

Centro UC
 CAPES - Center of Applied Ecology & Sustainability



LA VULNERABILIDAD DE LOS ORGANISMOS AL CAMBIO CLIMÁTICO: ROL DE LA FISIOLOGÍA Y LA ADAPTACIÓN

Francisco Bozinovic & Lohengrin A. Cavieres

Pontificia Universidad Católica de Chile
 Facultad de Ciencias Biológicas
 Center of Applied Ecology and Sustainability (CAPES)
www.capes.cl

Universidad de Concepción
 Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
 Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB)
www.ieb-chile.cl





Centro UC

CAPES - Center of Applied
Ecology & Sustainability



LA VULNERABILIDAD DE LOS ORGANISMOS AL CAMBIO CLIMÁTICO: ROL DE LA FISIOLOGÍA Y LA ADAPTACIÓN

Francisco Bozinovic & Lohengrin A. Cavieres

ABRIL 2019

Pontificia Universidad Católica de Chile
Facultad de Ciencias Biológicas
Center of Applied Ecology and Sustainability (CAPES)

www.capes.cl

Universidad de Concepción
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB)

www.ieb-chile.cl

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Center of Applied Ecology and Sustainability (CAPES) y al Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB) por la oportunidad para desarrollar este libro y a Juan Armesto por sus palabras de prólogo.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

PRÓLOGO	7
INTRODUCCION GENERAL. LA VULNERABILIDAD DE LOS ORGANISMOS AL CAMBIO CLIMÁTICO: ROL DE LA FISIOLÓGÍA Y LA ADAPTACIÓN	9
El cambio climático, su variabilidad y los eventos extremos	
El rol de la biología en un planeta que se calienta	
Cambio climático y eventos extremos	
Cambio climático y enfermedades	
Conclusiones	
CAPÍTULO 1. AMBIENTES VARIABLES, EVENTOS CLIMÁTICOS EXTREMOS Y LA VULNERABILIDAD DE ORGANISMOS: DESDE LAS MOLÉCULAS A LA HISTORIA DE VIDA ...15	
Introducción	
Ajustes fisiológicos en un ambiente cambiante	
Bases celulares de la tolerancia térmica: proteínas de estrés térmico	
Efectos dependientes del tiempo	
Incorporando la ontogenia temprana en estudios de variación fenotípica	
Conclusiones	
Referencias	
CAPÍTULO 2 . SOBRE LAS TOLERANCIAS DE INSECTOS NOCIVOS EN ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO	27
Introducción	
Aspectos teóricos de la relación temperatura-desempeño	
¿Qué rasgos medir? Eligiendo sobre distintas medidas de desempeño	
Fisiología de insectos-plaga en el contexto de cambio climático	
Fisiología térmica de insectos plagas de la agricultura	
Fisiología térmica de insectos vectores de enfermedades	
Conclusiones	
Referencias	
CAPÍTULO 3 . CAMBIO CLIMÁTICO Y ENFERMEDADES EMERGENTES EN HUMANOS	37
Introducción	
Enfermedades infecciosas: zoonosis, spillover y spillback	
Emergencia de enfermedades y mecanismos	
Amenazas a la biodiversidad	
Las enfermedades transmitidas por artrópodos como casos de estudio	

La enfermedad de Chagas en Chile
Conclusión
Referencias

CAPÍTULO 4 . CIANOBACTERIAS EN UN MUNDO QUE SE CALIENTA: PERSPECTIVAS EVOLUTIVAS Y FISIOLÓGICAS.....57

Introducción
Cianobacterias de sistemas termales
La controversia entre morfología y taxonomía de *Fischerella thermalis*
Aspectos evolutivos de *Fischerella thermalis*
Aspectos fisiológicos de *Fischerella thermalis*: fotosíntesis en altas temperaturas
Aspectos fisiológicos de *Fischerella thermalis*: fijación de nitrógeno en altas temperaturas
Aspectos fisiológicos de *Fischerella thermalis*: multicelularidad y plasticidad fenotípica
Microdiversidad en poblaciones de *Fischerella thermalis*
Fischerella thermalis y su potencial biotecnológico
Conclusiones
Referencias

CAPÍTULO 5 . CALENTAMIENTO GLOBAL Y SUS EFECTOS EN PLANTAS DE ALTA-MONTAÑA EN CHILE CENTRAL.....73

Introducción
Calentamiento global y plantas de alta-montaña
Consecuencias del calentamiento global sobre el reclutamiento
Consecuencias del calentamiento global sobre el crecimiento y reproducción de individuos adultos
Consecuencias del calentamiento global sobre el desempeño fotosintético
Calentamiento y tolerancia al congelamiento
Calentamiento y la importancia de las interacciones positivas en zonas de alta-montaña
Conclusión pendiente
Referencias

PRÓLOGO

En el año 2019, la preocupación por el aumento de la frecuencia de eventos únicos con condiciones climáticas extremas, que acarrearán pérdidas de infraestructura y vidas humanas, así como el creciente impacto de cambios sin precedentes en los regímenes climáticos, son un tema cada vez más presente en las noticias de Chile y otras regiones del mundo. En Chile y muchos otros lugares los veranos recientes han sido los más calurosos y los inviernos los más fríos en el registro instrumental histórico. Queda claro que la investigación sobre las consecuencias de estos cambios en el medio ambiente y las respuestas de los organismos, incluyendo en particular los seres humanos y sus actividades, deben ser un tema prioritario de la ciencia nacional e internacional. En este mismo año, los representantes de los gobiernos mundiales se reunirán en Chile, en diciembre, para analizar formas de reducir las incertidumbres referentes a las causas, consecuencias y tendencias del cambio climático futuro en el planeta. Un antecedente histórico, que conocemos en la introducción, es que la temperatura media del planeta ya ha subido 0,8 °C desde 1800 y se espera que alcance un preocupante incremento de 2 °C alrededor del 2050. En este escenario de cambio global, recibimos con mucha satisfacción este libro, que resume los resultados de estudios *realizados en Chile* sobre los efectos de aumentos históricos y recientes de las temperaturas sobre los organismos y los sistemas naturales. Los capítulos del libro, escritos por investigadores nacionales de reconocida competencia y trayectoria, cubren los problemas ambientales relacionados con los cambios climáticos del presente desde una variedad de perspectivas y temáticas, integrando casos de estudio sobre animales vertebrados, invertebrados y plantas. Los ejemplos del libro ilustran como los animales ectotermos son excelentes *modelos* para entender las respuestas al estrés térmico, por ejemplo. Otros organismos modelos citados en el texto incluyen moscas y cianobacterias.

Lo interesante, a mi juicio, es que el libro combina una diversidad de enfoques para el estudio de los impactos del cambio climático en los organismos y sistemas ecológicos, e introduce una variedad de conceptos o esquemas novedosos de análisis del problema. Por ejemplo: Integra en la introducción, y en varios de los capítulos,

el tema de cómo el cambio climático está afectando o puede afectar la salud humana, así como la “salud” de los ecosistemas, a través de las extinciones locales y pérdidas de integridad funcional. Es así como las tendencias climáticas tienen consecuencias directas para el bienestar de la población en ciudades y asentamientos humanos. También se presentan numerosos ejemplos de estudios experimentales, donde es posible enfrentar a los organismos con los nuevos escenarios climáticos actuales o futuros y analizar sus respuestas, tanto en animales como en plantas, utilizando instrumentos novedosos que simulan las condiciones del clima.

El libro propone un camino para avanzar en el análisis del problema ambiental enunciado enfocando los programas de investigación en: a) la capacidad de adaptación de los organismos al cambio climático y sus mecanismos subyacentes, b) las bases fisiológicas de la expresión de distintos caracteres adaptativos frente a las vicisitudes climáticas, y c) la forma de las políticas públicas en torno a aspectos de biomedicina y sistemas productivos (e.g., agropecuarios) relevantes para el bienestar humano. Quizás el punto c) ha tenido un desarrollo más débil y va a requerir mayores esfuerzos para avanzar, en particular mediante programas que combinen investigaciones de ciencias sociales y biológicas.

Entre los conceptos novedosos, que se introducen en el texto, para avanzar en la investigación sobre sistemas ecológicos en un mundo afectado por los cambios ambientales, está el de los “efectos cascada,” es decir cómo cambios que parecen pequeños en dimensión o tasa pueden causar grandes impactos en los sistemas ecológicos, a través de las cascadas de interconexiones entre especies y procesos a nivel de organismos y ecosistemas. Los modelos de sistemas naturales y sociales nos pueden ayudar a entender la multiplicidad de impactos, en muchos casos complejos, de tendencias observadas, como la expansión de especies invasoras o dañinas en nuevos territorios, o la introducción de actividades productivas en áreas aún no afectadas por el cambio global (e.g. acuicultura en el sur de Patagonia). No cabe dudas que los sistemas ecológicos están configurados por numerosas interacciones que, cuando algunas especies son afectadas por los procesos

de calentamiento o desecación, pueden resultar en fenómenos en “cascada” cuya predicción *a priori* es muy difícil.

Otro concepto que aparece reformulado en el contexto del mundo cambiante es el de los “regímenes térmicos”, que representan el conjunto de condiciones que los organismos han experimentado por décadas o siglos. Estos regímenes climáticos del pasado deben analizarse ahora considerando los nuevos valores de extremos y las frecuencias de las condiciones, que hace que los organismos (plantas y animales) enfrenten regímenes térmicos sin precedentes. Los parámetros que definen los regímenes climáticos actuales deben ser modificados para incluir valores inéditos, sin antecedentes, en cuanto la temperatura y la precipitación. Bajo estos escenarios, es posible que los lugares tradicionalmente óptimos para la producción de ciertos productos esenciales como las papas, o los vinos, dejen de ser los adecuados y deban trasladarse a otros puntos del territorio. Es decir, el cambio climático puede motivar una reingeniería de los paisajes, tanto de las áreas de producción como de conservación. Las áreas templadas, con temperaturas moderadas, como Chile pueden sufrir grandes impactos. Un concepto relacionado, presentado en el libro, es de “paisaje térmico” que sirve para definir las condiciones de vida de una especie (o especies relacionadas) en relación con la variabilidad térmica en el espacio y no sólo al promedio. El parámetro de variabilidad debe ser capaz de incluir eventos extremos y representar la distribución de la variable física.

Entre las complejidades del problema está la interacción entre factores climáticos y otras condiciones para producir efectos devastadores, como los mega-incendios del 2017 en Chile central (y también en otros países), donde el clima se conjugó con otros factores antropogénicos. Por un lado, la enorme extensión de las plantaciones forestales que utilizan especies con alto potencial inflamable (pinos y eucaliptos), que han llegado a cubrir más de 3 millones de hectáreas en Chile, con una cobertura continua y homogénea en muchos lugares, y por otro lado la gran amplitud y crecimiento de los márgenes periurbanos, donde las actividades humanas colindan con ambientes rurales semiabiertos, y donde las condiciones propician la ignición deliberada o accidental de vegetación y materiales de desecho.

Muchas de las investigaciones en curso o por iniciarse requerirán un monitoreo periódico e indefinido de las posibles causas y de las consecuencias ambientales. Este tipo de datos científicos de **línea de base** son esenciales, por ejemplo, en relación con enfermedades emergentes que han surgido como respuesta ambiental a las tendencias climáticas y fluctuaciones de las poblaciones de organismos, en este caso vectores de enfermedades o plagas. Esto porque muchas enfermedades emergentes, que no están presentes hoy en Chile, pueden crecer en su impacto en el futuro cercano. Estas mediciones son también relevantes para reconocer explosiones poblacionales de herbívoros y patógenos que pueden ser más frecuentes en un plantea donde la temperatura media es más alta.

Entre los temas pendientes para investigar en el futuro, algunos de los problemas sugeridos en el texto, entre otros, son la definición (o ¿re-definición?) de los llamados óptimos climáticos con referencias a distintas fases del ciclo vital de los organismos, el papel del clima en la regulación de las enfermedades emergentes, el traspaso de enfermedades de reservorios domésticos a especies silvestres y su impacto en la biodiversidad, analizar la vulnerabilidad al clima de distintas fases de la vida de los organismos, o de fases críticas del ciclo vital (e.g., en especies microbianas fijadoras de nitrógeno).

Parte de la discusión en años recientes se refiere a en qué medida el proceso de calentamiento del clima (regional y global) tiene como causa la actividad humana. La evidencia directa e indirecta, reunida por muchos investigadores, ecólogos y antropólogos, apuntan a un papel protagónico del ser humano, a través de diversos procesos, lo que ha llevado a bautizar este período de la historia como el **Antropoceno**. Aunque este problema no es central al texto que revisamos, es un antecedente clave para considerar en el análisis de las soluciones. Es urgente nuestra reflexión colectiva sobre este punto, y en este libro se aporta información relevante recogida por científicos chilenos sobre organismos y sistemas naturales locales.

Juan J. Armesto, 9 de abril de 2019

INTRODUCCIÓN

LA VULNERABILIDAD DE LOS ORGANISMOS AL CAMBIO CLIMÁTICO: ROL DE LA FISIOLOGÍA Y LA ADAPTACIÓN

Francisco Bozinovic¹ & Lohengrin A. Cavieres²

¹Center of Applied Ecology and Sustainability (CAPES), Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

²Departamento de Botánica, Instituto de Ecología y Biodiversidad-IEB, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

El cambio climático, su variabilidad y los eventos extremos

El cambio climático es una de las mayores amenazas para la biodiversidad y el bienestar humano. De hecho, varios investigadores han sugerido que los impactos actuales de las actividades humanas nos están llevando a una nueva extinción masiva, comparable con las grandes extinciones del Cretácico y del final del Pérmico, que llevaron a la desaparición de los dinosaurios y del 70% de las especies terrestres, respectivamente.

El Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático de las Naciones Unidas (IPCC) indica que uno de los efectos más importantes del rápido cambio climático es el aumento en la temperatura media del planeta (calentamiento global), y su variabilidad. Este fenómeno se asocia al aumento de la concentración de gases de efecto invernadero como dióxido de carbono, metano, fluorocarbonos y otros, a partir de la revolución industrial. Desde principios de 1800 la temperatura media ha subido 0,8 °C. Se ha predicho que el límite máximo para evitar consecuencias adversas es de 2 °C; desafortunadamente si todo sigue igual, se estima que este umbral se alcanzará en el 2050.

Los efectos del cambio climático a escala mundial están presentando nuevos desafíos no sólo

en los diferentes sectores de la sociedad, sino también en la formulación de políticas públicas. Esos efectos, que son diversos, afectan en última instancia nuestra capacidad de proporcionar seguridad alimentaria, de agua, de salud humana y ecosistémica y en definitiva, de cimentar una infraestructura sustentable. Así, los ecosistemas naturales y urbanos están expuestos a condiciones ambientales que varían con el tiempo debido a razones naturales o de carácter antrópico. El hecho de comprender cómo las poblaciones humanas y no humanas responden y son afectadas (o no) por estas fluctuaciones es de gran importancia tanto para los sistemas naturales y los servicios que proveen, como para los agroecosistemas y los sistemas sociales.

En gran parte del planeta, el cambio climático incluye e incluirá aumentos en las variables meteorológicas medias (e.g. temperatura, precipitación, radiación solar y viento), pero también aumento en la variabilidad o fluctuaciones de las mismas. De hecho, resulta cada vez más claro por parte de los climatólogos que el clima futuro se caracterizará en muchas regiones del planeta por el aumento en la frecuencia de fenómenos climáticos extremos o “eventos extremos” como olas de calor, sequías severas y prolongadas, huracanes, lluvias torrenciales e inundaciones, entre otras. Los eventos extremos son fenómenos muy variados que se caracterizan por su intensidad e

impacto. Las asociaciones entre eventos extremos y el calentamiento global se confirman científicamente cada día y, además, como era de esperar, las predicciones de sus impactos negativos sobre la vida tienden a ser importantes. Si en la revolución industrial se detectó un moderado aumento en temperaturas medias a nivel global, los eventos extremos comenzaron ya a dispararse, llegando a cuadruplicarse muchos de ellos. De no alcanzarse un acuerdo global vinculante, los científicos advierten que los eventos extremos aumentarán exponencialmente. Se ha demostrado que un pequeño aumento en temperaturas promedio produce un aumento de la incidencia de eventos extremos. Por ejemplo, la temperatura media diaria en las latitudes ecuatoriales ha aumentado aproximadamente sólo 0,4 °C entre los años 1961 y 2010, pero este cambio relativamente pequeño ha incrementado la incidencia de las olas de calor en casi 80%. Vivimos en hábitats cada vez más afectados por actividades antropogénicas que alteran el clima global (entre otros factores), y como consecuencia perturban a las especies y ecosistemas nativos, las interacciones ecológicas tanto en especies nativas como invasoras, gatillan la aparición de nuevas enfermedades, se afectan los cultivos, se impacta la salud pública y en general los sistemas sociales y económicos.

El rol de la biología en un planeta que se calienta

Como se indicó, los extremos climáticos como las olas de calor, las sequías y las inundaciones se han relacionado directa o indirectamente con el rápido aumento de las concentraciones de dióxido de carbono atmosférico (entre otros gases de efecto invernadero) y el consiguiente rápido aumento de la temperatura. Los biólogos han registrado los efectos e impactos del calentamiento global sobre los organismos, las poblaciones y las comunidades, demostrando cambios efectivos en la fisiología, el crecimiento demográfico, la distribución de las especies, la composición de las comunidades y las inminentes extinciones. Más allá de ser conscientes de que el clima está cambiando rápidamente, lo importante es saber cuáles son sus impactos sobre la vida en el planeta y cómo esto afecta a todos los organismos incluidos los humanos.

En este sentido se requieren estudios que permitan lograr entender los mecanismos que explican los efectos biológicos del cambio climático para la correcta toma de decisiones. Por ejemplo, conocer los efectos fisiológicos del calentamiento global es útil para desarrollar relaciones causa-efecto y para identificar la gama óptima de hábitats y umbrales de estrés para diferentes organismos. Entonces, el reto para los biólogos es predecir cómo los organismos y los ecosistemas responderán al cambio climático. Esta información será fundamental para entender las probables implicaciones de pérdida de biodiversidad y todos los efectos en cascada asociados que afectan a los organismos y sus ecosistemas, así como el impacto económico y social.

En efecto, necesitamos incorporar información biológica básica en los modelos ecológicos y sociales para mejorar las predicciones de las respuestas de los sistemas vivos al cambio ambiental y proporcionar herramientas para apoyar las decisiones de gestión. Sin ese conocimiento, podemos quedarnos con asociaciones simples y/o erradas. Por ejemplo, con conocimiento biológico básico podemos aportar a una amplia gama de aplicaciones, como el control o erradicación de especies invasoras y plagas, el refinamiento de estrategias de producción, el manejo y cosecha de recursos para minimizar impactos, y la evaluación de planes de conservación y restauración efectivos en un mundo cambiante, entre otros. En este contexto, es necesario desarrollar y/o potenciar programas de investigación que se centren en al menos cuatro puntos:

1. Evaluar la capacidad de adaptación (o la falta de ella) de diferentes organismos y ecosistemas a distintos factores asociados al cambio climático.
2. Entender los mecanismos causales subyacentes a la adaptación de las especies a los factores de cambio global, que abarcan una amplia variedad de especies nativas, pero también especies exóticas, plagas y cultivos.
3. Analizar la relación entre las bases fisiológicas de la expresión de rasgos, con patrones y procesos a nivel de amplias escalas geográficas y temporales.
4. Abordar temas relevantes en las áreas de ciencias y políticas ambientales, así como biome-

dicina, veterinaria y agronomía.

Para lograrlo se requieren estudios orientados a conocer al menos los atributos que más se relacionan con la vulnerabilidad de los organismos al cambio climático. En este sentido atributos importantes de estudiar son: (1) La respuesta fisiológica/funcional a la exposición al cambio, analizando tanto los efectos de frecuencia e intensidad del mismo, (2) La sensibilidad y plasticidad de los organismos frente al cambio, (3) La resiliencia o habilidad para recuperarse frente al cambio y (4) El potencial de adaptación al cambio.

