores temperaturas medias conducirá también en el largo plazo a un incremento tanto de la herbivoría como del número de especies de plantas y de insectos.

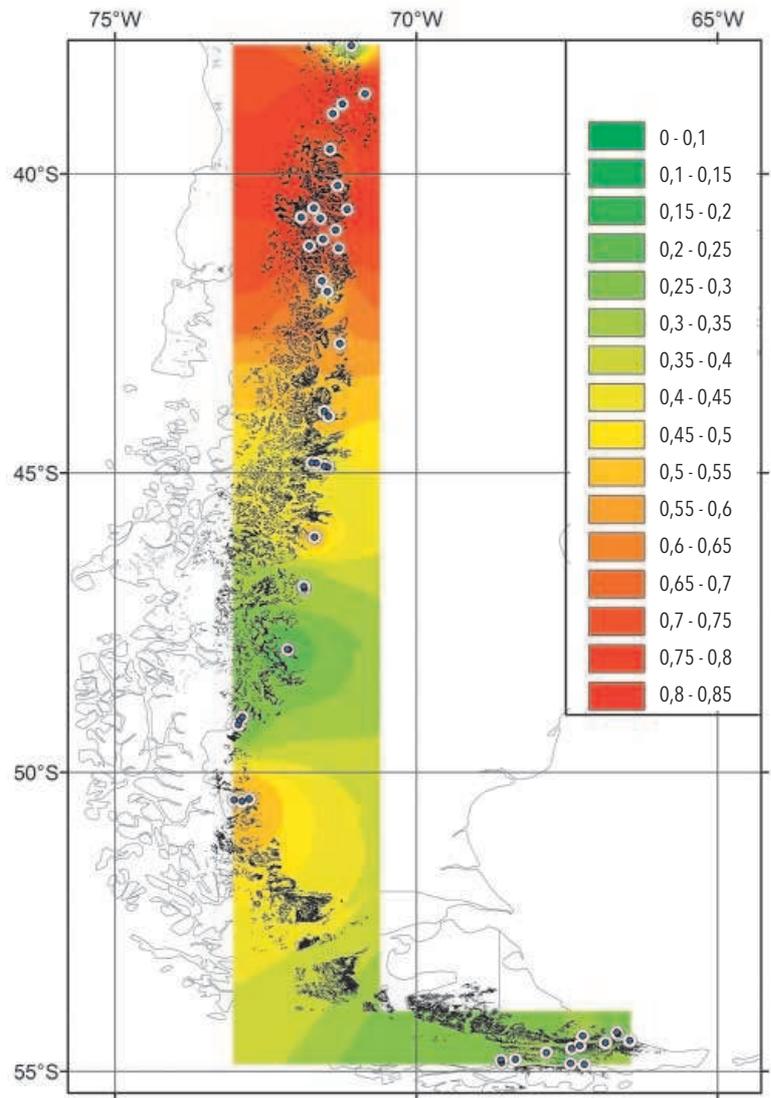
Esta predicción, sin embargo, no necesariamente se cumplirá en todos los casos. Si en los sitios con mayor temperatura también lloviera más, no sabríamos si atribuir los efectos indicados a la temperatura o a la precipitación. A pesar de ello podemos realizar experimentos en el laboratorio en los que sucesivamente hagamos variar un factor y mantengamos fijos los demás, para constatar así el efecto atribuible a cada uno.



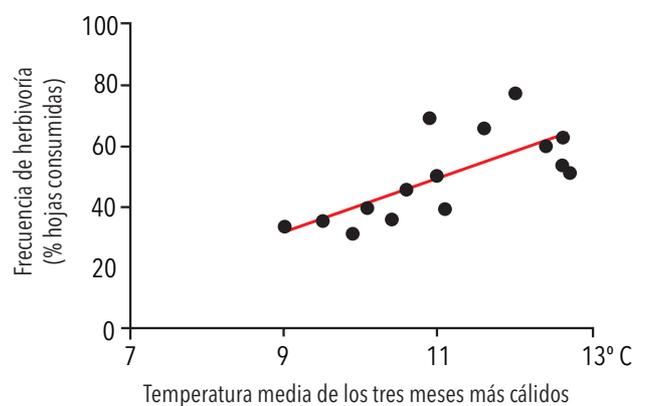
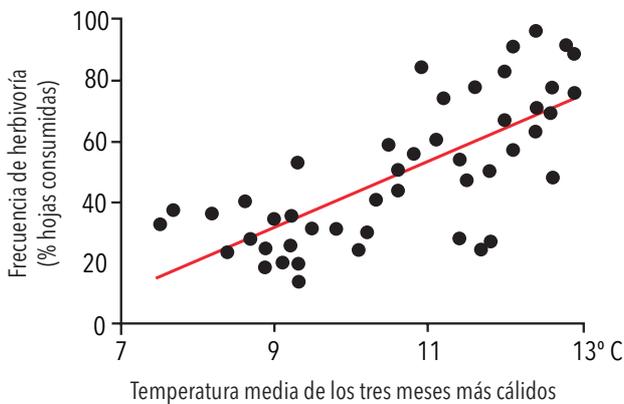
Una garrapata (color rojo) ataca a un gorgojo herbívoro de unos 0,4cm de la familia de los curculiónidos (el insecto negruzco) sobre una hoja de lenga (*Nothofagus pumilio*). Es común que los gorgojos se ubiquen del lado inferior de las hojas, donde es menos probable que los detecten predadores y parásitos, cosa que no sucedió en este caso. Foto M Oleiro