Durante los últimos años diversos grupos de científicos chilenos han estudiado algunos mecanismos fisiológicos por los cuales los organismos hacen frente a los cambios ambientales y así explicar y predecir el impacto del cambio climático y su variabilidad. Por ejemplo, algunos de los estudios que se muestran en este libro indican que las poblaciones que habitan sitios de mayor amplitud en temperatura ambiental exhiben mayor resistencia a un régimen climático fluctuante. Sobre la base de esos resultados, se sugiere que la variabilidad térmica puede producir efectos ecológicos y económicos más importantes que los aumentos promedios en temperatura. Por lo tanto, con el fin de desarrollar escenarios más realistas de los efectos del cambio climático, se deben desarrollar estudios simultáneos tanto de los efectos biológicos de variables climáticas promedio así como de su variabilidad sobre rasgos biológicos a diferentes escalas de organización, es decir, desde las moléculas a los ecosistemas. No obstante, es importante insistir en la necesidad de mirar y filtrar los cambios climáticos a través de la lente de las sensibilidades fisiológicas de los organismos. A modo de ejemplo, investigadores de Estados Unidos han demostrado que las especies que viven en los trópicos, y que actualmente enfrentan un aumento marcado en eventos cálidos extremos, probablemente encuentren regímenes térmicos completamente nuevos a finales de este siglo. Se predice que las especies tropicales muy especializadas pueden estar mal equipadas para hacer frente a nuevas condiciones climáticas. Otro ejemplo es el de investigadores mexicanos que analizaron cómo recientes anomalías de la temperatura de la superficie del mar en el Océano Pacífico afecta la condición corporal, el estado nutricional y la competencia inmune de las crías de

lobos marinos de California. Los investigadores observaron que la condición corporal y los niveles de glucosa en sangre de los cachorros eran más bajos durante eventos de alta temperatura. También las respuestas inmunes dependientes de la glucosa son afectadas por la anomalía en temperatura. Esto significa que los cachorros estaban limitados en su capacidad para responder rápidamente a desafíos inmunes no específicos, lo cual es evidencia de que las condiciones climáticas atípicas y los eventos climáticos extremos pueden limitar las reservas energéticas y comprometer las respuestas fisiológicas que son esenciales para la supervivencia de un depredador superior en ecosistemas marinos. En ecosistemas terrestres por otra parte, un ejemplo de los impactos del cambio climático a nivel agrícola lo constituye el caso de la abeja melífera europea, *Apis mellifera*, el polinizador más importante de los cultivos agrícolas en todo el mundo. Las abejas también son cruciales para mantener la biodiversidad al polinizar numerosas especies de plantas cuya fertilización requiere un polinizador obligatorio. La abeja posee un gran potencial adaptativo, ya que se encuentra en casi todas partes del mundo y en climas muy diversos. En un contexto de cambio climático, la variabilidad de los rasgos biológicos de la abeja melífera, en cuanto a temperatura y ambiente, muestra que la especie posee tal plasticidad y variabilidad genética que podría dar lugar a la selección de ciclos de desarrollo adecuados a nuevas condiciones ambientales. A pesar de que no conocemos el impacto preciso de los posibles cambios ambientales en las abejas debido al cambio climático, existen datos que indican que los cambios ambientales influyen directamente en el desarrollo de las abejas. De hecho, la mortalidad generalizada en las abejas melíferas en el mundo demuestra adecuadamente la fragilidad de esta especie, cuya supervivencia depende de un entorno ambiental que es cada vez más estresante. Las razones actuales que explicarían este fenómeno incluyen el uso de pesticidas, los parásitos y el estrés térmico, entre otros factores. Como resultado, el cambio climático podría cambiar la delicada interacción entre la abeja, su ambiente vegetal y sus enfermedades. Independientemente que la abeja melífera ha demostrado una gran capacidad para colonizar ambientes muy diversos y su variabilidad genética debe permitirle, hipotéticamente, adaptarse al cambio climático,

el temor es que el estrés inducido por el clima en el futuro sobrepase los diversos factores que ya ponen en peligro a la especie en algunas regiones del planeta. En especies de plantas se ha visto que en general el aumento de la temperatura ha generado importantes cambios en la distribución de especies, especialmente en zonas de clima frío como el ártico y las zonas de alta-montaña. En particular se ha observado que a estas zonas están llegando especies más termófilas, y que las especies propias de estos ambientes se están relegando a zonas cada vez más confinadas. ¿Podrán estas últimas especies hacer frente a estas nuevas condiciones térmicas de su entorno? Por ahora es una pregunta sin resolver, con muchos ejemplos a favor y otros en contra, pero donde sin duda el enfoque mecanicista es clave para su resolución.

Cambio climático y eventos extremos

Los seres humanos y sus recursos alimenticios se concentran principalmente fuera de los trópicos. Los cultivos principales, y la proporción de superficie dedicada a la agricultura se concentran principalmente en las zonas templadas del hemisferio norte. Así, para los seres humanos, los mayores impactos de los eventos extremos pueden situarse fuera de los trópicos. Cada vez es más frecuente observar veranos con temperaturas más cálidas y/o eventos de sequía más prolongados, o inviernos con heladas cada vez más duras y frecuentes, variaciones que afectan en forma negativa los cultivos. Casi todos los cultivos agrícolas y forestales son selecciones realizadas por el hombre en función de rendimientos bajo escenarios climáticos que ya no se dan. Por lo tanto, hay un gran desafío en cómo y con qué hacer agricultura en un mundo climáticamente tan cambiante. Interesantemente, esta industria ha comenzado a inspirarse en las respuestas y características fisiológicas que despliegan las especies nativas para hacer frente al cambio de sus condiciones climáticas.

La mayoría de las muertes de personas, sobre la norma estadística, durante épocas de extremos térmicos ocurren en pacientes con enfermedades preexistentes, especialmente enfermedades cardiovasculares y respiratorias. Los más viejos, los más jóvenes y los pacientes frágiles son los más susceptibles. El impacto de un evento climático

agudo, tal como una ola de calor, es no obstante incierto porque una fracción de muertes ocurre en personas susceptibles que habrían muerto de todas formas en un futuro cercano. Sin embargo, el cambio climático se acompaña y acompañará de una mayor frecuencia e intensidad de las olas de calor. Los modelos matemáticos utilizando escenarios climáticos, han estimado que el aumento anual de la mortalidad en el verano atribuible al cambio climático para 2050 en USA, aumentará entre 500-1000 muertes en la ciudad de Nueva York y 100-250 en Detroit. En los tiempos que corren, estos eventos extremos de corta duración ya han generado efectos importantes en diferentes partes del planeta. Por ejemplo, en el verano del año 2009, el sureste de Australia sufrió su peor época de calor en un siglo, con temperaturas cercanas a 45°C. En julio de 2010, una ola de calor en Rusia rompió todos los registros para ese país, con temperaturas de más de 10 °C por sobre la media y más de 50.000 muertes de personas, mientras que en el verano de 2012 temperaturas récord fueron registradas en gran parte del Este de Estados Unidos. En síntesis, aunque en algunos casos las muertes de personas relacionadas con el calor pudiesen ser evitables, muchas perecen por calor extremo cada año.

A nivel de la salud de la vida silvestre, estos casos son también muy relevantes, no solo por su impacto sobre el valor de biodiversidad *per se* sino por los servicios ecosistémicos que muchas especies proveen (e.g. servicios de polinización). Por ejemplo, en enero de 2009, una severa ola de calor causó la muerte de miles de aves en Australia. Más tarde en enero de 2010, sólo un día caluroso causó una mortalidad generalizada entre la avifauna silvestre. También en Australia se han registrado mortalidades de cientos de murciélagos como resultado de una ola de calor récord durante un fin de semana cuando las temperaturas alcanzaron más de 45 °C y cientos de zorros voladores deshidratados cayeron de sus árboles o murieron. Esto ocurrió cuando las temperaturas ambientales excedieron los límites fisiológicos de tolerancia máxima de estos animales. Las olas de calor han generado eventos masivos de cese de crecimiento y mortandad de árboles en Asia y Europa, además de predisponer a la vegetación a incendios más intensos y frecuentes. Por ejemplo, en 2003, Europa experimentó su verano más calu-

roso en más de 500 años. Las estimaciones de la actividad fotosintética derivada de los satélites en los Alpes revelaron un patrón de aumento del crecimiento de diferentes especies de plantas a alta elevación y supresión del crecimiento de plantas a baja elevación en respuesta a estas temperaturas extremas de verano. Las temperaturas más cálidas del verano alargaron la temporada de crecimiento sin nieve en las elevaciones altas, mientras que aumentaron la demanda de evaporación del verano en las elevaciones más bajas determinando menor crecimiento y muerte en muchos casos.

Cambio climático y enfermedades

La emergencia de enfermedades nuevas o presuntamente erradicadas producto del cambio climático es de gran preocupación para los científicos y la humanidad en general.

En este libro se muestra que la temperatura del aire como de la superficie de masas de agua tienen importantes influencias sobre los insectos vectores de enfermedades infecciosas. De particular importancia son las especies de mosquitos vectores, que propagan malaria y enfermedades virales como el dengue y la fiebre amarilla. Sin embargo, extremos climáticos con condiciones muy calientes y secas pueden reducir la supervivencia del mosquito. Así, la incidencia de enfermedades transmitidas por mosquitos, incluyendo la malaria, el dengue y las encefalitis virales, se encuentran entre las enfermedades más sensibles a cambios rápidos en clima. Se sabe que la malaria, que mata a unas 650.000 personas al año, prospera en las zonas calurosas y húmedas donde puede vivir el mosquito *Anopheles*. A medida que las temperaturas aumentan, los territorios donde el mosquito y el parásito de la malaria viven, probablemente se expandirá, poniendo a más personas en riesgo. En Estados Unidos, por ejemplo, la fiebre del dengue se ha restablecido en los Cayos de la Florida, siendo que esta enfermedad había sido erradicada hace décadas. Se predice que las enfermedades tropicales surgirán de nuevo en un mundo más cálido, pues se aceleran los ciclos huésped-parásito. Esto es tan dramático que incluso en el Ártico, que se está calentando más rápidamente que cualquier otra región del planeta, las temperaturas más altas permiten que los parásitos como el gusano pulmonar, que afecta a

los bueyes almizcleros, se desarrollen más rápidamente y se transmitan durante períodos más largos. En síntesis, el cambio climático afectaría directamente la transmisión de las enfermedades emergentes cambiando el rango geográfico de los vectores de las enfermedades, aumentando las tasas reproductivas y acortando el período de incubación del patógeno. Además, la susceptibilidad de las poblaciones humana a las infecciones puede agravarse aún más por la desnutrición debida al estrés climático sobre la producción agrícola y a las posibles alteraciones en el sistema inmune humano causadas por el incremento en la radiación ultravioleta.

Recientemente, investigadores chinos analizaron una amplia base de datos examinando las evidencias científicas del impacto del cambio climático en la aparición de enfermedades infecciosas humanas. Basándose en publicaciones entre los años 1990 y 2015, concluyeron que las evidencias de vulnerabilidad de los seres humanos a los impactos potenciales para la salud por el cambio climático son claras. Al respecto recomendaron lo siguiente: 1) Ahondar más en la asociación entre el cambio climático y las enfermedades infecciosas y desarrollar más explicaciones con base científica sólida, 2) Mejorar la predicción del proceso espacial y temporal del cambio climático y los cambios asociados en las enfermedades infecciosas y 3) Establecer sistemas locales de alerta temprana eficaces para los efectos del cambio climático en la emergencia de enfermedades.

En Chile, investigadores de diferentes Universidades predicen que si hay un aumento en 2 a 3 °C en promedio, la población en riesgo para el paludismo o malaria aumentará entre el 3 y el 5%, lo que indica un aumento en millones de nuevas infecciones cada año. El mecanismo que está detrás de este patrón sería el siguiente: un aumento en la temperatura ambiente causa que en los mosquitos (el vector) se acorte el ciclo de vida, aumentando la frecuencia de alimentación y permitiendo la replicación del patógeno que alberga. Además, un aumento en las lluvias, lo que a su vez aumenta el número de reproductores, incrementa las posibilidades de exposición a la población humana. Por esta razón, es crucial poseer programas de monitoreo de las poblaciones de mosquitos, determinar variables bioclimáticas y estimar los parámetros epidemiológicos de im-

portancia en la transmisión de sus enfermedades. En síntesis, el efecto del cambio climático sobre las poblaciones de animales, incluidos los vectores y reservorios de potencial zoonótico – es decir, de la infección de los insectos que es transmisible al ser humano – es un problema latente y emergente que requiere una gran cantidad de investigación interdisciplinaria.

En efecto analizar el papel del clima en la aparición de enfermedades infecciosas necesita de cooperación interdisciplinaria entre médicos, climatólogos, biólogos y científicos sociales. El aumento de la vigilancia de las enfermedades, el modelado integrado y el uso de sistemas de datos geográficos proporcionarán más medidas de anticipación por parte de las autoridades de la salud. Entender los vínculos entre los cambios climáticos y ecológicos, como determinantes de la aparición y redistribución de las enfermedades, ayudará en última instancia a optimizar las estrategias preventivas.

Los insectos no son los únicos animales que transmiten enfermedades infecciosas a los humanos. Los roedores, que habitan en regiones templadas, actúan como reservorios para varias otras enfermedades. Las enfermedades transmitidas por roedores se asocian con inundaciones, incluyendo leptospirosis y enfermedades hemorrágicas virales. Otras enfermedades asociadas con roedores y garrapatas, y que muestran asociaciones con la variabilidad climática, incluyen la enfermedad de Lyme, la encefalitis transmitida por garrapatas y el conocido síndrome pulmonar de hantavirus.

Las plantas no están ajenas a este tipo de fenómenos. Es conocido que las nuevas condiciones climáticas a las que se enfrentan las plantas las predisponen al ataque de hongos y bacterias patógenas que comprometen su subsistencia en el tiempo. Un ejemplo muy cercano en Chile existe con la Araucaria o Pehuén. Causó alarma en diferentes esferas sociales la mortandad masiva y prevalencia de individuos enfermos en varias poblaciones de Araucaria tanto en la cordillera de la costa como en los Andes. Las investigaciones realizadas han demostrado que la sequía cada vez más prolongada a la que han estado sometidas estas poblaciones las ha tornado más susceptibles al ataque de hongos patógenos que finalmente

causan la muerte de los árboles afectados. El estudio de la fisiología de la planta frente a condiciones de estrés y su relación con la susceptibilidad a enfermedades ha sido clave en dilucidar el fenómeno detrás de la mortandad masiva de Araucarias en el sur de Chile.

Conclusiones

La aplicación de la teoría y herramientas biológicas para dilucidar las causas de los problemas ambientales actuales no es nueva. Sin embargo, hay una renovada apreciación de la importancia de integrar, por ejemplo, el conocimiento fisiológico en los modelos ecológicos para predecir con mayor exactitud los impactos de los cambios globales sobre los organismos, la biodiversidad, la salud pública y las políticas sociales. En Chile la investigación fisiológica vinculada a dar respuestas a los enigmas que plantea el cambio climático lleva algunas décadas. Esto hizo plantearnos editar este compendio de trabajos seleccionados con ejemplos particulares en Chile. Esperamos que este documento sirva de motivación para que otros grupos de trabajos llenen los vacíos en la emergente ciencia del cambio global que aún no incorpora plenamente los mecanismos que explican la sensibilidad, la resiliencia y el potencial de adaptación al cambio climático de especies nativas y cultivadas, ni de las poblaciones humanas enfrentadas a diferentes escenarios globales.

CAPÍTULO 1

AMBIENTES VARIABLES, EVENTOS CLIMÁTICOS EXTREMOS Y LA VULNERABILIDAD DE ORGANISMOS: DESDE LAS MOLÉCULAS A LA HISTORIA DE VIDA

Grisel Cavieres¹, Pablo Sabat^{1,2} & Francisco Bozinovic¹

¹Center of Applied Ecology and Sustainability (CAPES), Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile

²Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile

Introducción

El aumento de la temperatura media, de la variabilidad térmica y de la frecuencia de eventos extremos constituyen unas de las mayores amenazas a la biodiversidad (Meehl y Tebaldi, 2004; IPCC, 2007; Dawson y cols., 2011; Palmer y cols., 2017; Salachan y Sørensen, 2017). El incremento en la concentración de gases invernadero producto de la actividad antropogénica, han conducido al incremento de la temperatura y a una mayor incidencia de eventos tales como sequías y olas de calor (Lean y Rind, 2008; Rahmstorf y Coumou, 2011). Una serie de enfoques teóricos y empíricos indican que el calentamiento global está afectando no solo a las temperaturas medias de los ambientes locales, sino también a la magnitud de la variación temporal y estacional (Easterling y cols., 2000; IPCC, 2002; Thompson y cols., 2013).

Aunque los potenciales impactos del calentamiento sobre los organismos han sido ampliamente reconocidos por los ecólogos (Easterling y cols., 2000; Clavijo-Baquet y cols., 2014; Gilbert y Miles, 2017; Kielland y cols., 2017), la mayoría de los estudios de ecología térmica se han centrado en el impacto de los valores promedio sobre el rendimiento animal. Sin embargo, la variabilidad climática, podría ser tan o más importante que

los valores promedios, pudiendo ser una importante fuerza selectiva (Terblanche y cols., 2010; Bozinovic y cols., 2011b; Thompson y cols., 2013). Por ejemplo, en Australia, durante el año 2010 una ola de calor de dos semanas provocó la muerte de miles de aves, esto ocurrió cuando las temperaturas ambientales excedieron los límites térmicos críticos máximos de estas aves (Miller y Stillman, 2012). En este sentido, las observaciones y experimentos que cuantifiquen, no solo el efecto de los aumentos en las variables ambientales medias sino también los efectos de la variación ambiental sobre los rasgos fisiológicos (e.g. tolerancias térmicas), son vitales para inferir las respuestas ecológicas y evolutivas al cambio climático y los mecanismos fisiológicos por los cuales los organismos afrontan esta variación (Bozinovic y cols., 2011a; DeVries y Appel, 2013). Así, la idoneidad de un paisaje térmico para una especie debiera incorporar no solo a los valores de temperatura promedio, sino también la variabilidad térmica (Estay y cols., 2014; Bozinovic y cols., 2016a, b). La variabilidad climática puede ser definida como la desviación estándar, la varianza o una cantidad normalizada de variabilidad (e.g. coeficiente de variación), y los eventos extremos, incluidas las olas de calor y los golpes (chasquidos) de frío, se definen en relación a registros climáticos durante un cierto período de tiempo. Como indica Vázquez y cols. (2017) esto implicaría que un aumento en la

temperatura promedio, sin cambios en la distribución o varianza en torno a la media, aumentaría la frecuencia de los extremos altos y disminuiría la frecuencia de los extremos bajos. Sin embargo, un incremento en la variabilidad climática (e.g. temperatura), llevaría a un incremento de los eventos intensos en ambos extremos. Alternativamente, los extremos pueden ser definidos como eventos que alteran la forma de la distribución de una variable, por ejemplo, la temperatura ambiente, sin influir en la media y la varianza (Vásquez y cols. 2017).

A pesar del reciente interés en comprender los efectos de la variabilidad climática sobre los organismos (Petavy y cols., 2004; Oliver y Palumbi, 2011; Kjærsgaard y cols., 2013; Clavijo-Baquet y cols., 2014; Vasseur y cols., 2014, Vasquez y cols., 2015), el impacto de la variabilidad sobre las tolerancias térmicas ha sido escasamente explorado (Whitman y Agrawal, 2009). Algunos estudios han evaluado el efecto de la variabilidad térmica sobre rasgos fisiológicos como la tasa metabólica (Bozinovic y cols., 2013) y los límites térmicos (Hoffmann y cols., 2013). Por ejemplo, Williams y cols. (2012) documentaron que un incremento en la variabilidad térmica aumentó el efecto del calentamiento en la estación otoñal y produjo una depresión metabólica en la mariposa invernante *Erynnis propertius* (ver también Paaijman y cols., 2010; Krams y cols., 2011). Otros autores se han centrado en el efecto sobre los parámetros ecológicos y rasgos de historia de vida, incluidos el tiempo de desarrollo (Gilchrist y Huey, 2001), el éxito de eclosión (Ji y cols., 2007) y algunas características fenotípicas de la progenie (Pétavy y cols., 2004; Folguera y cols., 2009).

Como se mencionó, los modelos que evalúan las respuestas fisiológicas, ecológicas y evolutivas de los organismos al cambio climático, indican que un cambio en la varianza térmica podría tener tanto o más impacto sobre la adecuación biológica que los cambios en la temperatura ambiental promedio (Estay y cols., 2014; Bozinovic y cols., 2016a). En este capítulo, revisaremos los efectos de la temperatura (media y varianza) sobre la fisiología y adecuación biológica de los organismos. Incluiremos ejemplos de ajustes en la sensibilidad térmica (e.g. curvas de rendimiento), cambios celulares y moleculares (e.g. proteínas de estrés térmico), además de efectos dependientes

del tiempo (patrón y duración de la fluctuación térmica) sobre el desempeño de los organismos. La mayoría de estos estudios emplean como modelo a la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*, una especie ampliamente utilizada en estudios que evalúan el impacto del cambio climático sobre el rendimiento de los organismos. Esto debido principalmente a que sus respuestas fenotípicas a cambios a la temperatura ambiental y otros factores climáticos son bien conocidas (Krebs y Feder, 1997; Hoffmann, 2010; Colinet y cols., 2010; Cavieres y cols., 2016).

Ajustes fisiológicos en un ambiente cambiante

Estudios experimentales que involucran la exposición crónica o aguda a diferentes temperaturas nutren los debates acerca de la capacidad de los animales para adaptarse al rápido calentamiento global. Estudios clásicos con la bacteria *Escherichia coli* y la mosca de la fruta *Drosophila* han evidenciado la presencia de respuestas evolutivas rápidas frente a los cambios en las temperaturas promedio (Pittendrigh, 1954; Waddington, 1956; Marr e Ingraham, 1962; Sinensky, 1974). Sin embargo, para predecir respuestas evolutivas y / o capacidades de aclimatación en la naturaleza son necesarios estudios que incorporan regímenes térmicos más complejos. De hecho, el estudio del impacto de las condiciones térmicas (como ondas de calor o fluctuación térmica) sobre el desempeño fisiológico de los individuos, es clave para comprender las respuestas de la biota a las condiciones ambientales y al cambio climático (Pörtner y cols., 2006; Somero, 2011).

Los animales ectotermos han sido el foco de atención en investigaciones sobre estrés térmico, esto pues constituyen una significativa proporción de las especies de animales terrestres, y porque su bioquímica y fisiología dependen directamente de la temperatura del ambiente (Pörtner, 2002; Sunday y cols., 2011; Saxon y cols., 2018). Una serie de estudios experimentales comparativos han mostrado que los ectotermos responden a la variabilidad térmica mediante aclimatación térmica, afectando la adecuación biológica actual y futura (Terblanche y cols., 2010; Bozinovic y cols., 2013; Colinet y cols., 2015; Bozinovic y cols., 2016b).

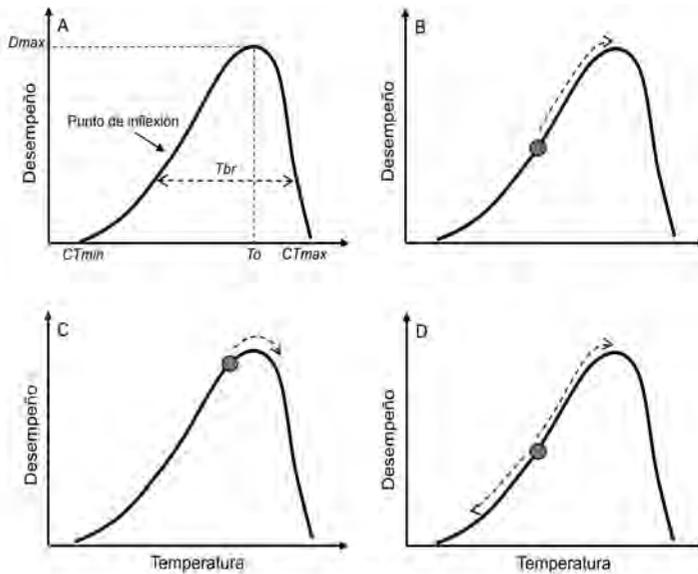


Figura 1.1. Curva de desempeño teórica para un ectotermo hipotético. Los parámetros de la curva son: máximo desempeño (D_{max}), temperatura óptima (T_o), amplitud del desempeño (T_{br}), y temperaturas críticas máxima y mínima (CT_{max} y CT_{min}) (A). Hipótesis de una curva de desempeño térmico bajo escenarios de cambio climático en ectotermos que viven por debajo (B) y en su desempeño térmico óptimo (C) en respuesta a un aumento medio de la temperatura del ambiente. Los ectotermos pueden aumentar el rendimiento si están por debajo de los valores óptimos o simplemente disminuir su rendimiento si están en su punto óptimo. La predicción es que los ectotermos que actualmente viven por debajo del óptimo se acercarán a ese óptimo y pueden beneficiarse si se registra un aumento en las temperaturas promedio, pero no si se observa un aumento en la variabilidad (D). Modificado de Miller and Stillman (2012).

Se han descrito modificaciones en la resistencia al calor (Bozinovic y cols., 2011a), límites térmicos (Chidawanyika y cols., 2017), ajustes morfológicos (Bitner-Mathé y Klaczko, 1999; Arrighi y cols., 2013) y de historia de vida (Estay y cols., 2011; Clavijo-Baquet y cols., 2014).

La vulnerabilidad de los organismos a las variaciones climáticas dependerá de la exposición y sensibilidad al cambio ambiental, de su resiliencia a perturbaciones y de su capacidad para adaptarse al cambio (Huey y cols., 2012). Esta vulnerabilidad, puede estudiarse a través de las curvas de desempeño térmico (Figura 1.1A), una función que describe la dependencia térmica del desempeño de un organismo (e.g. tasa metabólica, tasa de crecimiento, fecundidad, locomoción, actividad enzimática), y muestra como un cambio en la temperatura corporal (que en un animal ectotermo corresponde a la temperatura del ambiente) influencia la fisiología y/o la adecuación biológica de ectotermos (Huey y Kingsolver, 1993; Bozinovic y cols., 2011a; Huey y cols., 2012). Altas y bajas temperaturas reducen el desempeño, pudiendo alcanzar valores mínimos en los límites térmicos críticos máximos y mínimos (CT_{max} y CT_{min} , respectivamente). Dentro de los límites térmicos críticos, el desempeño alcanza el máximo (D_{max}) en una región térmica óptima (T_o), luego el desempeño decae abruptamente a altas temperaturas.

Una manera de comprender este fenómeno es a través del análisis de la llamada “Desigualdad de Jensen”, una propiedad matemática de las funciones no lineales, que establece que, para una función no lineal, $f(x)$, y una muestra de x valores con una media de \bar{x} , la media de $f(x)$, $\overline{f(x)}$ no es equivalente a la media de x , $f(\bar{x})$. Si $f(x)$ está acelerando (i.e., la segunda derivada es positiva), entonces $\overline{f(x)} > f(\bar{x})$, y si está decelerando (i.e., la segunda derivada es negativa), entonces $\overline{f(x)} < f(\bar{x})$ (Ruel y Ayres, 1999). Por lo tanto, el impacto de la variación térmica sobre el rendimiento fisiológico individual dependerá del valor de la temperatura ambiental promedio en relación con la temperatura a la que un organismo alcanza su máximo rendimiento (Estay y cols., 2011; Roitberg y Mangel, 2016).

Estay y cols. (2014) modelaron el efecto del incremento de la media, la varianza o ambas en el desempeño de ectotermos, e indicaron que los efectos dependerán tanto de la temperatura corporal como de la sensibilidad térmica de los organismos. Por ejemplo, si un animal ectotermo experimenta un incremento en temperatura promedio, sin cambios en la varianza, tendrá efectos positivos lineales cuando la temperatura corporal (T_c) sea menor que T_o (Figura 1.1B), pero el efecto será negativo si T_c está sobre D_{max} (Figura 1.1C). Además, si un ectotermo experimenta cambios en

la varianza de la temperatura, el desempeño se incrementará sólo si T_c está por debajo del punto de inflexión en la curva de rendimiento (Figura 1.1A), finalmente cambios en ambos, media y varianza de la temperatura serán positivos si T_c está bajo el punto de inflexión, serán negativos cuando T_c este sobre T_0 , y serán mixtos si T_c esta entre el punto de inflexión y T_0 , es decir dependerán de la magnitud de la variabilidad térmica experimentada por los organismos (Figura 1.1D).

Bozinovic y cols. (2013) evaluaron el efecto de la variabilidad térmica sobre la curva de desempeño metabólico en el escarabajo *Tenebrio molitor* y mostraron que los animales modificaron la tasa de gasto energético luego de tres semanas de aclimatación a diferentes tratamientos de fluctuación térmica. Específicamente, los autores compararon la amplitud del desempeño (T_{br}), el máximo desempeño (D_{max}) y la temperatura optima (T_0). Los resultados mostraron un significativo efecto de la variabilidad térmica sobre la curva de desempeño, específicamente, los tenebrios disminuyeron en hasta un 50% el desempeño máximo, pero duplicaron la amplitud del desempeño, volviéndose más “generalistas”. En este sentido, Huey y Hertz (1984) propusieron que la amplitud y el máximo desempeño están inversamente relacionados debido a posibles restricciones, o compensaciones genéticas entre especialistas y generalistas (“the jack-of-all-trades is a master of none”). Por otra parte, Kingsolver y cols. (2016) evaluaron los efectos de la variación térmica sobre los límites térmicos (CT_{max}) en larvas del gusano del tabaco *Manduca sexta*. Específicamente, ellos sometieron a larvas a una de tres condiciones experimentales, (1) pulsos de calor, (2) fluctuación térmica diaria, y (3) temperatura constante. Ellos encontraron que larvas expuestas a pulsos térmicos superiores a 35°C incrementaron significativamente su CT_{max} . La fluctuación diaria, la temperatura promedio y la interacción de ambos también afectaron el límite térmico superior. En consecuencia, la sensibilidad de los organismos a la temperatura puede ser modificada por la experiencia (i.e. plasticidad fenotípica)¹. La aclimatación en un ambiente cambiante depende del patrón temporal de cambio ambiental y de la tolerancia fisiológica de cada fenotipo, y pueden mitigar los efectos adversos de

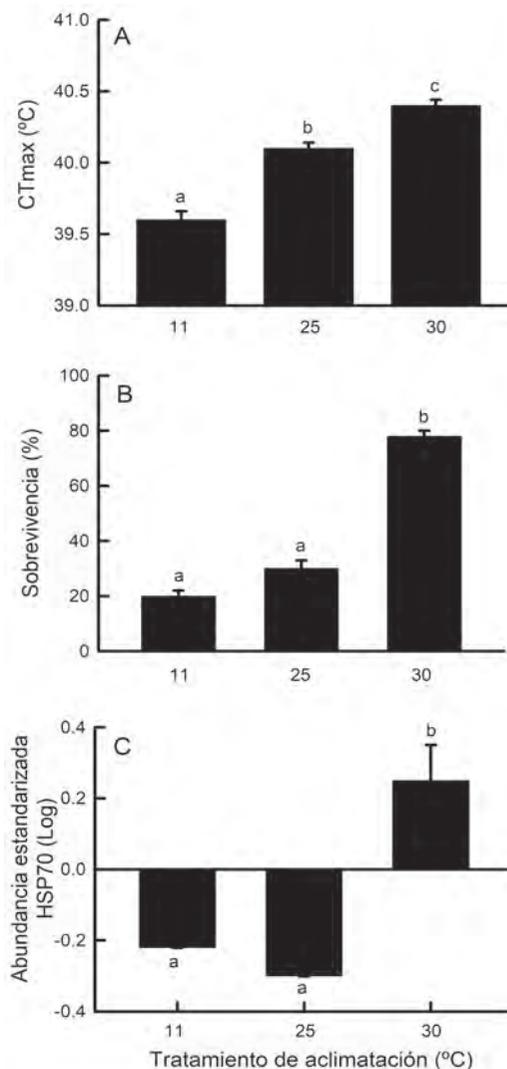


Figura 1.2. Tolerancia al calor de *Drosophila malaogaster* aclimatadas a tres tratamientos térmicos, 11, 25 y 30°C. (A) CT_{max} ; (B) Sobrevivencia luego de shock de calor; (C) Expresión genica de HSP70. Modificado de Colinet et al. (2013)

la temperatura (Pigliucci, 2001; Cavieres y cols., 2016, 2017; Abram y cols., 2016).

Bases celulares de la tolerancia térmica: proteínas de estrés térmico

Entre los ajustes fenotípicos que favorecen la tolerancia térmica, se han descrito variadas mo-

¹ Plasticidad fenotípica es la habilidad de los organismos para modificar su fenotipo en respuesta a factores ambientales (West-Eberhard 2003).

dificaciones a nivel celular, por ejemplo, cambios en la composición de lípidos de membrana (Hazel, 1995), en la concentración de azúcares (Hoffmann y Parsons, 1997) y en otros metabolitos de bajo peso molecular, así como síntesis de nuevas proteínas (e.g. Proteínas de estrés térmico; Storey y Storey, 2005).

Las proteínas de estrés térmico (HSP), son una familia de proteínas chaperonas que asisten una gran variedad de procesos celulares y mitigan el daño celular durante el estrés térmico (Feder y Hofmann, 1999). Las HSP participan en la translocación, plegado, y degradación de otras proteínas mal plegadas o agregadas (Gething y Sambrook, 1992; Jolly y Morimoto, 1999; Gregersen y cols., 2005). Durante el estrés térmico, los organismos incrementan la expresión de estas proteínas, aumentando así su termo tolerancia (Krebs y Loeschcke, 1994; Krebs y Feder, 1998; Feder y cols., 2002). Específicamente la HSP70 es una de las proteínas más abundantes y mejor caracterizadas de la familia de proteínas de estrés térmico, y es en gran medida responsable de la tolerancia térmica de los organismos (Mosser y cols., 2000), aunque con aparentes costos para ellos (Krebs y Loeschcke, 1994; Krebs y Feder, 1997; 1998; Feder y cols., 2002). Algunos estudios muestran variaciones inter-poblacionales en la expresión de estas proteínas en asociación a condiciones térmicas del ambiente, a cambios estacionales (Banerjee y cols., 2014) o gradientes geográficos (Karl y cols., 2008). Krebs y Feder (1997) estudiando la tolerancia térmica en *Drosophila melanogaster*, indicaron que tanto el incremento en la temperatura como la duración de la exposición térmica en larvas, favoreció la concentración de HSP70, además de incrementar la tolerancia al estrés y disminuir el tiempo de desarrollo en larvas. Por otra parte, un estudio de Colinet y cols. (2013) donde aclimataron a la mosca de la fruta *D. melanogaster* a altas y bajas temperaturas, indicó que moscas aclimatadas a calor incrementaron la tolerancia al calor (CT_{max}) y la sobrevivencia. Además, mostraron un incremento la expresión de HSP70 respecto de moscas aclimatadas a menor temperatura (Figura 1.2). Otros estudios también han revelado la misma asociación entre expresión de proteínas de estrés térmico y el incremento de tolerancias térmicas (ver Dahlggaard y cols., 1998; Roberts y Feder, 2000; Calabria y cols., 2012).

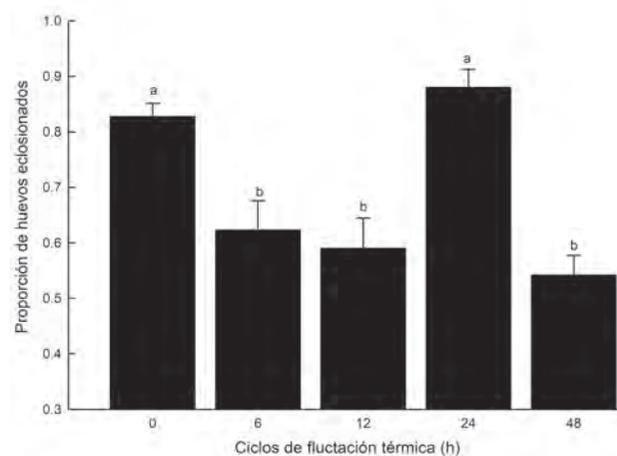


Figura 1.3. Proporción de huevos eclosionados de *Drosophila melanogaster* aclimatados a diferentes ciclos de fluctuación térmica (h). Letras diferentes indican diferencias significativas entre los valores. Los datos se informan como media \pm EE. Modificado de Cavieres et al. (2018)

Efectos dependientes del tiempo

El efecto de las temperaturas extremas sobre el rendimiento y la adecuación biológica de los organismos depende de la duración y el patrón de la exposición térmica (“efectos dependientes del tiempo”, Kingsolver y Woods, 2016) y pueden afectar el desempeño de ectotermos. Los efectos negativos, generalmente asociados a shock térmicos repetidos (de calor o frío), podrían reducir el desempeño y la sobrevivencia (Feder y Hofmann, 1999), mientras que los efectos positivos podrían estar asociados a tiempos de recuperación más rápidos luego de shock de calor o frío (Ji y cols., 2007; Cavieres y cols., 2018).

Estudios que evalúan el impacto de la variabilidad térmica sobre el éxito de eclosión de huevos han mostrado resultados contrastantes (Manenti y cols., 2015; Masel y Siegal, 2009), y en su mayoría han considerado solo escalas intermedias de variación temporal de la temperatura (e. g. ciclos de 24h). Un estudio realizado por Cavieres y cols. (2018) donde se evaluaron los efectos dependientes del tiempo sobre el éxito de eclosión de huevos en *D. melanogaster*, reveló que la frecuencia de estrés térmico experimentada por los huevos afectó su rendimiento de eclosión. Los autores

sometieron a huevos de *D. melanogaster* a variabilidad térmica en distinta frecuencia (ciclos de 6, 12, 24 y 48h) y encontraron que la viabilidad de los huevos expuestos a altas y bajas frecuencias de fluctuación térmica disminuyó significativamente respecto de moscas sujetas a ciclos moderados de fluctuación. Además, huevos mantenidos en tratamientos 24h y 48h eclosionaron después que los huevos mantenidos en ciclos de 6 y 12h de fluctuación térmica (Figura 1.3).

De esta manera, pulsos repetidos de calor afectaron negativamente el éxito de eclosión de *D. melanogaster*. Hipotéticamente, cuando los huevos son expuestos a alta frecuencia de temperaturas estresantes (tratamientos de ciclos de 6h y 12h), la reducción en la eclosión es probablemente una consecuencia del incremento de costos energéticos de mantención y síntesis de proteínas de estrés térmico (Chevin y Hoffmann, 2017; Cooper y cols., 2014; Kafri y cols., 2016; Podrabsky y Somero, 2004). Krebs y Feder (1997) reportaron que las HSPs son sintetizadas y degradadas cada 1.5 y 4 – 6h, respectivamente (ver también Sørensen y cols., 2005; Tomanek y Somero, 2000). Así, eventos frecuentes de altas temperaturas que causan estrés fisiológico puede inducir en organismos una reducción en la asignación de energía a procesos que involucran reproducción y eclosión. Una hipótesis similar podría ser especificada para más tiempo de exposición, tal como los que se desencadenan en el tratamiento 48h. Además, se ha descrito que la temperatura ambiental podría afectar el ritmo circadiano de eclosión y locomoción en la mosca de la fruta (Rosbash y cols., 1996; Sidote y cols., 1998). De acuerdo con Roberts y Feder (2000), prolongada duración de la exposición térmica tiene efectos negativos en el rendimiento y la adecuación biológica o fitness; específicamente, exposición crónica a altas temperaturas reduce la sobrevivencia y la tasa de desarrollo en insectos (Kingsolver y Woods, 2016; Krebs y Feder, 1997).

Estudios experimentales que involucran la exposición crónica o aguda a diferentes temperaturas son relevantes para nutrir los debates acerca de la capacidad de los animales para adaptarse al rápido calentamiento global.

Incorporando la ontogenia temprana en estudios de variación fenotípica

El ambiente que experimentan los organismos puede inducir variación fenotípica (Schlichting y Pigliucci, 1998). Se ha hipotetizado que estas variaciones ambientales serían las responsables de que los organismos toleren ambientes extremos o fluctuantes (Huey y Berrigan, 1996). Recientemente Araújo y cols. (2013) y Sunday y cols. (2014) reportaron que la tolerancia al calor (i.e., CT_{max}) es invariante a través de los linajes, y que la tolerancia al frío puede variar (i.e., CT_{min} , Addo-Bediako y cols., 2000; Boher y cols., 2010). En otras palabras, la tolerancia de ectotermos al calor parece ser conservada con poca variación latitudinal y temperatura ambiental, pero la tolerancia al frío exhibe gran variabilidad (Bozinovic y cols., 2014). Esto debido a que la selección natural ha operado en el límite térmico superior (Araújo y cols., 2013) o por restricciones fisiológicas (Hochachka y Somero, 2002; Somero, 2010).

La mayoría de los estudios que evalúan límites térmicos y su asociación con latitud y/o temperatura se han hecho en individuos adultos, sin considerar la dependencia ontogenética de la sensibilidad térmica (Denver, 1997; Gilbert y Epel, 2009; Hossack y cols., 2013; Manenti y cols., 2014). Schlichting y Pigliucci (1998) sugirieron que, si la ontogenia temprana no se incorpora en estudios de variación fenotípica, se podría subestimar la respuesta plástica potencial de los organismos. Además, la plasticidad fenotípica podría ser una solución para ambientes heterogéneos (Via y cols., 1995), cuando las condiciones ambientales cambian en el curso de la vida de los organismos. De hecho, estudios que incorporan la ontogenia temprana han revelado que la tolerancia térmica al calor es plástica (rasgo considerado invariante, ver Araújo y cols. 2013). Moscas aclimatadas durante la ontogenia a altas temperaturas (tanto en condiciones variables como constantes) alcanzaron el máximo rendimiento a temperaturas más altas en comparación con las moscas aclimatadas a condiciones frías (Cavieres y cols., 2016). Además, con el fin de mantener el rendimiento alto en ambientes variables, las moscas aclimatadas durante el desarrollo a temperaturas fluctuantes pueden desplazar CT_{max} hacia la derecha como predijeron Huey y Kingsolver (1993) en respuesta

a la selección natural (e.g. cambio evolutivo). De esta forma, la plasticidad del desarrollo que actúa temprano durante la ontogenia podría inducir la aparición de nuevos fenotipos, conciliando el papel restrictivo de la selección para mantener la adaptación local (Young y Badyaev, 2010). Por lo tanto, los fenotipos termo-tolerantes podrían ser también el resultado de fuerzas selectivas que actúan sobre la ontogenia del organismo (Oster y Alberch, 1982, Bowler y Terblanche, 2008). En consecuencia, el ambiente no solo selecciona, sino que también puede generar variación (Schlichting y Pigliucci, 1998; West-Eberhard, 2003; Gilbert y Epel, 2009). En este sentido, Salinas y cols. (2013) indican que la habilidad de enfrentar altas temperaturas también podría estar influenciada por la experiencia parental, es decir, hijos de padres que vivieron en ambientes extremos tendrían mayor habilidad para enfrentar tales ambientes, (ver también Gilchrist y Huey, 2001). De hecho, tales efectos podrían permitir que la descendencia reciba información adecuada temprano en el desarrollo y cambiar así adaptativamente su fenotipo de acuerdo a la información parental (Klosin y cols., 2017; Mousseau y Dingle, 1991; Mousseau y Fox, 1998; Salinas y cols., 2013; Engqvist y Reinhold, 2016). Así el ambiente experimentado por un organismo puede, en algunos casos influenciar la expresión génica para una o más generaciones (Mousseau y Dingle, 1991; Jablonka y Raz, 2009).