Un examen de los bosques andino-patagónicos de lenga pone de manifiesto que en algunos la herbivoría es prácticamente inexistente, mientras que en otros alcanza al consumo parcial o total de más del 90% de sus hojas. Esa enorme variación espacial, que se produce año tras año, proporciona un marco ideal para el estudio de la incidencia de los factores ambientales sobre el consumo de hojas por insectos.

Las investigaciones que los autores realizamos en esos bosques –que se extienden entre el sur de Tierra del Fuego y el norte de Neuquén– nos llevaron a concluir que en sitios con mayores temperaturas medias, sea por estar a alturas menores en las montañas o en latitudes más bajas, la herbivoría es más elevada. Esa constatación es válida para la herbivoría total y para la originada por cada una de las especies de insectos. En un estudio encontramos que por cada grado centígrado de aumento de la temperatura media a medida que se progresa de sur a norte la proporción de hojas consumidas creció un 11%. En otro estudio constatamos llamativamente que el incremento fue del 9% para los aumentos de temperatura media que se registran a medida que se desciende de altura en las laderas de montañas. A todo efecto práctico, teniendo en cuenta que trabajamos con muestras, podemos tomar ambas cifras como equivalentes.



Herbivoría y latitud. Cada punto corresponde a un bosque estudiado.



Proporción de hojas parcial o totalmente consumidas por insectos herbívoros en bosques andino-patagónicos de lenga según los cambios de temperatura ambiental registrados en distintas latitudes (izquierda) y elevaciones sobre el nivel del mar (derecha). Cada punto corresponde a un bosque y las líneas rojas indican la tendencia que se deduce del conjunto de observaciones (técnicamente, son rectas de regresión).

Predecir las consecuencias del cambio climático es una tarea compleja que requiere combinar experimentos controlados en laboratorio, que representan pobremente lo que sucede en el ambiente natural, con grandes análisis regionales, representativos pero escasamente controlados. Con estas prevenciones, los estudios llevados a cabo por el grupo de investigación de los autores muestran que en los bosques templados andino-patagónicos la herbivoría de los insectos aumenta con la mayor temperatura media, en coincidencia con lo que han concluido otros investigadores para bosques caducifolios del hemisferio norte. En Europa, por ejemplo, la cantidad de hojas de abedul pubescente (*Betula pubescens*) que comen los herbívoros es tres veces mayor en el más cálido sur que en el frío norte.

Enseñanzas del registro fósil

Según se puede deducir del estudio de fósiles, los insectos y las plantas han ocupado posiciones dominantes en los ecosistemas terrestres por más de 300 millones de años. El análisis de los ecosistemas de pasados períodos geológicos brinda información complementaria para comprender los efectos del cambio climático, porque esas investigaciones paleoecológicas proveen datos de largo plazo, en contraste con los estudios de campo o de laboratorio, que son de corto plazo. Con fósiles hallados en el estado norteamericano de Wyoming se analizó el daño causado por insectos en hojas de aproximadamente de 53 a 59 millones de años de antigüedad. Como en ese sitio no hubo en el período en cuestión cambios importantes en el tipo de suelo, se pudo analizar la asociación entre herbivoría y temperatura sin interferencias de cambios en el terreno. La conclusión fue la misma: que durante períodos con mayor temperatura hubo más herbivoría y más especies de insectos herbívoros.

Muy interesantes asimismo son algunos estudios que analizaron el calentamiento global abrupto, con aumento de la concentración de CO₂ en la atmósfera, que se produjo hace unos 56 millones de años, un fenómeno que tiene ciertas analogías con el actual cambio climático global. También



Hoja fosilizada de unos 45 millones de años con signos de herbivoría, desenterrada en el estado norteamericano de Colorado. Pertenece a la especie *Syzigiodes americana*. Foto EH Leckey, University of Colorado (espécimen 39195a, Museum Collections).