Conclusiones

Las consecuencias del ambiente térmico sobre los organismos dependen de las características de la señal ambiental (e.g. intensidad y duración de la exposición), de las características fisiológicas de los organismos (e.g. sensibilidad térmica o TPC) y de su capacidad para responder a los desafíos impuestos por el medio (e.g. plasticidad fenotípica; Cavieres y cols., 2017; Donelson y cols., 2017; Gibbin y cols., 2017). De acuerdo con el Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC 2002), el incremento en la variabilidad térmica y en la frecuencia de condiciones ambientales extremas podría tener un impacto aún mayor en la biodiversidad que el aumento en las temperaturas promedio, y estos efectos necesitan ser cuantificados. En este sentido, son vitales estudios que incorporen no solo nuevos escenarios climáticos

sino también los efectos sobre variables fisiológicas. Denny y Helmuth (2009) proponen que una falta de visión fisiológica es el principal impedimento a la predicción exitosa de los efectos ecológicos de los cambios climáticos. De hecho, debido a que históricamente el análisis de los efectos biológicos del cambio climático ha sido principalmente correlativo, existe la necesidad de que el fisiólogo ecológico y evolutivo contribuya a este importante problema con la generación de modelos predictivos (mecanísticos o causales) de la respuesta de animales al cambio climático (ver Huey y cols., 2012). Se necesitan modelos integrativos, que evalúen los efectos del cambio climático a diferentes escalas (mecanismos y patrones), y que evalúen no solo las consecuencias de cambio climático sobre rasgos individuales, sino que incorporen diferentes niveles de organización (desde las moléculas a la historia de vida), considerando por ejemplo las ventanas de vulnerabilidad que tienen los organismos (la respuesta no es lineal a lo largo de la vida, ver Burggren, 2018) y la capacidad para adaptarse al cambio. Con esta información, se generarán predicciones más realistas sobre los efectos ecológicos (poblacionales, comunitarios y ecosistémicos) del cambio climático.

Referencias

- Abram PK, Boivin G, Moiroux J, Brodeur J (2016) Behavioural effects of temperature on ectothermic animals: unifying thermal physiology and behavioural plasticity: Effects of temperature on animal behaviour. *Biol Rev* 92: 1859-1876
- Araújo MB, Ferri-Yáñez F, Bozinovic F, y cols. (2013) Heat freezes niche evolution. *Ecol Lett* 16: 1206-1219
- Arrighi JM, Lencer ES, Jukar A, y cols (2013) Daily temperature fluctuations unpredictably influence developmental rate and morphology at a critical early larval stage in a frog. *BMC Ecol* 13: 18-18.
- Banerjee D, Upadhyay RC, Chaudhary UB, y cols (2014) Seasonal variation in expression pattern of genes under HSP70. *Cell Stress Chaperones* 19: 401-408
- Bitner-Mathé BC, Klaczko LB (1999) Plasticity of *Drosophila melanogaster* wing morphology: effects

of sex, temperature and density. *Genetica* 105: 203-210

- Bozinovic F, Bastías DA, Boher F, y cols. (2011a) The Mean and Variance of Environmental Temperature Interact to Determine Physiological Tolerance and Fitness. *Physiol Biochem Zool* 84: 543-552
- Bozinovic F, Calosi P, Spicer JI (2011b) Physiological Correlates of Geographic Range in Animals. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 42: 155-179
- Bozinovic F, Catalan TP, Estay SA, Sabat P (2013) Acclimation to daily thermal variability drives the metabolic performance curve. *Evol Ecol Res* 15: 579-587
- Bozinovic F, Medina NR, Alruiz JM, y cols. (2016a) Thermal tolerance and survival responses to scenarios of experimental climatic change: changing thermal variability reduces the heat and cold tolerance in a fly. *J Comp Physiol B* 186: 581-587
- Bozinovic F, Sabat P, Rezende EL, Canals M (2016b) Temperature variability and thermal performance in ectotherms: Acclimation, behaviour, and experimental considerations. *Evol Ecol Res* 17: 111-124
- Burggren W (2018) Developmental phenotypic plasticity helps bridge stochastic weather events associated with climate change. *J Exp Biol* 221: jeb161984
- Calabria G, Dolgova O, Rego C, y cols. (2012) Hsp70 protein levels and thermotolerance in *Drosophila subobscura*: A reassessment of the thermal co-adaptation hypothesis. *J Evol Biol* 25: 691-700
- Cavieres G, Bogdanovich JM, Bozinovic F (2016) Ontogenetic thermal tolerance and performance of ectotherms at variable temperatures. *J Evol Biol* 29: 1462-1468
- Cavieres G, Bogdanovich JM, Toledo P, Bozinovic F (2018) Fluctuating thermal environments and time-dependent effects on fruit fly egg-hatching performance. *Ecol Evol* 00: 1-8
- Cavieres G, Nuñez-Villegas M, Bozinovic F, Sabat P (2017) Early life experience drives short-term acclimation of metabolic and osmoregulatory traits in the leaf-eared mouse. *J Exp Biol* 220: 2626-2634
- Chevin L-M, Hoffmann AA (2017) Evolution of phenotypic plasticity in extreme environments. *Phil Trans R Soc B* 372: 20160138
- Chidawanyika F, Nyamukondiwa C, Strathie L, Fischer K (2017) Effects of Thermal Regimes, Starvation and Age on Heat Tolerance of the Parthenium Beetle *Zygogramma bicolorata* (Coleoptera: Chrysomelidae) following Dynamic and Static Protocols. *PloS One* 12: e0169371
- Clavijo-Baquet S, Boher F, Ziegler L, y cols. (2014) Differential responses to thermal variation between fitness metrics. *Sci Rep* 4: 5349-5349
- Colinet H, Lee SF, Hoffmann A (2010) Temporal expression of heat shock genes during cold stress and recovery from chill coma in adult *Drosophila melanogaster*. *FEBS J* 277: 174-185
- Colinet H, Overgaard J, Com E, Sørensen JG (2013) Proteomic profiling of thermal acclimation in *Drosophila melanogaster*. *Insect Biochem Mol Biol* 43: 352-365
- Colinet H, Sinclair BJ, Vernon P, Renault D (2015) Insects in Fluctuating Thermal Environments. *Annu Rev Entomol* 60: 123-140
- Cooper BS, Hammad LA, Montooth KL, Wilson R (2014) Thermal adaptation of cellular membranes in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Funct Ecol* 28: 886-894
- Dahlggaard J, Loeschcke V, Michalak P, Justesen J (1998) Induced thermotolerance and associated expression of the heat-shock protein Hsp70 in adult *Drosophila melanogaster*. *Funct Ecol* 12: 786-793
- Dawson TP, Jackson ST, House JI, y cols. (2011) Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate. *Science* 332: 53-58
- Denny M, Helmuth B (2009) Confronting the physiological bottleneck: A challenge from eco-mechanics. *Integr Comp Biol* 49: 197-201
- DeVries ZC, Appel AG (2013) Standard metabolic rates of *Lepisma saccharina* and *Thermobia domestica*: effects of temperature and mass. *J Insect Physiol* 59: 638-645
- Donelson J, Salinas S, L. Munday P, Shama L (2017) Transgenerational plasticity and climate change experiments: Where do we go from here?

Glob Change Biol 24(1):13-34

- Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, y cols. (2000) Climate Extremes: Observations, Modeling, and Impacts. *Science* 289: 2068-2074
- Engqvist L, Reinhold K (2016) Adaptive trans-generational phenotypic plasticity and the lack of an experimental control in reciprocal match/mismatch experiments. *Methods Ecol Evol* 7: 1482-1488
- Estay SA, Clavijo-Baquet S, Lima M, Bozinovic F (2011) Beyond average: an experimental test of temperature variability on the population dynamics of *Tribolium confusum*. *Popul Ecol* 53: 53-58
- Estay SA, Lima M, Bozinovic F (2014) The role of temperature variability on insect performance and population dynamics in a warming world. *Oikos* 123: 131-140
- Feder ME, Hofmann GE (1999) Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annu Rev Physiol* 61: 243-82
- Gething M-J, Sambrook J (1992) Protein folding in the cell. *Nature* 355: 33
- Gibbin EM, N'Siala GM, Chakravarti LJ, y cols. (2017) The evolution of phenotypic plasticity under global change. *Sci Rep* 7: 17253
- Gilbert AL, Miles DB (2017) Natural selection on thermal preference, critical thermal maxima and locomotor performance. *Proc R Soc B Biol Sci* 284: 20170536
- Gilchrist GW, Huey RB (2001) Parental and developmental temperature effects on the thermal dependence of fitness in *Drosophila melanogaster*. *Evol Int J Org Evol* 55: 209-214
- Gregersen N, Bolund L, Bross P (2005) Protein misfolding, aggregation, and degradation in disease. *Mol Biotechnol* 31: 141-150
- Hoffmann AA (2010) Physiological climatic limits in *Drosophila*: patterns and implications. *J Exp Biol* 213: 870-880
- Hoffmann AA, Chown SL, Clusella-Trullas S (2013) Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: how constrained are they? *Funct Ecol* 27: 934-949
- Huey R, Berrigan D (1996) Testing evolutionary hypotheses of acclimation. *Anim Temp Phenotypic Evol Adapt* 59: 205-237
- Huey R, Kingsolver J (1993) Evolution of resistance to high temperature in ectotherms. *Am Nat* 142: S21-S46
- Huey RB, Hertz PE (1984) Is a Jack-of-All-Temperatures a Master of None? *Evolution* 38: 441-444
- Huey RB, Kearney MR, Krockenberger A y cols. (2012) Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 367: 1665-1679
- IPCC (2002) Climate Change and Biodiversity. IPCC Technical Paper V. Gitay H, Suárez A, Watson RT, Dokken DJ (Eds.) IPCC, Ginebra, Suiza, 85 pp
- IPCC (2007) Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de Trabajo II y III al Cuarto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos Sobre El Cambio Climático. Pachauri RK y Reisinger A (Eds.) IPCC, Ginebra, Suiza, 104 pp
- Ji X, Gao J-F, Han J (2007) Phenotypic Responses of Hatchlings to Constant Versus Fluctuating Incubation Temperatures in the Multi-banded Krait, *Bungarus multicinctus* (Elapidae). *Zoolog Sci* 24: 384-390
- Jolly C, Morimoto RI (1999) Stress and the cell nucleus: dynamics of gene expression and structural reorganization. *Gene Expr* 7: 261-270
- Kafri M, Metzler-Raz E, Jona G, Barkai N (2016) The Cost of Protein Production. *Cell Rep* 14: 22-31
- Karl I, Sørensen JG, Loeschcke V, Fischer K (2008) HSP70 expression in the Copper butterfly *Lycaena tityrus* across altitudes and temperatures. *J Evol Biol* 22: 172-178
- Kielland ØN, Claus B, Sigurd E (2017) Is there plasticity in developmental instability? The effect of daily thermal fluctuations in an ectotherm. *Ecol Evol* 7: 10567-10574
- Kingsolver JG, MacLean HJ, Goddin SB, Augustine KE (2016) Plasticity of upper thermal limits to acute and chronic temperature variation in *Manduca sexta* larvae. *J Exp Biol* 219: 1290-1294
- Kingsolver JG, Woods HA (2016) Beyond

Thermal Performance Curves: Modeling Time-Dependent Effects of Thermal Stress on Ectotherm Growth Rates. *Am Nat* 187: 283-294

- Klosin A, Casas E, Hidalgo-Carcedo C, y cols. (2017) Transgenerational transmission of environmental information in *C. elegans*. *Science* 356: 320-323
- Krams I, Daukšte J, Kivleniece I, y cols. (2011) Overwinter survival depends on immune defence and body length in male *Aquarius najas* water striders. *Entomol Exp Appl* 140: 45-51
- Krebs RA, Feder ME (1997) Tissue-specific variation in Hsp70 expression and thermal damage in *Drosophila melanogaster* larvae. *J Exp Biol* 200: 2007-2015
- Lean JL, Rind DH (2008) How natural and anthropogenic influences alter global and regional surface temperatures: 1889 to 2006. *Geophys Res Lett* 35: L18701
- Manenti T, Loeschcke V, Moghadam NN, Sørensen JG (2015) Phenotypic plasticity is not affected by experimental evolution in constant, predictable or unpredictable fluctuating thermal environments. *J Evol Biol* 28: 2078-2087
- Marr AG, Ingraham JL (1962) Effect of temperature on the composition of fatty acids in *Escherichia coli*. *J Bacteriol* 84: 1260-1267
- Masel J, Siegal ML (2009) Robustness: mechanisms and consequences. *Trends Genet TIG* 25: 395-403
- Meehl GA, Tebaldi C (2004) More Intense, More Frequent, and Longer Lasting Heat Waves in the 21st Century. *Science* 305: 994-997
- Miller N, Stillman J (2012) Physiological optima and critical limits. *Nat Educ Knowl* 3: 1
- Mosser DD, Caron AW, Bourget L, y cols. (2000) The Chaperone Function of hsp70 Is Required for Protection against Stress-Induced Apoptosis. *Mol Cell Biol* 20: 7146-7159.
- Mousseau TA, Dingle H (1991) Maternal Effects in Insect Life Histories. *Annu Rev Entomol* 36: 511-534
- Mousseau TA, Fox CW (1998) The adaptive significance of maternal effects. *Trends Ecol Evol* 13: 403-407
- Paaajmans KP, Blanford S, Bell AS, y cols. (2010) Influence of climate on malaria transmission depends on daily temperature variation. *Proc Natl Acad Sci* 107: 15135-15139
- Palmer G, Platts PJ, Brereton T, y cols. (2017) Climate change, climatic variation and extreme biological responses. *Phil Trans R Soc B* 372: 20160144
- Pigliucci M (2001) Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture. The John Hopkins University Press, Baltimore, 328 pp
- Pittendrigh CS (1954) On temperature independence in the clock system controlling emergence time in *Drosophila*. *Proc Natl Acad Sci* 40:1018-1029
- Podrabsky JE, Somero GN (2004) Changes in gene expression associated with acclimation to constant temperatures and fluctuating daily temperatures in an annual killifish *Austrofundulus limnaeus*. *J Exp Biol* 207: 2237-2254
- Pörtner HO (2002) Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 132: 739-761
- Ragland GJ, Kingsolver JG (2008) The effect of fluctuating temperatures on ectotherm life-history traits: comparisons among geographic populations of *Wyeomyia smithii*. *Evol Ecol Res* 10: 29-44
- Rahmstorf S, Coumou D (2011) Increase of extreme events in a warming world. *Proc Natl Acad Sci* 108: 17905-17909
- Roberts SP, Feder ME (2000) Changing fitness consequences of hsp70 copy number in transgenic *Drosophila* larvae undergoing natural thermal stress. *Funct Ecol* 14: 353-357
- Roitberg BD, Mangel M (2016) Cold snaps, heatwaves, and arthropod growth. *Ecol Entomol* 41: 653-659
- Rosbash M, Allada R, Dembinska M, y cols. (1996) A *Drosophila* circadian clock. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 61: 265-278
- Ruel JJ, Ayres MP (1999) Jensen's inequality predicts effects of environmental variation. *Trends Ecol Evol* 14: 361-366
- Salachan PV, Sørensen JG (2017) Critical

thermal limits affected differently by developmental and adult thermal fluctuations. *J Exp Biol* 220: 4471-4478

- Salinas S, Brown SC, Mangel M, Munch SB (2013) Non-genetic inheritance and changing environments. *Non-Genet Inherit* 1: 38-50
- Saxon AD, O'Brien EK, Bridle JR (2018) Temperature fluctuations during development reduce male fitness and may limit adaptive potential in tropical rainforest *Drosophila*. *J Evol Biol* 31: 405-415
- Schlichting CD, Pigliucci M (1998) Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective, Sinauer Associates Inc, Primera Edición, Sunderland, 387 pp
- Sidote D, Majercak J, Parikh V, Edery I (1998) Differential effects of light and heat on the *Drosophila* circadian clock proteins PER and TIM. *Mol Cell Biol* 18: 2004-2013
- Sinensky M (1974) Homeoviscous adaptation - a homeostatic process that regulates the viscosity of membrane lipids in *Escherichia coli*. *Proc Natl Acad Sci* 71: 522-525
- Sørensen JG, Nielsen MM, Kruhøffer M, y cols. (2005) Full genome gene expression analysis of the heat stress response in *Drosophila melanogaster*. *Cell Stress Chaperones* 10: 312-328
- Storey KB, Storey JM (2005) Biochemical adaptation to extreme environments. En: Walz W (Eds.) Integrative physiology in the proteomics and post-genomics age. The Humana Press, 169-200 pp
- Sunday JM, Bates AE, Dulvy NK (2011) Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 278: 1823-1830
- Terblanche JS, Nyamukondiwa C, Kleynhans E (2010) Thermal variability alters climatic stress resistance and plastic responses in a globally invasive pest, the Mediterranean fruit fly (*Ceratitidis capitata*). *Entomol Exp Appl* 137: 304-315
- Thompson RM, Beardall J, Beringer J, y cols. (2013) Means and extremes: building variability into community-level climate change experiments. *Ecol Lett* 16: 799-806
- Tomanek L, Somero GN (2000) Time course

and magnitude of synthesis of heat-shock proteins in congeneric marine snails (Genus *tegula*) from different tidal heights. *Physiol Biochem Zool* PBZ 73: 249-256

- Vázquez DP, Gianoli E, Morris WF, Bozinovic F (2017) Ecological and evolutionary impacts of changing climatic variability. *Biol Rev* 92: 22-42
- Waddington CH (1956) Genetic assimilation of the bithorax phenotype. *Evolution* 10: 1-13
- Williams CM, Marshall KE, MacMillan HA, y cols. (2012) Thermal Variability Increases the Impact of Autumnal Warming and Drives Metabolic Depression in an Overwintering Butterfly. *Plos One* 7: e34470

CAPÍTULO 2

SOBRE LAS TOLERANCIAS DE INSECTOS NOCIVOS EN ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO

Sergio A. Estay^{1,3} & Sabrina Clavijo-Baquet²

¹Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

²Sección Etología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

³Center of Applied Ecology and Sustainability (CAPES), Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Introducción

Desde sus comienzos, la ecología ha reconocido la importancia de la influencia de los factores ambientales y ha concentrado muchos esfuerzos para lograr su comprensión (Allee y cols., 1949; Andrewartha y Birch, 1954). Entre estos factores, el clima ha tenido un lugar preponderante en la investigación de los ecólogos durante los últimos 80 años y hoy nos encontramos frente a un nuevo impulso en esta área motivado por la necesidad de conocer y predecir las consecuencias del cambio climático. La amplia evidencia de cómo los recientes cambios en el clima han afectado a un gran número de organismos, tanto en sus tamaños poblacionales como en sus distribuciones (Walther y cols., 2002), hace imperativo el concentrar esfuerzos en profundizar nuestro entendimiento de la interfase entre los sistemas ecológicos y el clima (Stenseth y cols., 2002). Es solo de esta forma que podremos incorporar este conocimiento en la generación de herramientas predictivas sólidas que nos permitan afrontar de mejor forma estas modificaciones de gran escala.

Uno de los campos donde el desarrollo de estas herramientas predictivas es clave, es el del control de plagas y enfermedades. Ya en el siglo XIX variables climáticas locales eran usadas para predecir la aparición de plagas agrícolas o la floración de alguna especie (Wang, 1960). El desarrollo de métodos de estimación de duración de ciclos de

vida basados en grados-día, o el desarrollo de tablas de vida bajo distintas condiciones ambientales, son un buen ejemplo de como la relación existente entre el ambiente en que se desarrolla un organismo y sus rasgos fisiológicos y de historia de vida, puede explicar fenómenos que ocurren al nivel de la población o la interacción entre poblaciones.

Aspectos teóricos de la relación temperatura-desempeño

La relación entre la temperatura ambiental y el desempeño fisiológico se ha descrito como una función unimodal y asimétrica (Ver Capítulo 1, Figura 1.1). Este tipo de curva representa el modelo base o nulo para examinar la respuesta del organismo bajo distintas temperaturas, y puede ser utilizado con cualquier indicador de desempeño como la tasa reproductiva, sobrevivencia, fecundidad, mortalidad por edad específica, etc. Debido a la no linealidad de la curva, los valores que caen fuera de los límites térmicos tienden rápidamente a cero, de modo que dependiendo de cuán no lineal sea la función, lejos de los límites térmicos inferior y superior, incluso una exposición menor a estas temperaturas podría ser letal para los individuos.

Este modelo teórico, sin embargo, se limita a establecer el efecto de la temperatura promedio

sobre el desempeño, aún cuando diversas propuestas teóricas y estudios empíricos han mostrado que los efectos de la temperatura media y la varianza térmica pueden conducir a respuestas más complejas en las curvas de rendimiento. En este sentido, Estay y cols. (2011, 2014) han sugerido que el rendimiento podría verse afectado positiva o negativamente por la temperatura, dependiendo del cambio relativo de las magnitudes de la media y la varianza térmica.

¿Qué rasgos medir? Eligiendo entre distintas medidas de desempeño

En la aplicación de los modelos previamente descritos para el control de plagas, una de las medidas de desempeño más utilizada es la duración del ciclo de vida y su relación con la temperatura media. Específicamente, el desarrollo desde embrión hasta la madurez sexual de un individuo y la temperatura promedio del ambiente que lo rodea. Esto es conocido como el tiempo generacional y es uno de los parámetros más relevantes en una tabla de vida (Southwood, 1971). Otra relación muy analizada es entre la temperatura, la tasa intrínseca de crecimiento (r) y la tasa reproductiva neta (R_0), o en sus componentes (tasas de natalidad y mortalidad), principalmente en el contexto del análisis de tablas de vida. A pesar de su aplicabilidad como mediciones de la adecuación biológica, Pásztor, y cols. (1996) y Kozowski (1993) señalaron que el uso de parámetros demográficos en los estudios de historia de vida debe tomarse con precaución, ya que cada parámetro debe interpretarse en su propio contexto y es restringido por sus propios supuestos. Por lo tanto, estos parámetros deben usarse bajo condiciones limitadas. Por ejemplo, R_0 debe usarse cuando el estado del rasgo en estudio se fija a lo largo de la vida de un individuo. Por el contrario, r es una medida precisa de la aptitud cuando el estado de un individuo cambia de un año a otro (Pásztor, y cols., 1996). Estas restricciones tienen profundas consecuencias en el diseño de los experimentos, la interpretación de los resultados obtenidos en el laboratorio y su extrapolación a las condiciones del campo. En un estudio exhaustivo, Huey y Berrigan (2001) mostraron que R_0 y r difirieron en su respuesta a diferentes regímenes de temperatura constante, y que gran parte de esta diferencia es-

tuvo mediada por el tiempo de generación (T_g). Por ejemplo, entre ectotermos, la temperatura óptima para r es generalmente más alta que para R_0 . Por otro lado, Clavijo-Baquet y cols. (2014) estudiaron como los efectos de la temperatura (cambios en promedio y variabilidad) afectan a los diferentes parámetros poblacionales en *Drosophila melanogaster*. Los autores evidenciaron que R_0 y T_g pueden presentar una respuesta no lineal a los cambios en variabilidad y promedio de la temperatura, mientras que los cambios en r fueron casi indistinguibles. En particular, R_0 y T_g mostraron un punto de inflexión frente a la variabilidad, produciendo una disminución de R_0 por encima de 17 °C, mientras que por debajo de esta temperatura la variabilidad aumentaba el R_0 . En el caso de T_g , el punto de inflexión se encontró alrededor de los 20 °C pero en ambos casos, tanto R_0 y T_g , la densidad poblacional moduló a qué temperatura se encuentra dicho punto de inflexión.

Algunos de los trabajos pioneros que relacionaron la temperatura ambiental con variables demográficas pueden considerarse clásicos de la literatura ecológica. Birch (1953), mostró que la relación entre la temperatura y estos parámetros era descrita por una curva unimodal en tres especies de escarabajos de los granos. Thomas Park en su trabajo de 1948 con poblaciones de *Tribolium confusum* y *T. castaneum* reporta fuertes cambios en la fertilidad media de las hembras (de cuyo valor dependen r y R_0) para tres temperaturas de cultivo. A nivel poblacional, en un ejemplo clásico, Gause (1931) mostró como la densidad de equilibrio de un cladócero se modifica frente a cambios en la temperatura de cultivo. Las relaciones depredador-presa también se ven afectadas por la temperatura en insectos. Por ejemplo, Menon y cols. (2002), descubrieron cómo la respuesta funcional de una avispa parasitoide se modifica con la temperatura. Estos autores descubrieron una relación positiva entre la capacidad de búsqueda de la avispa *Anisopteromalus calandrea* y la temperatura del ambiente.

En cuanto a los efectos de la variabilidad térmica, la mayoría de los estudios se han centrado en los rasgos del ciclo de vida, como el tiempo de desarrollo (e.g. Dallwitz, 1984; Worner, 1992; Ragsland y Kingsolver, 2008), éxito de eclosión (Ji y cols., 2007) o calidad de la progenie (Pétavy, 2004; Ji y cols., 2007; Folguera y cols., 2009). En particular,

Lamb (1961) sugirió que las temperaturas fluctuantes tienen un efecto distinto sobre el desarrollo de insectos en comparación con las temperaturas constantes (véase también Dallwitz, 1984; Hilbeck y Kennedy, 1998; Hercus y cols., 2003). Recientemente, diversos estudios evaluaron los impactos de la temperatura media y la varianza térmica en la resistencia al estrés ambiental en artrópodos terrestres (Terblanche y cols., 2010; Folguera y cols., 2011). En el caso de los insectos vectores de enfermedades, Paaijmans y cols. (2010) mostraron que las fluctuaciones diarias influyen en la infección, el desarrollo y la transmisión de la malaria. Por otro lado, Lambrechts y cols. (2011) demostraron que a mayores fluctuaciones diarias de la temperatura la sobrevivencia de *Aedes aegypti*, mosquito portador del dengue, era afectada negativamente, pero que con fluctuaciones moderadas aumentaba la transmisión del virus. En general, estos estudios indican que la magnitud de las fluctuaciones térmicas puede tener efectos importantes sobre los fenotipos, lo que a su vez podría afectar el desempeño biológico, la transmisión de los patógenos y la incidencia de las enfermedades (Ver también capítulos 1 y 3).

Fisiología de insectos-plaga en el contexto de cambio climático

En términos históricos, la mayor cantidad de esfuerzos de investigación en insectos ha estado dirigida a la relación entre diversos rasgos del individuo y la temperatura ambiental. El uso de estos métodos comenzó durante el siglo XIX (Wang, 1960) y desde entonces se han desarrollado múltiples estudios con distintos enfoques, métodos y modelos para ser utilizados tanto en análisis teóricos como con fines prácticos (e.g. Davidson, 1944; Davidson y Andrewartha, 1948; Andrewartha y Birch, 1954; Stinner y cols. 1974; Hagstrum y Milliken, 1991; Lactin y cols. 1995; Briere y cols. 1999). De estas múltiples investigaciones se ha podido llegar a definir un claro marco teórico de la relación entre temperatura y rasgos individuales que puede ser aplicado a cualquier ectotermo.

Todo este marco teórico sobre la relación entre temperatura y desempeño biológico, debe ser la base para entender y predecir los potenciales

cambios en la distribución y abundancia de plagas y enfermedades bajo los distintos escenarios de cambio climático. A pesar del alto grado de incertidumbre en las predicciones de los escenarios de calentamiento global y los múltiples modelos de circulación global disponibles, existe un consenso de que la temperatura promedio a escala global aumentará de 2 a 5°C durante el próximo siglo, con excepciones a escala local (IPCC, 2013). Sin embargo, y tal vez más importante, no hay consenso en el cambio esperado en la variabilidad térmica. Se ha sugerido que la variabilidad térmica a escala diaria y estacional se incrementará en el próximo siglo (Burroughs, 2007) o se reducirá como resultado de los aumentos previstos en las temperaturas mínimas diarias (IPCC, 2013). Por lo tanto, como lo señalaron Bozinovic y cols. (2011), para predecir las respuestas al cambio climático, los ecólogos deben comprender los patrones de variación térmica, los mecanismos por los cuales los animales hacen frente a esta variación y las consecuencias demográficas y de desempeño que estos tienen (Ver también capítulo 1).

A continuación, para ejemplificar estos conceptos, analizaremos casos de insectos nocivos para la agricultura y la salud humana, y como la temperatura ambiental incide en rasgos claves de su desempeño. A partir de esta relación se extraerán lecciones sobre el impacto del cambio climático sobre la distribución y abundancia de estos organismos.

Fisiología térmica de insectos plagas de la agricultura

Para el estudio de los efectos de la temperatura ambiental sobre las poblaciones de insectos se han utilizado organismos modelos de fácil colecta y/o mantenimiento en el laboratorio, como por ejemplo las diversas especies de la mosca de la fruta, (e.g. *Drosophila melanogaster*), y coleópteros como el escarabajo de la harina, *Tribolium confusum*. Esta especie es una conocida plaga cosmopolita de los productos almacenados. Diversos estudios han mostrado un marcado efecto de la varianza de la temperatura sobre r . Por ejemplo, Estay y cols. (2011), cultivaron individuos en diferentes densidades poblacionales (i.e. 2, 4, 8 y 16) en dos tratamientos térmicos con la misma tem-

peratura promedio (24 °C), pero sin variabilidad (± 0 °C) y con variabilidad en la temperatura (± 8 °C). Los efectos de la variabilidad fueron considerables disminuyendo el valor de r (de 3,70 a 2,73), a pesar de que los individuos estuvieron dentro del rango óptimo de temperatura la mitad del tiempo. De estos resultados podemos inferir que la exposición a temperaturas altamente variables puede tener un alto costo asociado en términos de viabilidad y tamaño poblacional en el largo plazo.

Por el contrario, en *Drosophila melanogaster* la disminución del crecimiento poblacional es menor cuando la variabilidad se observa a altas temperaturas (i.e. 24 °C), e incluso r puede aumentar con alta varianza térmica y una temperatura media de 17 °C (Bozinovic y cols., 2011). La temperatura óptima (T_o) de *D. melanogaster* es 24 °C mientras que la de *T. confusum* es 30-33 °C. En resumen, el efecto del aumento de la temperatura promedio y de la varianza de esta no es siempre positivo o negativo (Estay y cols., 2014) y depende si estamos en valores de temperatura menores que el óptimo o por encima de este valor. Estos estudios demuestran que la relación entre la temperatura y los efectos poblacionales en los insectos no es lineal, y que las respuestas frente al proyectado aumento de temperaturas no son fáciles de predecir.

Fisiología térmica de insectos vectores de enfermedades

La relación entre el cambio climático y el aumento en la tasa de emergencia de enfermedades infecciosas es uno de los problemas más relevantes de nuestro tiempo (Harvell y cols., 2002; Hall y cols., 2006; Rohr y cols., 2011). En este sentido, varias enfermedades infecciosas han expandido su rango geográfico, como la enfermedad del virus del Nilo en Norteamérica, o han aumentado su incidencia en áreas donde originariamente estaban restringidas (Gould y Higgs, 2009). Muchas veces dicho incremento ha sido relacionado con el aumento de la temperatura (Hay y cols., 2002a; Hay y cols., 2002b; Patz y cols., 2002). Además, algunas enfermedades han reemergido en Sudamérica como el Dengue y el virus del Zika, en algunos lugares donde habían desaparecido por más de 100 años (Shuaib y cols., 2016; Vasconcelos y Calisher, 2016). En este sentido, las enfermedades transmi-

tidas por vectores (ETVs) son particularmente susceptibles al cambio climático ya que su incidencia depende de la distribución geográfica, abundancia, rasgos de historia de vida y tasas vitales de los insectos vectores que transmiten la enfermedad (Lafferty, 2009), cuyas tasas vitales, rasgos de historia de vida y comportamiento están fuertemente influenciados por la temperatura (Paaijmans y cols., 2013). Sin embargo, todavía hay un debate sobre cómo la distribución de los vectores y la incidencia de la enfermedad podría cambiar. Algunos autores sugieren que la expansión de la distribución es más plausible, mientras que otros señalan que es más probable que se produzca un desplazamiento en la distribución (Lafferty, 2009). En este sentido, la incidencia de las ETVs puede ser evaluada mediante la tasa reproductiva neta (R_0), que es el número de casos que se originan a partir de un único caso en una población de huéspedes (Martcheva, 2015). Cuando R_0 es mayor a 1 la enfermedad se propaga en la población y cuando es menor a 1 eventualmente desaparece. En el caso de las ETVs, R_0 es fuertemente influenciado por las tasas de actividad de los vectores y por ende por la temperatura ambiental (ver Eq 1).

$$\text{Eq 1} \quad R_0 = \frac{1}{r} \left[m a^2 bc p^{EIP} / \ln p \right]$$

donde m es la razón entre los humanos y los vectores, a es la frecuencia de mordida, bc es la competencia vectorial, r es el tiempo de recuperación o el tiempo promedio de un huésped infectado, p es la sobrevivencia del vector y EIP es el período intrínseco de incubación. En particular, la sobrevivencia del vector (p), la frecuencia de mordida (a), la competencia vectorial (bc) y el EIP pueden estar fuertemente determinadas por la temperatura ambiental (Paaijmans y cols. 2010; Lambrechts y cols. 2011; Rolandi y Schilman, 2012).

Un caso emblemático en Sudamérica es la enfermedad de Chagas, causada por un protozooario parásito, el *Trypanosoma cruzi* (Trypanosomatidae). Esta ETV se encuentra restringida a las Américas donde se estima que 6 millones de personas están infectadas (WHO, 2002; Schofield y cols., 2006), generando costos médicos de 267 millones de dólares al año solamente en Colombia (Castillo-Ri-

quelme y cols., 2008). La transmisión ocurre cuando un vector infectado se alimenta de la sangre humana y, a la vez defeca, por lo cual las heces infectadas entran en contacto con la mordedura, los ojos, la boca o cualquier ruptura de la piel cuando la persona se frota instintivamente. En el sur de Sudamérica (cono sur) el vector más importante de la enfermedad de Chagas es *Triatoma infestans*. Se trata de un triatomineo doméstico que habitualmente vive en grietas de las paredes de hogares mal contruidos en zonas rurales (WHO, 2002) y estructuras peri-domésticas como corrales de aves y cerdos (Vazquez-Prokopec y cols., 2002). Sin embargo, también existen focos silvestres de *T. infestans* en Chile (Bacigalupo y cols., 2006; Bacigalupo y cols., 2010), Bolivia (Noireau y cols., 2005) y Argentina (Ceballos y cols., 2011) con individuos que viven en ambientes naturales como formaciones vegetales de bromelias (i.e. *Puya spp*) y refugios de piedras como pircas (Bacigalupo y cols., 2006), probablemente alimentándose de poblaciones de roedores silvestres (Noireau y cols., 2005; Bacigalupo y cols., 2010). La presencia de estos focos silvestres plantea dificultades a los esfuerzos de control de enfermedades debido a su papel en el proceso de re-colonización de hábitats peri-domésticos (Noireau y cols., 2005). Hoy en día, la transmisión vectorial de Chagas por *Triatoma infestans* ha sido interrumpida en Chile, Uruguay, Brasil y algunas regiones de Paraguay, Argentina y Bolivia (WHO, 2002; Schofield y cols., 2006). Además, Uruguay ha erradicado el vector de los hábitats domésticos, y su abundancia disminuyó considerablemente en los peridomésticos con una infectabilidad individual menor al 1% (MSP, Uruguay).

Los factores climáticos se proponen como el principal mecanismo de regulación de las poblaciones de *T. infestans*. Sin embargo, el papel de la variabilidad térmica en la respuesta de los individuos de *T. infestans* ha sido poco evaluado. *T. infestans* tiene una temperatura de preferencia de 24 °C mientras que la temperatura óptima de fertilidad es a los 27 °C (Canals y cols., 1997), la cual es la temperatura de mantención y cría de la mayoría de las colonias de laboratorio. Al igual que todos los ectotermos, *T. infestans* es susceptible a los cambios en la temperatura ambiental. En un ejemplo del efecto de variabilidad térmica, individuos de *T. infestans* provenientes de la colonia

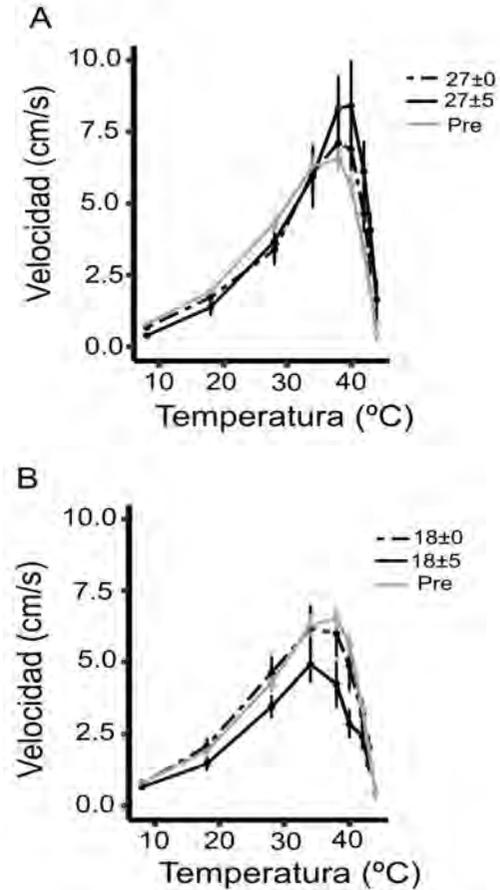


Figura 2.1. Curva de desempeño locomotor en individuos de *T. infestans* aclimatados a tratamientos térmicos que representan diferentes escenarios de cambio climático. A) Pre-aclimatación (Pre) y aclimatación a temperaturas óptimas con y sin variabilidad térmica (27±0 y 27±5 °C). B) Pre-aclimatación (Pre) y aclimatación a temperaturas bajas con y sin variabilidad térmica (18±0 y 18±5 °C).

de la Universidad de Chile fueron aclimatados a diferentes tratamientos térmicos que representan diferentes escenarios de cambio climático (18±0 °C, 18±5 °C, 27±0 °C y 27±5 °C; Clavijo-Baquet y cols. en preparación). Cuando se estimaron los parámetros de las curvas individualmente, se encontró que las diferencias observadas en el máximo rendimiento locomotor (V_{max}) entre los individuos aclimatados a temperaturas altas constantes y variables (27±0 y 27±5 °C) (Figura 2.1A), se debieron a las diferencias en la masa corporal de los individuos (mb) (Tabla 2.1). Además, hay

TABLA 2.1. Resumen de los mejores modelos para los parámetros de las curvas V_{max} , T_o y T_{br} de *Triatoma infestans* aclimatadas a diferentes tratamientos térmicos. Las columnas Variable y Parámetros muestran el nombre de la variable dependiente y las variables independientes correspondientes a cada modelo. Las columnas Estimado, Desv, t-valor y p muestran el valor estimado de cada parámetro, su desviación estándar, valor de t y significancia, respectivamente.

Variable	Parámetros	Estimado	Desv	t-valor	p
V_{max}	intercepto	1,404	0,182	7,737	< 0,001
	mb	-0,298	0,087	-3,412	< 0,05
T_o	Pre	3.588	0,008	435,273	< 0,001
	18 ± 0 °C	-0,037	0,026	-1,448	0,156
	18 ± 5 °C	-0,081	0,018	-4,507	< 0,001
	27 ± 0 °C	0,043	0,020	2,140	< 0,05
	27 ± 5 °C	0,05	0,034	1,483	0,146
T_{br}	Pre	27,51	0,594	46,322	< 0,001
	18 ± 0 °C	-3,129	2,038	-1,535	0,132
	18 ± 5 °C	-5,032	1,296	-3,884	< 0,001
	27 ± 0 °C	-0,94	1,479	-0,636	0,528
	27 ± 5 °C	-2,108	2,324	-0,907	0,369

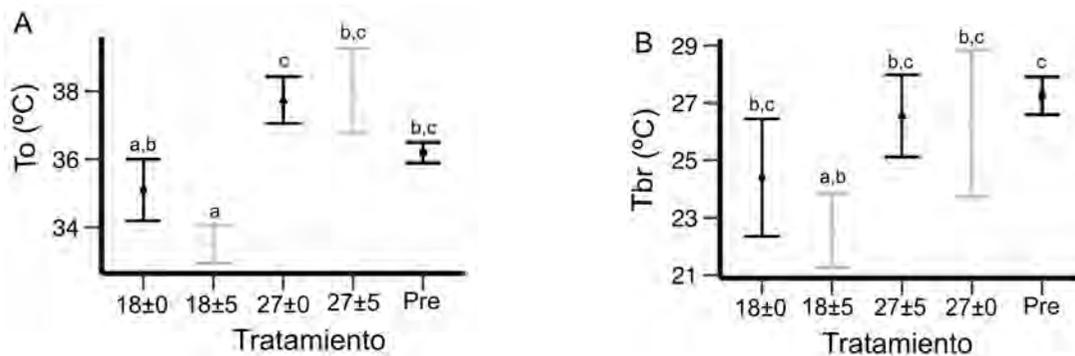


Figura 2.2. (A) Temperatura óptima (T_o) y (B) rango de tolerancia o nicho térmico (T_{br}) en individuos de *Triatoma infestans* aclimatados a tratamientos térmicos que representan diferentes escenarios de cambio climático. Se muestran los valores estimados y su error estándar a partir del mejor modelo mixto anidado por individuo. Las letras muestran las diferencias significativas del test a posteriori de Tukey. (Pre) Pre-aclimatación y tratamientos térmicos (18±0, 18±5, 27±0 y 27±5 °C).

una relación negativa entre la masa corporal y la V_{max} (Tabla 2.1). Por otro lado, los individuos aclimatados a temperaturas bajas y variables (18±5 °C) desplazaron su T_o respecto a la pre-aclimatación (Figura 2.2A) demostrando capacidad

de aclimatación a bajas temperaturas. Sin embargo, la amplitud de nicho (T_{br}) no mostró diferencias significativas entre la mayoría de los tratamientos, solamente fue diferente en aquellos individuos aclimatados a temperaturas bajas y

variables (18 ± 5 °C) respecto a la pre-aclimatación (Figura 2.2B). Entonces, aquellos individuos que experimentan temperaturas variables durante el invierno podrán alcanzar su máximo desempeño (V_{max}) a temperaturas menores, lo que implicaría mayores tasas de actividad y por ende mayor riesgo de infección tempranamente en la temporada estival. Pero estos mismos individuos disminuyen su amplitud de nicho (T_{br}) lo que no les permitiría estar activos a altas temperaturas. En resumen, *T. infestans* muestra capacidad de aclimatación a bajas temperaturas pero un aumento de la variabilidad térmica alrededor de su óptimo no la afecta negativamente.