Bosques de pino contorta (*Pinus contorta*) afectados por escarabajos de la corteza (*Dendroctonus ponderosae*) en las Montañas Rocosas del estado de Colorado. Los colores grisáceos y amarillentos indican pinos atacados y muertos. Foto J Paritsis



Hojas comidas por insectos en un bosque tropical de Costa Rica. Fueron completamente consumidas en menos de 24 horas. Foto C Quintero

Observación	Método	Escala temporal	Escala espacial
Los insectos y sus poblaciones crecen más rápido a mayor temperatura, hasta una óptima	Experimentos de laboratorio	Hasta pocos años	Principalmente laboratorio
Acontecen grandes aumentos poblacionales de escarabajos de corteza en los años más cálidos que lo normal	Constatación de epidemias de escarabajos	Años relativamente recientes	Bosques norteamericanos
La herbivoría en hojas de lenga y la abundancia de insectos aumentan con la temperatura media ambiental por cambios de altitud o latitud	Recolección de follaje y de insectos	Años recientes	60 sitios en bosques de lenga de la Patagonia
La diversidad de insectos es mayor en los trópicos que en zonas templadas	Recolección de insectos	Años recientes	Mundial
Las mayores defoliaciones coinciden con los períodos de clima más cálido	Estudio de los anillos de crecimiento de árboles	Últimos 150 años	23 sitios en bosques de lenga de la Patagonia
Durante períodos geológicos con mayor temperatura hubo en promedio mayor de herbivoría	Estudio de hojas fósiles	59 a 53 millones de años atrás	Una localidad del estado de Wyoming

Síntesis de algunos métodos que llevaron a establecer que existe por lo general una relación directa entre herbivoría por insectos y temperatura media ambiental (aunque se han constatado excepciones que requieren una explicación particular). Cada método tiene ventajas e inconvenientes.

entonces la herbivoría y el número de especies de insectos herbívoros fueron mayores que en períodos cercanos no tan calurosos.

Fósiles desenterrados en el sitio Laguna del Hunco, ubicado entre Paso del Sapo y Gastre, en el noroeste del Chubut, aportaron similar evidencia de una asociación positiva entre herbivoría por insectos y temperatura hace aproximadamente 52 millones de años. Mientras que dicho yacimiento se encuentra hoy en plena estepa patagónica, donde llueve poco y hay escasas plantas, en aquella época tenía clima subtropical y exuberante vegetación.

En síntesis

La evidencia actual indica que el aumento de la temperatura media beneficia a los insectos fitófagos que habitan ecosistemas de climas templados, como los bosques andino-patagónicos, y que en esas circunstancias aumen-

ta su herbivoría, con las consiguientes consecuencias para las plantas. En cambio, los efectos de dicho aumento son más inciertos para los insectos y la vegetación de ambientes tropicales. En forma paralela al calentamiento global, se constata que muchas especies de insectos están colonizando sitios históricamente más frescos que sus hábitats acostumbrados, ubicados a mayor latitud o altura sobre el nivel del mar que estos. Es muy probable que, en climas templados, los agricultores tengan que hacer frente a una mayor densidad de insectos herbívoros.

Pero el hecho de que el cambio climático global favorezca a ciertos insectos no permite concluir sin más que el planeta tendrá una entomofauna más rica y saludable, pues la conclusión no toma en cuenta la incidencia de otros factores igualmente globales de origen humano, como la disminución de hábitats naturales por el incremento del territorio destinado al uso agrícola y a la urbanización, o la reducción en todo el mundo de la diversidad y abundancia de la flora y fauna, incluyendo los propios insectos. **C11**

LECTURAS SUGERIDAS

BALE JS et al., 2002, 'Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores', *Global Change Biology*, 8, 1: 1-16, enero.

GARIBALDI LA et al., 2011, 'Environmental and genetic control of insect abundance and herbivory along a forest elevational gradient', *Oecologia*, 167: 117-129.

PARITSIS J & VELENTI T, 2011, 'Dendroecological analysis of defoliator outbreaks on *Nothofagus pumilio* and their relation to climate variability in the Patagonian Andes', *Global Change Biology*, 17, 1: 239-253, enero.

WARD NL & MASTERS GJ, 2007, 'Linking climate change and species invasion: an illustration using insect herbivores', *Global Change Biology*, 13, 8: 1605-1615, agosto.



Lucas A Garibaldi

Doctor en ciencias agropecuarias, Facultad de Agronomía, UBA.
Profesor regular adjunto, Universidad Nacional de Río Negro.
Investigador asistente del Conicet.



Juan Paritsis

Doctor en biogeografía, University of Colorado.
Investigador asistente del Conicet.