Conclusiones

A lo largo de este capítulo hemos evidenciado que la relación entre los cambios en la temperatura promedio y las tasas vitales de los ectotermos no es lineal, y que esto dificulta la generación de proyecciones confiables frente al cambio climático, con cambios en la media y la variabilidad de la temperatura. Además, los efectos de la variabilidad en la temperatura pueden afectar positiva o negativamente las poblaciones de insectos, dependiendo del cambio relativo de las magnitudes de la media y la varianza térmica. Es decir, un aumento de la variabilidad de la temperatura aumentará el desempeño de los individuos si la media de la temperatura está por debajo de la temperatura óptima (T_0). Sin embargo, la misma magnitud de cambio en la variabilidad disminuirá el desempeño cuando la media está por encima de T_0 . Por otro lado, se debe tener en cuenta cuál es la pregunta o problema a resolver al momento de elegir el rasgo respuesta (e.g. desempeño locomotor, parámetros poblacionales como r , R_0 o T_g). Por ejemplo, la elección de r podría ser favorable sobre R_0 cuando se quiere entender los efectos sobre rasgos que cambian a una escala temporal menor, mientras que R_0 puede capturar las consecuencias en todo el ciclo de vida de las especies. Finalmente, al evaluar la relación entre temperatura y la abundancia de los insectos ectotermos la aproximación desde el nivel poblacional es preferible, pero es evidente que no siempre es posible realizar dicha elección.

Referencias

- Allee WC, Emerson AE, Park O, Park T, Schmidt KP (1949) Principles of Animal Ecology. Saunders, Philadelphia, 837 pp
- Andrewartha HG, Birch LC (1954) The distribution and abundance of animals. Chicago University Press, Chicago, 782 pp
- Bacigalupo A, Segura JA, García A, Hidalgo J, Galuppo S, Cattán, PE (2006) Primer hallazgo de vectores de la enfermedad de Chagas asociados a matorrales silvestres en la Región Metropolitana, Chile. Rev Med Chile 134(10): 1230-1236
- Bacigalupo A, Torres-Pérez F, Segovia V, García A, Correa JP, Moreno L, y cols. (2010) Sylvatic foci of the Chagas disease vector *Triatoma infestans* in Chile: description of a new focus and challenges for control programs. Mem Inst Oswaldo Cruz 105(5): 633-641.
- Birch LC (1953) Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects: I. the influence of temperature, moisture and food on the innate capacity for increase of three grain beetles. Ecology 34, 698-711.
- Bozinovic F, Bastías DA, Boher F, Clavijo-Baquet S, Estay SA, Angilletta JA (2011) The mean and variance of environmental temperature interact to determine physiological tolerance and fitness. Physiol Biochem Zool 84(6): 543-552.
- Briere JF, Pracros P, Le Roux AY, Pierre JS (1999). A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. Environ Entomol 28(1): 22-29.
- Burroughs WJ (2007) Climate change: a multidisciplinary approach. Cambridge University Press, New York, 298 pp
- Canals M, Cattán P, Ehrenfeld M, Torres P (1992) Poblaciones experimentales de *Triatoma infestans*: efectos de condiciones ambientales variables. Parasitología al Día 16: 72-77.
- Canals M, Solís R, Valderas J, Ehrenfeld M, Cattán PE (1997) Preliminary studies on temperature selection and activity cycles of *Triatoma infestans* and *T. spinolai* (Heteroptera: Reduviidae), Chilean vectors of Chagas' disease. J Med Entomol 34(1): 11-17.

- Castillo-Riquelme M, Guhl F, Turriago B, Pinto N, Rosas F, Martínez MF, y cols. (2008) The costs of preventing and treating Chagas disease in Colombia. *PLoS Negl Trop Dis* 2(11): e336.
- Ceballos LA, Piccinali RV, Marcet PL, Vazquez-Prokopec GM, Cardinal MV, Schachter-Broide J, y cols. (2011) Hidden sylvatic foci of the main vector of Chagas disease *Triatoma infestans*: threats to the vector elimination campaign? *PLoS Negl Trop Dis* 5(10): e1365.
- Clavijo-Baquet S, Boher F, Ziegler L, Martel SI, Estay SA, Bozinovic F (2014) Differential responses to thermal variation between fitness metrics. *Sci Rep* 4:5349.
- Dallwitz R (1984) The influence of constant and fluctuating temperatures on development rate and survival of pupae of the Australian sheep blowfly *Lucilia cuprinae*. *Ent Exp Appl* 36: 89-95
- Davidson J (1944) On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *J Anim Ecol* 13:26-38.
- Davidson J, Andrewartha HG (1948) The influence of rainfall, evaporation, and atmospheric temperature on fluctuations in the size of a natural population *Thrips imaginis* (Thysanoptera). *J Anim Ecol* 17: 200-222.
- De la Vega GJ, Medone P, Ceccarelli S, Rabino-vuch J, Schilman PE (2015) Geographical distribution, climatic variability and thermo-tolerance of Chagas disease vectors. *Ecography* 38: 851-860.
- Estay SA, Clavijo-Baquet S, Lima M, Bozinovic F (2011) Beyond average: an experimental test of temperature variability on the population dynamics of *Tribolium confusum*. *Popul Ecol* 53(1): 53-58.
- Estay SA, Lima M, Bozinovic F (2014) The role of temperature variability on insect performance and population dynamics in a warming world. *Oikos* 123(2): 131-140
- Folguera G, Bastías DA, Bozinovic F (2009) Impact of experimental thermal amplitude on ectotherm performance: Adaptation to climate change variability? *Com Biochem Physiol A* 154: 389-393.
- Folguera G, Bastías DA, Caers J, Rojas JM, Piu-lachs MD, Bellés X, Bozinovic F (2011) An experimental test of the role of environmental temperature variability on molecular, physiological and life-history traits: implications for global warming. *Comp Biochem Physiol A* 159: 242-246
- Gause GF (1931) The influence of ecological factors on the size of populations. *Am Nat* 65: 70-76.
- Gould EA, Higgs S (2009) Impact of climate change and other factors on emerging arbovirus diseases. *T Roy Soc Trop Med H* 103(2): 109-121
- Hall SR, Tessier AJ, Duffy MA, Huebner M, Cáceres CE (2006) Warmer does not have to mean sicker: temperature and predators can jointly drive timing of epidemics. *Ecology* 87(7): 1684-1695
- Hagstrum DW, Milliken GA (1991) Modeling Differences in Insect Developmental Times between Constant and Fluctuating Temperatures. *Ann Entomol Soc Am* 84(4): 369-379
- Harvell CD, Mitchell CE, Ward JR, Altizer S, Dobson AP, Ostfeld RS, y cols. (2002) Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science* 296(5576): 2158-2162.
- Hay SI, Cox J, Rogers DJ, Randolph SE, Stern DI, Shanks GD, y cols. (2002a) Climate change and the resurgence of malaria in the East African highlands. *Nature* 415(6874): 905-909
- Hay SI, Noor A, Simba M, Busolo M, Guyatt H, Ochola S, Snow R (2002b). Clinical epidemiology of malaria in the highlands of western Kenya. *Emerg Infec Dis* 8(6): 543-548
- Hercus M, Loeschcke V, Rattan SIS (2003) Lifespan extension of *Drosophila melanogaster* through hormesis by repeated mild heat stress. *Biogerontology* 4: 149-156
- Hilbeck A, Kennedy GG (1998) Effect of temperature on survival and preimaginal development rates of Colorado potato beetle on potato and horse-nettle: potential role in host range expansion. *Ent Exp Appl* 89: 261-269
- Huey RB, Berrigan D (2001) Temperature, demography, and ectotherm fitness. *Am Nat* 158: 204-210
- IPCC (2013) Climate Change: The Physical Science Basis. Contribución del Grupo de trabajo I al Quinto informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio

Climático. Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp

- Ji X, Gao J, Han J (2007) Phenotypic responses of hatchlings to constant versus fluctuating incubation temperatures in the multi-banded krait, *Bungarus multicinctus* (Elapidae). *Zool Sci* 24: 384-390
- Kozłowski J (1993) Measuring fitness in life, history studies. *Trends Ecol. Evo* 8: 84-85.
- Lactin DJ, Holliday NJ, Johnson DL, Craigen R (1995) Improved Rate Model of Temperature-Dependent Development by Arthropods. *Environ Entomol* 24(1): 68-75.
- Lafferty KD (2009) The ecology of climate change and infectious diseases. *Ecology* 90(4): 888-900
- Lambrechts L, Paaijmans KP, Fansiri T, Carrington LB, Kramer, LD, Thomas, M, Scott, TW (2011). Impact of daily temperature fluctuations on dengue virus transmission by *Aedes aegypti*. *P Natl Acad Sci (USA)* 108: 7460-7465
- Lamb KP (1961) Some effects of fluctuating temperatures on metabolism, development and rate of population growth in the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae*. *Ecology* 42: 740-745.
- Martcheva, M. (2015). An introduction to mathematical epidemiology (Vol. 61). New York: Springer. 453pp
- Martin TL, Huey RB (2008) Why “suboptimal” is optimal: Jensen’s inequality and ectotherm thermal preferences. *Am Nat* 171: E102–E118.
- Menon A, Flinn PW, Dover BA (2002). Influence of temperature on the functional response of *Anisopteromalus calandrae* (Hymenoptera: Pteromalidae), a parasitoid of *Rhyzopertha dominica* (Coleoptera: Bostrichidae). *J Stored Prod Res* 38(5): 463-469.
- Noireau F, Cortez MGR, Monteiro FA, Jansen AM, Torrico F (2005) Can wild *Triatoma infestans* foci in Bolivia jeopardize Chagas disease control efforts? *Trends Parasitol* 21(1): 7-10
- Paaijmans KP, Blanford S, Bell AS, Blanford JI, Read AF, Thomas MB (2010) Influence of climate on malaria transmission depends on daily temperature variation. *P Natl Acad Sci (USA)* 107(34): 15135-15139.
- Paaijmans KP, Heinig RL, Seliga RA, Blanford JI, Blanford S, Murdock CC, Thomas MB (2013) Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biol* 19(8): 2373-2380.
- Park T (1948) Experimental studies of interspecies competition. I. Competition between populations of the flour beetles *Tribolium confusum* Duv. and *Tribolium castaneum* Herbst. *Ecol. Monogr* 18: 265-308
- Pásztor L, Meszéna G, Kisdi E (1996) R_0 or r : a matter of taste? *J. Evol. Biol* 9, 511-516.
- Patz JA, Hulme M, Rosenzweig C, Mitchell TD, Goldberg RA, Githeko AK, y cols. (2002) Climate change (Communication arising): Regional warming and malaria resurgence. *Nature* 420 (6916): 627-628.
- Pétafy, G (2004) Specific effects of cycling stressful temperatures upon phenotypic and genetic variability of size traits in *Drosophila melanogaster*. *Evol Ecol Res* 6: 873–890.
- Ragland GJ, Kingsolver JG (2008) The effect of fluctuating temperatures on ectotherm life-history traits: comparisons among geographic populations of *Wyeomyia smithii*. *Evol Ecol Res* 10: 29-44.
- Rohr JR, Dobson AP, Johnson PT, Kilpatrick AM, Paull SH, Raffel TR, y cols. (2011) Frontiers in climate change–disease research. *Trends Ecol Evol* 26(6): 270-277
- Rolandi C, Schilman PE (2012) Linking Global Warming, Metabolic Rate of Hematophagous Vectors, and the Transmission of Infectious Diseases. *Front Physiol* (3): 1-3. doi: 10.3389/fphys.2012.00075
- Schofield C, Lehane M, McEwen P, Catala S, Gorla D (1992) Dispersive flight by *Triatoma infestans* under natural climatic conditions in Argentina. *Med Vet Entomol* 6(1): 51-56.
- Schofield, C. J., Jannin, J., & Salvatella, R. (2006). The future of Chagas disease control. *Trends in parasitology*, 22(12), 583-588.

- Shuaib W, Stanazai H, Abazid AG, Mattar AA (2016) Re-Emergence of Zika Virus: A Review on Pathogenesis, Clinical Manifestations, Diagnosis, Treatment, and Prevention. *Am J Med* 129 (8): 879e.
- Stenseth NC, Mysterud A, Ottersen G, Hurrell JW, Chan KS, Lima M (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297(5585): 1292-1296
- Stinner RE, Gutierrez AP, Butler GD (1974) An algorithm for temperature dependent growth rate simulation. *Can Entomol* 106: 519-524
- Southwood TRE (1971) *Ecological Methods with Particular Reference to the Study of Insect Populations*. Chapman & Hall, London, 524 pp
- Terblanche JS, Nyamukoniwa C, Elsje K (2010) Thermal variability alters climatic stress resistance and plastic response in a global invasive pest, The Mediterranean fruit fly (*Ceratitidis capitata*). *Ent Exp Appl* 137: 304-315
- Vasconcelos PF, Calisher CH (2016) Emergence of Human Arboviral Diseases in the Americas, 2000–2016. *Vector-Borne Zoonot* 16(5): 295-301
- Vazquez-Prokopec G, Ceballos L, Cecere M, Gürtler R (2002) Seasonal variations of microclimatic conditions in domestic and peridomestic habitats of *Triatoma infestans* in rural northwest Argentina. *Acta Trop* 84(3): 229-238
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, y cols. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416(6879): 389-395
- Wang, J. Y. (1960). A critique of the heat unit approach to plant response studies. *Ecology* 41(4), 785-790.
- World Health Organization (2002) Control of Chagas disease. Second report of the WHO Expert committee. WHO technical report series, N° 905. WHO Press, Ginebra, 105 pp
- WHO- World Health Organization (2010) Working to overcome the global impact of neglected tropical diseases. First WHO report on Neglected Tropical Diseases. WHO Press, France, 107 pp
- Worner SP (1992) Performance of phenological models under variable temperature regimes: consequences of the Kaufmann or rate summation effect. *Environ Entomol* 21: 689-699

CAPÍTULO 3

CAMBIO CLIMÁTICO Y ENFERMEDADES EMERGENTES EN HUMANOS

Mauricio Canals

Programa de Salud Ambiental, Escuela de Salud Pública y Departamento de Medicina, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

Introducción

El cambio climático es un problema global con impacto potencial sobre la salud animal y humana. El incremento en la temperatura atmosférica y en la Tropósfera puede contribuir a cambios en los patrones climáticos globales (Bernardi, 2008). En 2013, en su quinto informe de evaluación, el Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC) estimó el incremento de la temperatura global en al menos 0,85 °C respecto a los niveles pre-industriales y proyectó un aumento entre 0,9 y 5,8 °C para el año 2100, dependiendo del escenario climático (Collins y cols., 2013). Independiente del debate acerca de los niveles del cambio climático, hay una relación clara entre la salud animal y humana y el ambiente global que ha sido largamente reconocida a través de la historia. Este reconocimiento, en el caso de la salud humana, se remonta a Hipócrates (460-370 AEC). Actualmente, los aspectos como cambio climático, depleción de la capa de ozono, degradación de tierras, escasez agua y pérdida de la biodiversidad y función ecosistémica, son considerados factores determinantes de la salud humana (McMichael y cols., 2003).

El cambio climático ha significado un cambio en la prevalencia y aparición de nuevas enfermedades infecciosas, muchas de ellas zoonóticas y transmitidas por insectos hematófagos (Jones y cols., 2008, Genchi y cols., 2009), ya que puede alterar los patrones espaciales y temporales del reservorio y de la transmisión de enfermedades (Rogers y Randolph, 2006, Gubler, 2009; Figueroa y cols., 2015; Canals y Cattán, 2016). Esto ha lle-

vado a definir como enfermedades re-emergentes a aquellas enfermedades que existían previamente (controladas o eliminadas), que reaparecen o aumentan su prevalencia en un área geográfica determinada, y como enfermedades emergentes a aquellas que cumplen con: (1) ser entidades patológicas nuevas, (2) de identificación reciente (avances tecnológicos) o (3) que han aparecido por primera vez en una población, con rápido aumento de su incidencia y área de distribución. Entre las enfermedades re-emergentes destacan la tuberculosis y la malaria multiresistente, la impresionante extensión del dengue y del virus del Nilo Occidental (WNV), el resurgimiento de la plaga, el cólera y las enfermedades transmitidas por garrapatas. Entre las enfermedades emergentes se encuentran los virus Marburg, Hendra, Nipah, Ebola, síndrome pulmonar por Hantavirus (HCP), SARS, MERS, la cepa de *E. coli* O157-H7, Ciclosporidios y Criptosporidios (Dassak y cols., 2000; Jones y cols., 2008; Linthicum y cols., 1999). La mayoría de estas enfermedades son zoonóticas, donde el factor más importante es la transgresión de la barrera entre especies, concepto conocido como “derame” o “spillover” (Jones y cols., 2008).

Enfermedades infecciosas: zoonosis, spillover y spillback

Las enfermedades infecciosas se pueden clasificar con dos criterios: (1) según la presencia o ausencia de un vector biológico, como un roedor o un mosquito. Según este criterio existen enfermedades infecciosas de transmisión directa e indirecta, y (2) según la fuente de transmisión

(vertebrado u hombre). Así, en términos estrictos aquellas enfermedades transmitidas desde un vertebrado al hombre son consideradas Zoonosis. Si en cambio se transmiten entre hombre y hombre se denominan Antroponosis. Así, bajo estos criterios existen antroponosis directas como el sarampión, antroponosis indirectas como la malaria, zoonosis directas como la rabia y zoonosis indirectas como la encefalitis por WNV.

Las zoonosis pueden ser consideradas como invasiones biológicas, cuyas fases son tres: (1) desborde de una especie a otra (“spillover”), (2) cortas cadenas de transmisión en el hombre y (3) presencia de brotes epidémicos. Estas fases se corresponden a (1) introducción, (2) establecimiento y (3) expansión de una población invasora, respectivamente (Lloyd-Smith y cols., 2009; Canals y cols., 2013; Canals y Cattán, 2016). El aspecto fundamental en una zoonosis es el paso desde una especie a otra (“spillover”), que puede ir incluso en el sentido contrario al sentido original, denominándose en este caso “spillback” (Daszak y cols., 2000).

El paso de un agente infeccioso de una especie a otra tiene ciertas etapas y barreras que

dificultan el establecimiento y la expansión del agente, por ejemplo en el hombre. Así Wolfe y cols. (2007) reconoce 5 etapas en el paso de un agente desde una especie al hombre (Figura 3.1):

Etapa I: Un agente infeccioso propio que circula en una especie y no se encuentra detectado en el hombre, como algunos plasmodios de la malaria en aves.

Etapa II: Un agente que naturalmente ha sido transmitido al hombre (transmisión primaria) pero no existe transmisión de humano a humano (transmisión secundaria) como el ántrax, la tularemia y la rabia.

Etapa III: Agentes con transmisión secundaria ocasional con pequeños brotes autolimitados, como el virus Marburg.

Etapa IV: Un agente propio de los animales con ciclo silvestre de mantención e infección primaria natural y frecuentes ciclos de transmisión secundaria en el hombre. Esta etapa se puede dividir en IVa donde el ciclo silvestre es el dominante, por ejemplo la enfermedad de Chagas; IVb, donde ambos ciclos (silvestre y secundario) son iguales de importantes, como en el dengue y IVc donde el

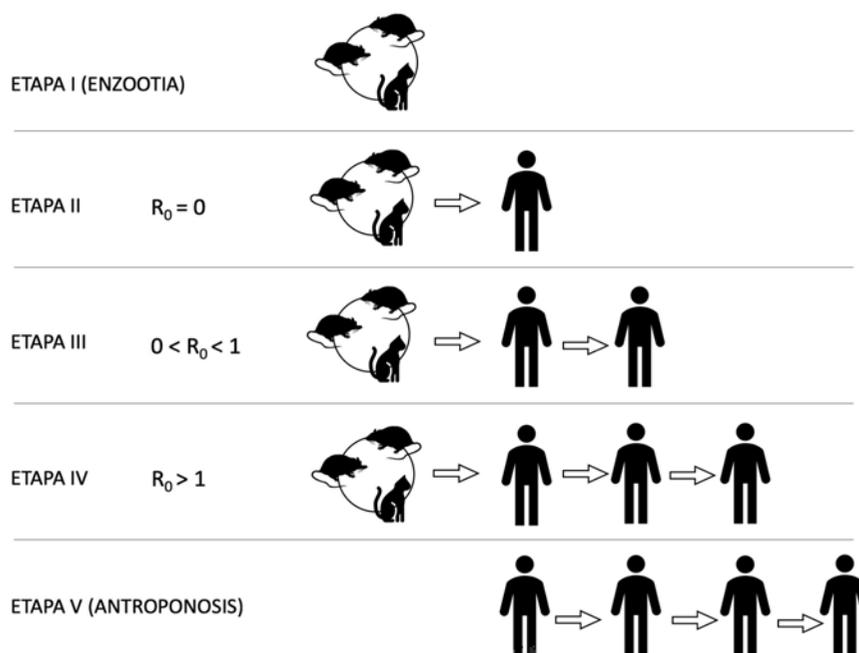


Figura 3.1. Etapas del spillover de una zoonosis. Modificado de Wolfe et al. 2007 y Lloyd-Smith et al. 2009.

ciclo dominante es el secundario, como en el caso de la influenza.

Etapas V: Corresponde al agente que ha perdido su relación con el reservorio animal original (o nunca lo tuvo), con una transmisión exclusiva en el hombre (Antroponosis), como el Sarampión.

Se puede observar entonces que la división entre enfermedad animal, zoonosis y antroposis es artificial y que la transgresión de la barrera específica parece ser un proceso evolutivo que puede ocurrir o no según determinadas condiciones. Hay dos conceptos importantes de las enfermedades infecciosas que nos permiten vislumbrar cuales son estas condiciones: el coeficiente de transmisión, transmisibilidad o fuerza de infección (β) y el número reproductivo (R_0).

El coeficiente de transmisión corresponde al producto de la probabilidad que el reservorio o el vector porte al agente infeccioso (prevalencia, p) por la tasa de contacto (b) por la probabilidad que dicho contacto resulte en infección (P_i): $\beta = pbP_i$. Este coeficiente, válido para todas las enfermedades infecciosas, es enteramente equivalente al concepto de eficiencia vectorial en las enfermedades transmitidas por vectores (Canals y cols. 1999, Canals 2017).

Lloyd-Smith y cols. (2009) identificaron los tres componentes de la transmisibilidad como los determinantes del spillover. La prevalencia en el reservorio estará afectada, entre otras, por el número de especies del reservorio, por las interacciones parásito-hospedero, el mecanismo de transmisión y las condiciones climáticas. La tasa de contacto humano-reservorio estará afectada por el mecanismo de transmisión, las condiciones climáticas, condiciones sociales, abundancia y distribución de humanos reservorios y vectores. La probabilidad que el contacto resulte en infección dependerá de las condiciones climáticas, la competencia del vector, del mecanismo de transmisión, del genotipo del agente y del estado inmune del hospedero, entre otros. Así la emergencia o re-emergencia de una enfermedad es fuertemente afectada por las condiciones climáticas, pudiendo reconocer en ella la tríada ecológica de la infección: agente-ambiente-hospedero.

El número reproductivo R_0 corresponde al número de casos nuevos a partir de un solo caso.

También es fuertemente afectado por condiciones climáticas y sociales. Se ha propuesto que las diferencias entre los estados II al IV pueden ser caracterizados por R_0 , diferenciando entre aquellos sin transmisión secundaria efectiva ($R_0 = 0$; etapa II), con transmisión secundaria que se extingue rápidamente ($R_0 < 1$; etapa III) y con transmisión secundaria permanente ($R_0 > 1$, etapa IV) (Lloyd-Smith y cols., 2009).

En nuestros días existen condiciones que hacen cada vez más frecuente el paso de enfermedades desde otros animales al hombre, probablemente a consecuencia de un conjunto de situaciones que se enmarcan en el cambio climático global. Así hay muchos reportes de este salto de patógenos entre especies (Tabla 3.1).

TABLA 3.1. Saltos de la barrera de especies en algunos patógenos (modificado de Rodríguez 2010).

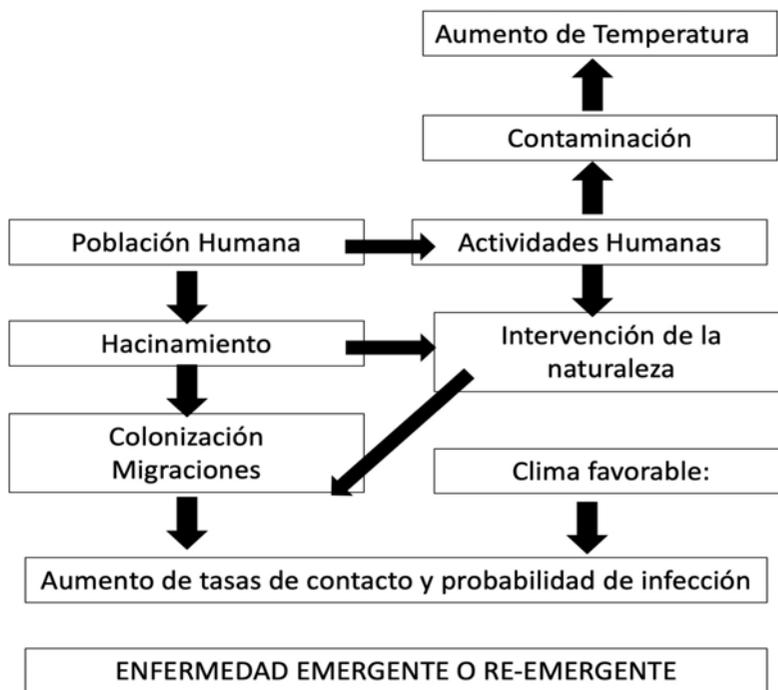
Patógeno	Hospedador original	Hospedador nuevo	año
Virus de la peste ovina	Bovino euroasiático	Rumiantes africanos	Siglo XIX
Virus de la mixomatosis	Conejo cloa de algodón	Conejo europeo	1950
Virus Ebola	Murciélagos/simios	Hombre	1977
Virus FPLV/CPV	Gatos	Perros	1978
Virus HIV-1	Primates	Hombre	1983
Virus HIV-2	Primates	Hombre	1986
Virus del moquillo canino	Cánidos	Focas	1988
Virus Hendra	Murciélagos	Caballo y Hombre	1994
Lyssavirus de Australia ABL	Murciélagos	Hombre	1996
Virus H5N1	Aves	Hombre	1997
Virus Nipah	Murciélagos	Cerdo y Hombre	1999
Coronavirus SARS	Murciélagos y civetas	Hombre	2003
Virus de la viruela del mono	Perrillos de la pradera	Hombre	2003
E. coli O157:H7	Bovinos	Hombre	1982
<i>Borrelia burgdorferi</i>	Ciervos	Hombre, Perro	

Emergencia de enfermedades y mecanismos

La emergencia y re-emergencia de zoonosis tanto en países industrializados como en aquellos en vías de desarrollo, se explican por razones tales como: (1) alteración del medio ambiente afectando el tamaño poblacional y la distribución de especies de vertebrados, vectores y hospederos intermediarios, es decir la ecología de vectores y reservorio; (2) incremento de poblaciones humanas favoreciendo el contacto con animales infectados; (3) industrialización de alimento de origen animal y cambios en hábitos nutricionales; (4) incremento del movimiento de personas entre países y continentes tanto como del comercio de animales como de sus productos (Canals y Cattan, 2016). Jones y cols. (2008) estudiaron la evolución de las enfermedades emergentes y re-emergentes entre 1940 y 2004, encontrando que un 60,3% eran zoonosis, la mayoría originadas en el ambiente silvestre. Todas mostraban un importante incremento asociado a factores socio-económicos, ambientales y ecológicos. En todos los grupos de enfermedades analizadas, zoonóticas, no-zoonóticas, vectoriales o por resistencia a drogas, el tamaño de la población humana resulto signifi-

cativamente asociado al aumento en su número. Otros autores concuerdan con esta aproximación y proponen un esquema conceptual que explica la emergencia y re-emergencia de enfermedades infecciosas, donde el factor detonante es el incremento en la población humana (Cattan y Canals, 2006; Figura 3.2). Estos autores proponen que el aumento de la población humana ha traído consigo un aumento en las actividades humanas y el desarrollo de productos, interviniendo cada vez más la naturaleza. Las consecuencias más importantes de este aumento de la población son: (1) el hacinamiento con el consiguiente aumento de la probabilidad de contacto con el reservorio; (2) el aumento de las migraciones que permite un nuevo e inusitado intercambio y globalización de agentes potencialmente patógenos; y (3) la ocupación de nuevos ambientes naturales permitiendo el contacto con agentes antes desconocidos, ya sea por invasión de animales reservorios a sitios de asentamiento o a zonas agrícolas (plagas) o bien por invasión humana a ambientes nuevos. Estos factores poblacionales inciden directamente en las tasas de contactos agente hospedero. Por otra parte, la elevación de la temperatura, parte fundamental del cambio climático, asociada a las

Figura 3.2. Esquema de interrelaciones ecológicas que llevan a emergencia o re-emergencia de enfermedades infecciosas. El aumento de la población humana conduce a un aumento en las actividades humanas y a la contaminación, lo que a través del efecto invernadero puede aumentar la temperatura del planeta. El aumento de la población humana lleva a un mayor hacinamiento, y las actividades humanas intervienen la naturaleza. Estos dos factores juntos hacen que exista colonización de ambientes humanos por parte de vertebrados, y a la inversa ocupación humana de ambientes nuevos. Si a esto se asocia un clima favorable a la reproducción, sobrevivencia y dispersión de agentes, secundario al cambio climático, entonces el resultado es un aumento en las tasas de contacto agente-hospedero y generación de nuevos contactos y de su potencialidad de infección. Finalmente entonces aumenta la prevalencia de ciertas enfermedades y aparecen otras nuevas.



actividades humanas y a la contaminación que resulta de ellas, se convierte en un factor muy importante por su aporte a un clima altamente favorable a la sobrevivencia, reproducción y extensión del territorio de los organismos patógenos (Tabla 3.2).

El cambio climático no sólo implica un aumento en las temperaturas medias, sino un aumento en la frecuencia de los eventos extremos a consecuencia de un desplazamiento a mayores temperaturas y/o mayor varianza en la distribución de densidades de las temperaturas y cambios en la cuantía y distribución de las precipitaciones. Es así que cambios en la distribución y abundancia de muchas enfermedades infecciosas son atribuibles a este efecto (Wu y cols., 2016; Tabla 3.3).

La fauna silvestre puede operar como una fuente importante de patógenos emergentes previamente desconocidos. Análisis de secuencias de ácidos nucleicos han demostrado transmisión directa de influenza aviar a humanos y han permitido identificar varios primates como reservorios naturales para virus similares al VIH. Otros virus como el Ebola y el Marburg en Africa, Madagascar y Filipinas, el Hendra y el Menangle en Australia y el Nipah en Malasia y Singapur, parecen tener como reservorios principalmente a murciélagos frugívoros. En el caso del Ebola, los brotes epidémicos que han ocurrido en diferentes regiones geográficas han estado relacionados con cambios en factores ecológicos tanto para el reservorio primario como para los hospederos intermediarios, lo que fue muy evidente en la epidemia de 2014, en la cual se ha propuesto su relación con el contacto con murciélagos (Peeters y cols., 2015).

TABLA 3.2. Ejemplos de cambios ambientales producidos por el hombre y su efecto en enfermedades infecciosas humanas (modificado de Wilson 2001).

Cambio ambiental	Enfermedad	Mecanismo
Represas, canales de regadío	Esquistosomiasis	Hábitat caracoles, tasa de contacto con humanos
	Malaria	Sitios de reproducción de mosquitos
	Helmiantiasis	Humedad del suelo, tasa de contacto larval con humanos
	Oncocercosis	Sitios de reproducción de simúlidos
Intensificación de la agricultura	Malaria	Insecticidas, resistencia
	Fiebre hemorrágica venezolana	Abundancia de roedores, tasa de contacto
Urbanización y hacinamiento	Cólera	Sanidad, higiene, contaminación del agua
	Leishmaniasis cutánea	Contacto con <i>Lutzomia</i>
	Dengue	Colectores de agua, sitios de reproducción de mosquitos
Deforestación y nuevos hábitat	Malaria	Sitios de reproducción, migración.
	Oropuche	Sitios de reproducción, tasas de contacto
	Leishmaniasis visceral	Tasas de contacto con vectores
Reforestación	Enfermedad de Lyme	Garrapatas, exposición
	Rickettsiosis	Garrapatas, exposición

TABLA 3.3. Asociación entre eventos climáticos extremos y enfermedades infecciosas (modificado de Wu et al., 2016).

Evento climático extremo	Tipo de enfermedad	Autor, año	Principal hallazgo
El Niño	Transmitidas por artrópodos	Epstein, 1999	Aumentos en EIE asociados a eventos Niño
		Haines & Patz, 2004	Más Malaria asociada a eventos Niño
		Hjelle & Glass, 2000	Hanta Cardiopulmonar asociadas a eventos Niño
	Transmitidas por agua	Dwight et al., 2004	Sintomas de diarrea más frecuentes en eventos el Niño en California
La Niña	Transmitidas por artrópodos	Chretien et al., 2007	Epidemia de Chikungunya asociada a sequía.
		Nichols 1993	WNV y Encefalitis japonesa asociadas a eventos Niña
		Bunyavanish et al., 2003	Episodios de diarrea asociados a eventos Niña en invierno.
Ondas de calor	Transmitidas por artrópodos	Paz, 2006	Ondas de calor asociada a brote de WNV en Israel
	Transmitidas por aire	Kan, 2011	Mayor morbilidad y mortalidad de enfermedades infecciosas
Sequías	Transmitidas por agua	Epstein 2001	Más diarrea en sequías
		Wang et al., 2010.	WNV aumenta post sequía
		Khasnis & Netlemann, 2005	Sequías asociadas a Hanta
		Shaman et al., 2002	Riesgo de transmisión de encefalitis de San Louis aumenta
		Chretien et al., 2007	Chikungunya aumenta en sequías
Inundaciones	Transmitidas por agua	MacKensie et al., 1994	Favorecen infección Criptosporidios
		Reacher et al., 2004	Inundaciones aumentan riesgo de gastroenteritis en Inglaterra
		Epstein; 1999	Inundaciones favorecen Malaria, Tifoidea y Cólera
		Ahern et al., 2005	Después de inundaciones aumentan diarrea cólera
		Nielsen et al., 2002	Aumentos de filariasis linfática
		CDC 2000	Aumentos en Hanta después de inundaciones
		Leal-Castellanos et al., 2003	Leptospirosis puede aumentar después de inundaciones
Huracanes	Transmitidas x artrópodos	Epstein, 2000	Después de huracanes brotes de dengue y malaria en Honduras y Venezuela
Ciclones	Transmitidas x artrópodos	Sanders et al. 1999	Aumentos de incidencia de Leptospirosis

Uno de los principales problemas para la población humana es el origen animal de estas patologías. Muchas especies animales están involucradas, tanto silvestres, como de trabajo o de consumo. Muchos agentes son virus (hantavirus, lyssavirus, morbilivirus, coronavirus) bacterias (salmonelas) o parásitos (criptosporidios) de origen animal. Muchos de ellos aún no están evaluados desde el punto de vista de su impacto en salud pública y más aún, existen patologías de las cuales se sospecha su origen zoonótico sin poderlo demostrar hasta hoy, tales como la nueva variante del mal de Creutzfeldt-Jakob.

Como ejemplo de enfermedades emergentes en animales se encuentra el caso de *Salmonella typhimurium* DT104 resistente en vacunos en Inglaterra, que luego se aisló en aves, ovejas caballos y cerdos (Cattan y Canals, 2006). En 1994 en Australia se aisló un Morbilivirus equino en un brote epidémico que afectó a humanos que estuvieron relacionados con los equinos enfermos. También en Australia en 1996 se aisló un Lyssavirus similar al virus rábico en animales silvestres. El virus rábico ha sido aislado en murciélagos insectívoros en Europa, Estados Unidos y también en Chile. Otros ejemplos son la encefalitis equina venezolana en Venezuela y Colombia, que puede transmitirse al hombre por mosquitos del género *Culex*, leptospirosis transmitida por roedores, con compromiso respiratorio en Nicaragua y enterocolitis hemorrágica en Japón causada por *E. Coli* O157:H7 de posible origen alimentario. Los virus asociados a murciélagos como Hendra, Marburg y Nipah destacan por su gran letalidad (Calisher y cols., 2006). El Ebola atrajo la atención mundial en 1976 con los brotes en Zaire (88% de mortalidad) y Sudan (53% de mortalidad). En 1995 se repitió en Zaire con 315 casos y 244 muertos para desembocar en la notable epidemia de 2014 con miles de casos (Peeters y cols., 2015).

El movimiento de ganado entre países y continentes es otro factor que favorece la emergencia y re-emergencia de enfermedades infecciosas. Ha sido la causa más probable de la aparición del mal de los bovinos (rinderpest) en Africa y encefalitis espongiiforme bovina en Europa. El manejo de fauna *in situ*, tal como la mantención de estaciones de alimentación para aves en Inglaterra y Estados Unidos donde concurren altas densidades y alta diversidad de especies, ha permitido

la emergencia de patógenos tales como *Salmonella typhimurium* cepa DT40, *Escherichia coli* O86-K61 y *Mycoplasma gallisepticum* en estos lugares. La mantención de brotes de brucelosis en el visón americano se debe con seguridad al manejo de poblaciones de alces con la enfermedad, en los mismos parques nacionales. Cambios en la agricultura relacionados con programas de reforestación de grandes áreas han sido la causa probable de la emergencia de la enfermedad de Lyme en el hemisferio norte. Otro fenómeno importante ha sido el traslado de fauna a nivel global, con fines de conservación o de turismo o comercio de especies mascotas. Esto posibilita la generación de una nueva patología, por el transporte involuntario de patógenos o por el cambio provocado en un hábitat en particular al introducir fauna extraña (Daszak y cols., 1999, 2000).

Amenazas a la biodiversidad

Un fenómeno de importancia como amenaza a la biodiversidad es el traspaso de enfermedades desde reservorios domésticos hacia poblaciones silvestres. Este hecho puede provocar extinciones locales de especies consideradas en peligro. La reducción de la población del licaón (*Lycan pictus*) en el Serengeti es un buen ejemplo que ocurrió concomitante con un brote (epizootia) de Distemper en perros domésticos de localidades cercanas. También la rabia canina ha sido otro factor importante en la medida que aumenta la intrusión de perros portadores en el hábitat del licaón. El fenómeno inverso, el traspaso de patógenos desde la fauna silvestre hacia la doméstica, es también de importancia. Por ejemplo, la brucelosis en la población de bisonte americano en Yellowstone en Estados Unidos, donde existe la amenaza constante de infección para el ganado doméstico (Meyer y Meagher, 1995).

Se han documentado casos de epizootias virales en peces y anfibios en algunas localidades norteamericanas debido a introducciones de peces en esas áreas. De forma similar, el traslado de mapaches desde una zona de rabia enzootica hacia regiones libres del virus en sectores atlánticos de Norteamérica ha generado episodios epizooticos. Se han reportado también epizootias de toxoplasmosis ocurridas en lemures en cautividad, primates del Nuevo Mundo y marsu-

piales australianos al ser expuestos al parásito por translocación de especímenes en programas de conservación. Otro factor asociado es la pérdida de parásitos específicos que ocurre cuando una especie en peligro se mantiene *ex situ* en programas de reproducción. En este caso se altera la estabilidad de la relación parásito - hospedero generando problemas a nivel de individuo, con pérdida de inmunidad y a nivel poblacional con pérdida de diversidad genética (Daszak y cols., 2000).

Las enfermedades transmitidas por artrópodos como casos de estudio

Se puede proponer al cambio climático global como una causa común a los cambios provocados tanto en los rangos de distribución como en la incidencia de enfermedades transmitidas por artrópodos. La malaria ha aumentado en cinco veces su representación en Brasil debido principalmente a la deforestación, la migración de habitantes hacia el interior y a un cambio en la especie prevalente desde *Plasmodium vivax* hacia *P. falciparum*. Brotes epidémicos de malaria en India se han relacionado con inundaciones y fuertes lluvias monzónicas como resultado de las oscilaciones del fenómeno El Niño. Con alguna seguridad, la expansión de los rangos geográficos de moscas y mosquitos vectores, explican la re-emergencia de malaria, dengue, mal de los caballos africanos (AHS) y enfermedad de la lengua azul en diversos lugares del planeta (Lehane, 2005).

Las enfermedades transmitidas por vectores (ETVs) provocan un gran impacto en la población humana. Por ejemplo, se calculan en el mundo más de 300 millones los enfermos de malaria, alrededor de 20 millones los enfermos de oncocercosis, 120 millones los enfermos de filariasis, 300 a 500 mil los enfermos de Trypanosomiasis africana y 7 millones de enfermos de la enfermedad de Chagas (Lehane, 2005; Canals y cols., 2017a). Muchas de estas enfermedades han extendido su distribución mundial como la encefalitis por WNV y el dengue entre otras, y otras han emergido o re-emergido, existiendo casos autóctonos donde antes no los habían (Gubler, 2010).

Los artrópodos vectores de enfermedades son particularmente afectados por el cambio climático (Ver también capítulos 1 y 2). Prácticamente

toda la dinámica poblacional está relacionada con el clima ("the weather school", *sensu* Andrewartha y Birch, 1954). Esto se explica por varias razones. Los artrópodos son animales ectotermos poikilotermos, es decir el calor corporal es adquirido del medio externo y la temperatura corporal es variable, siendo regulada conductualmente (Canals, 1998; Angilleta y cols., 2002). El metabolismo en estos animales depende de la temperatura (Gillooly y cols., 2001), aumentando exponencialmente, cuando esta aumenta. Por otra parte la superficie corporal por unidad de masa es muy grande en organismos pequeños, lo que hace a estos animales muy lábiles a la pérdida de agua y a cambios de temperatura. Así, las variaciones en las precipitaciones, temperatura, y humedad relativa producen cambios en el crecimiento, reproducción y desarrollo mediados por cambios metabólicos, tasa de reproducción, número de generaciones por estación, patrones de actividad, elección de parejas y de hospedero, disponibilidad de sitios de apareamiento, supervivencia en eventos extremos, cambios en los límites de tolerancia a eventos extremos, entre otros (Gubler y cols., 2001). La variabilidad climática repercute entonces en las enfermedades producidas por estos vectores provocando cambios en zonas geográficas haciéndolas más o menos favorables para reproducción y supervivencia, produciendo por tanto cambios en la prevalencia y distribución de las enfermedades como por ejemplo en la fiebre del valle Rift (arbovirus, Linthicum y cols., 1999), malaria (protozoos), en enfermedades transmitidas por garrapatas (Talleklint y Jaenson, 1998; Lindgren y cols., 2000) y en la plaga o peste negra (Kausrud y cols., 2011).

La temperatura también afecta a los patógenos dentro del vector, siendo clásica la relación inversa entre la temperatura y el tiempo de desarrollo de los Plasmodium en los mosquitos del género *Anopheles* (MacDonald, 1957). Por otra parte, la temperatura afecta el periodo extrínseco de incubación, la infectividad, la habilidad para desarrollarse en el vector y la tasa de transmisión (Reeves y cols., 1994).

En consecuencia las variables climáticas afectan la eficiencia vectorial (i.e. la probabilidad de transmitir un patógeno en una picadura), la capacidad vectorial (i.e. picadas potencialmente infectantes puede distribuir la población de un

vector, a partir de la picada sobre un caso índice) y el impacto vectorial (i.e. la importancia relativa de un vector en relación a otros), repercutiendo finalmente sobre el número reproductivo de una enfermedad y la densidad umbral de población necesaria para la propagación de ésta (Canals, 2017).

Un ejemplo dramático de la expansión de una enfermedad es el incremento en el dengue a nivel mundial, especialmente del dengue hemorrágico, lo que tiene una clara relación con variables ambientales (Gubler, 2009). Las bajas temperaturas matan a las larvas y los huevos de *Aedes aegypti*, la temperatura afecta a la replicación del patógeno, la maduración y la esperanza de vida infectante de los vectores (Reiter, 2008). Las epidemias de dengue se correlacionan con las precipitaciones (Chadee y cols., 2007), temperaturas y humedad relativa (Wu y cols., 2007), y el aumento de las temperaturas prolonga la estación de transmisión en las regiones templadas (Jetten y Focks, 1997). Se ha reportado en esta enfermedad el efecto del cambio climático en diferentes escalas temporales y espaciales proponiendo un aumento en el potencial de transmisión de la población en riesgo y una extensión de la zona geográfica (Jetten y Focks, 1997, Patz y cols., 1998; Hales y cols., 2002; Rogers y cols., 2006, Wu y cols., 2009; Russell y cols., 2009; Bhatt y cols., 2013; Van Kleef y cols., 2010).

Otro ejemplo clásico es la malaria donde el efecto de las variables climáticas está bien documentado. Su prevalencia se ha asociado con la precipitación (Lindsay y Martens, 1998), la temperatura del aire (Craig y cols., 2004, Ye y cols., 2007), la temperatura de la superficie del mar y los ciclos El Niño - La Niña (Thomson y cols., 2006; Mabaso y cols., 2007a,b). En referencia al cambio climático, se ha propuesto que en África la incidencia puede disminuir en las zonas de alta temperatura y aumentar en otras (Small y cols., 2003), que puede haber una disminución de la prevalencia en las tierras altas y tropicales de África y Sudáfrica y puede haber aumento en el Sáhara y África Oriental (Parhan y Michael, 2010; Emert y cols., 2012). Otros autores proponen un aumento del 16-28 % en la exposición (Tanser y cols., 2003). Sin embargo, otros informes contradicen en parte estas propuestas porque los factores locales podrían confundirse con los efectos del clima (Reiter y cols., 2004).

Otros ejemplos son la leishmaniasis, de la que se ha informado una fuerte asociación entre el clima y la incidencia, en relación con los ciclos El Niño - La Niña en Colombia y Brasil (Franke y cols., 2002; Cárdenas y cols., 2006) y el WNV que es transmitido por mosquitos del género *Culex*, y es hoy una de las principales amenazas por su rápida expansión global (Gubler, 2010). Una vez más, las variables climáticas tienen gran relación con su prevalencia. Por ejemplo, el número de casos está más correlacionado con la temperatura extrema con alta humedad y la abundancia de vectores se correlaciona con la temperatura y las precipitaciones (Pecoraro y cols., 2007, Deichmaister y Telang, 2010). En conclusión, hay una gran cantidad de literatura científica sobre el efecto del cambio climático en la incidencia de enfermedades transmitidas por vectores. Sin embargo, los estudios específicos que describen el impacto del cambio ambiental sobre estas enfermedades no son abundantes, sobre todo en el contexto de América del Sur y en particular en Chile.

Las enfermedades transmitidas por mosquitos, como el dengue, la malaria, la leishmaniasis y la encefalitis por WNV no están presentes en Chile continental, pero los vectores muestran diferentes situaciones. En Chile las poblaciones continentales del mosquito *Aedes aegypti*, vector del dengue, estuvieron presentes hasta un último reporte en 1961. La enfermedad probablemente existía en Iquique en 1889 (Laval, 2003). Sin embargo, en el año 2000 se detectaron poblaciones de *Aedes aegypti* en Isla de Pascua (Olea, 2003) y en 2002 se produjo un brote de la enfermedad (DENV-1). Esto se habría originado a partir de viajeros infectados, provenientes de Tahití y Hawaii debido a que el virus circuló en el año 2001 en esa área y la caracterización de nucleótidos está estrechamente relacionado con los virus polinésicos. El dengue reapareció en Isla de Pascua en 2006, 2007, 2008, 2009 y 2011 con pocos casos. Los modelos matemáticos predicen futuros brotes epidémicos de tamaño decreciente, pero se advierte que el principal peligro radica en las epidemias de dengue hemorrágico, como resultado de la introducción de nuevos serotipos (Canals y cols., 2012). Sin embargo, existe creciente preocupación ya que desde 2016 se detectan poblaciones de *A. aegypti* en Arica.

En Chile, desde su erradicación a mediados del

siglo 20, no se han reportado casos autóctonos de malaria. Sin embargo, hay zonas del norte en las que se ha detectado el vector. Por ejemplo, desde 1984 y hasta la actualidad se han detectado poblaciones de *Anopheles pseudopunctipennis* en Lluta, Azapa, Chaca, Camarones, Pachica, Tarapacá y Huarasiña. Recientemente, se ha informado de la presencia del vector de la leishmaniasis en Putre, un pequeño pueblo en el norte de Chile (*Lutzomyia* sp., González, 2013). El WNV no se ha detectado en Chile, pero hay riqueza de especies de *Culex* spp., por lo que se puede considerar un peligro potencial.

La enfermedad de Chagas en Chile

La tripanosomiasis americana o enfermedad de Chagas es causada por el protozoo flagelado *Trypanosoma cruzi*, transmitido por varias especies de insectos hematófagos (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) que en Chile conocemos como vinchucas. Esta especie de protozoos experimenta parte de su ciclo de desarrollo (epimastigotes y tripomastigotes) en el vector, y cuando ingiere sangre de un hospedero vertebrado, los tripomastigotes infectantes (metacíclicos) se eliminan con las deyecciones sobre el hospedero. Estos pueden ingresar al torrente sanguíneo a través de una herida pequeña o de las escoriaciones produ-

cidas por el acto de rascarse la picadura. En el interior del vector, *T. cruzi* continúa su desarrollo con formas intracelulares (amastigotes) y formas extracelulares (tripomastigotes), produciendo daños que pueden manifestarse en ocasiones en forma aguda, aunque generalmente lo hace después de muchos años como una forma crónica que compromete el tracto digestivo (megacolon o megaesófago) y / o enfermedad del corazón. Esta enfermedad se puede transmitir por la picada de insectos vectores, por transfusiones, por transmisión congénita y ocasionalmente por vía oral, siendo la más importante la primera de ellas.

Se describen dos ciclos de transmisión vectorial en la enfermedad de Chagas: (1) el ciclo doméstico mantenido por vectores domésticos, en Chile *Triatoma infestans*, que incluye al hombre y al reservorio animal constituido por animales domésticos y peridomésticos como gatos, perros, vacas, caballos y otros; y (2) el ciclo silvestre mantenido por vectores silvestres (como *Mepraia spinolai*) y el reservorio de animales silvestres compuesto de roedores, pequeños marsupiales, conejos, etc. Estos ciclos no están completamente separados, ya que hay especies que transitan entre el ambiente peridoméstico y el silvestre, tales como perros, gatos, cabras y otros animales de granja (Hotez y cols., 2008; MINSAL 2014, 2016). Además, los vectores silvestres pueden penetrar en entornos domésticos



Figura 3.3. Los vectores principales de la enfermedad de Chagas en Chile: el vector silvestre *Mepraia spinolai* y el vector doméstico *Triatoma infestans*.

y alimentarse de humanos (Hotez y cols., 2012) y los vectores domésticos pueden formar colonias silvestres (Schenone y cols., 1980; Fuentes y cols., 2012; Cucunubá y cols., 2016).

Se han descrito cuatro especies de insectos vectores de la enfermedad de Chagas en Chile. La especie responsable del ciclo doméstico es *Triatoma infestans* y las especies involucradas en el ciclo silvestre son *Mepraia spinolai* (Figura 3.3), *M. gajardoi* y *M. parapatrica*. El reservorio animal es muy extenso; está constituido por mamíferos del medio peridoméstico como perros, gatos, cabras, conejos, ovejas, caballos, burros y ganado, algunos carnívoros, numerosos roedores y algunos pequeños marsupiales. La infección en mamíferos por *T. cruzi* ha sido descrita en alrededor de 150 especies en América (Durán y cols., 1989) y está muy extendida en numerosos órdenes; los reservorios más importantes son perros, gatos y cabras, debido tanto a las altas tasas de infección como a su movilidad, que establece un puente entre los ciclos doméstico y silvestre. Las proporciones de infección por *T. cruzi* se han reportado de un 14.5% en perros, 10.7% en gatos, 9.4% en cabras, 12.1% en conejos y 4.8% en ovejas (Correa y cols., 1984). Estudios actuales, utilizando la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés) en mamíferos silvestres, han reportado porcentajes de infección entre 26 y 59% en las especies *Capra hircus* (cabra), *Thylamys elegans* (marsupial; yaca), *O. degus*, *Phyllotis darwini* y *Abrothrix olivaceus* (roedores) (Rozas y cols., 2005) y grandes aumentos en las tasas de infección interanual de 300% a 400%, lo que podría explicarse por una respuesta tardía al fenómeno climático de El Niño después de la aparición de pequeños roedores (Botto-Mahan y cols., 2010).

La sero-prevalencia de *T. cruzi* en los donantes de sangre se ha estudiado en Chile desde la década de 1960, habiéndose estimado entre 0,5 y 1,6% según la información del Instituto de Salud Pública (ISP) entre 2000 y 2005. Actualmente, la sero-prevalencia de *T. cruzi* en donantes de sangre se estima en aproximadamente 0.6%. Los últimos estudios en el banco de sangre del Hospital Clínico de la Universidad de Chile fueron 0,4% positivos de un total de 24,568 (Apt y cols., 2008).

Un estudio meta-analítico de gran cobertura estimó la tasa de infección congénita en un 4,7%

con un intervalo del 95% de confianza de 3.4-5.7%. Esto significa que en una población de madres infectadas con *T. cruzi*, el 4,7% de los recién nacidos están infectados congénitamente (Howard y cols., 2014). En este estudio se propone que la tasa de infección es del 5% en los países endémicos pero menor en los países no endémicos, del 2,7%, y propone una tasa del 2,5% para Chile. En el mismo año, en un estudio realizado en Choapa, un área altamente endémica, esta tasa se estimó en 4.7% (Apt y cols., 2013).

Los casos reportados de la enfermedad de Chagas se distribuyen en su mayor parte entre la Región de Arica y Parinacota (18° 30'S) y la región de O'Higgins (34° 36'S) (Figura 3.4), coincidiendo en gran parte con la distribución del vector *T. infestans* doméstico (Tapia-Garay y cols., 2018). Las mayores tasas de incidencia se registran entre Antofagasta y Coquimbo, mientras que Antofagasta, Coquimbo y la Región Metropolitana concentran aproximadamente 2/3 de los reportes. La población en riesgo en Chile es de 873,415 personas (MINSAL, 2014, 2016). La última encuesta nacional

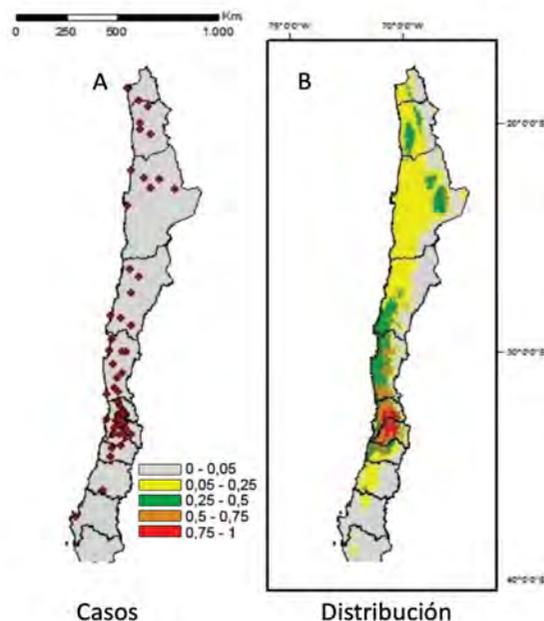


Figura 3.4. Distribución estimada de casos referidos de la enfermedad de Chagas en el laboratorio de parasitología de la Universidad de Chile. Modificado de Tapia-Garay et al. 2018.

de salud (ENS) informa una prevalencia de infección por *T. cruzi* del 0,7% de la población, con una prevalencia del 1,5% en las zonas rurales y 0,6% en las zonas urbanas (MINSAL, 2016), y los informes ministeriales indican que la infestación del hogar por *T. infestans* es prácticamente inexistente (MINSAL, 2014), lo que contrasta fuertemente con los datos reportados en los años ochenta y noventa. Un estudio que cubre 60 años de la enfermedad de pacientes remitidos a la Universidad de Chile y estudiados mediante xenodiagnóstico reveló una prevalencia promedio de $9.35 \pm 0.1\%$ en áreas hiperendémicas (Canals y cols., 2017a). Este valor no presenta variación en los 65 años de estudio, independientemente de los cambios en los sistemas de salud o la interrupción de la cadena de transmisión por *T. infestans* declarada en 1999. La incidencia muestra un aumento progresivo desde 1985 en adelante, sin un cambio claro en la pendiente, atribuible a la interrupción de la cadena de transmisión del vector doméstico. Sin embargo, en el último tiempo gran cantidad de los casos declarados corresponden a casos indeterminados de pacientes asintomáticos detectados en bancos de sangre. Una explicación plausible es que el aumento progresivo no es explicado por un

hito particular sino por una mejora progresiva en la notificación atribuible a una mejor preparación del personal y un mejor sistema de notificación. Otra posibilidad que no puede descartarse es que este aumento sea real, y en este caso debería tener un impacto en las tasas de mortalidad a largo plazo, un hecho que aún no es evidente. Si la estabilidad relativa que se detecta desde 2009 persiste, indicaría que se estaría alcanzando una estimación adecuada del equilibrio endémico, como predicen los modelos (Canals y Cattán, 1992; Canals y cols., 2017b). La mortalidad muestra estabilidad a lo largo de los años (Figura 3.5), con una tasa de mortalidad promedio de 0.36 ± 0.55 por cada 100 mil habitantes (Canals y cols., 2017a).

Hay muchos estudios que reportan el efecto de las variables climáticas en los vectores de la enfermedad de Chagas. Por ejemplo, se ha reportado que la distribución de los vectores de la enfermedad de Chagas se asocia con altas temperaturas, baja humedad relativa y asociaciones particulares de plantas (Carcavallo, 1997; Lorenzo y Lazzari, 1999; Dumonteil y cols., 2002), la dispersión de los insectos adultos es mayor a temperaturas más altas y es estacional (Vazquez-Prokopec

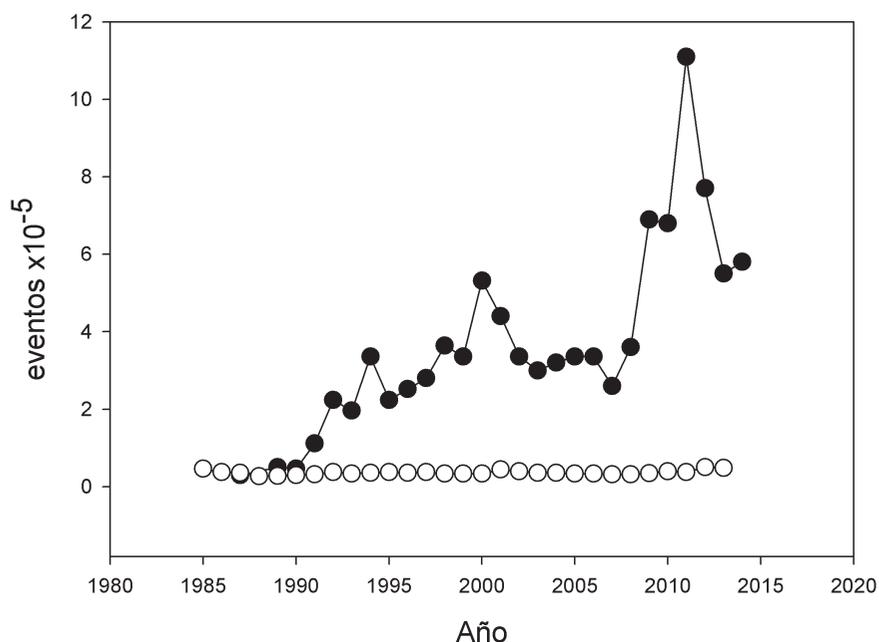


Figura 3.5. Evolución de las tasas de incidencia (círculos negros) y de mortalidad (círculos blancos) de la enfermedad de Chagas en Chile. Fuente Ministerio de Salud.

y cols., 2006, Abraham y cols., 2011; Schofield y cols., 1992).

En Chile, se ha establecido la relación entre la variabilidad climática y la población de vectores de Chagas. Por ejemplo, la distribución de los vectores está bien explicada por los factores climáticos en macro escala, pero a micro-escala la distribución responde a las variaciones microambientales y la disponibilidad de recursos (Hernández y cols., 2013). Se han reportado los efectos de las variables climáticas en la mortalidad, la fecundidad, los parámetros de población, la proporción de vectores infectados, la amplitud del nicho trófico, la amplitud y el ámbito del hogar (Canals y cols., 1991a,b; Canals y Cattán, 1992; Canals y cols., 1994a,b; Ordenes y cols., 1996, Canals y cols., 1997; Ehrenfeld y cols., 1998; Canals y cols., 1999, 2000, Acuña - Retamar y cols., 2009; Canals y cols., 2001, Cattán y cols., 2002; Botto-Mahan y cols., 2005). Se han propuesto modelos matemáticos de la dinámica de Chagas (Canals y Cattán, 1992) y estimaciones de la capacidad vectorial, la eficiencia y el impacto vectorial (Canals y cols., 1993). Sin embargo, la mayoría de estos estudios más bien relacionan las variables ambientales con la distribución y abundancia de vectores y enfermos, pero no estudian la variación a la escala del cambio climático.

En Chile, las predicciones del cambio climático sugieren un aumento de la temperatura, con un gradiente de temperaturas decrecientes desde el norte al sur y de los Andes al océano Pacífico. Durante el período 2011-2030, el aumento de la temperatura sería de aproximadamente 0.5°C en la zona sur y 1.5°C en el norte y el Altiplano chileno (Pino y cols., 2015). Se espera una disminución en las lluvias de 5% a 15% durante el mismo período. En un estudio que analiza los posibles cambios en la distribución del vector doméstico y enfermos de la enfermedad de Chagas, se ha reportado que la distribución de *T. infestans* y de la enfermedad se asocia con la temperatura máxima y la precipitación durante el mes más seco (Tapia-Garay y cols., 2018), por lo que la distribución de *T. infestans* se vería relativamente poco afectada por el cambio climático en cuanto a su distribución latitudinal (Figura 3.6). Esto es consistente con la disminución en la distribución potencial propuesta en un estudio para *M. spinolai* en la misma área, y está en contraste con el alto impacto sobre la distri-

bución de *M. gajardoi*, una especie con una distribución acotada en la costa del norte de Chile (Garrido, 2017). Bajo el supuesto de conservación de nicho, esta última especie sufriría la desaparición de su hábitat, mientras que *M. spinolai*, una especie con distribución similar a *T. infestans*, desde 25° S hacia el sur y con condiciones ambientales preferidas similares, disminuiría su distribución en los valles interiores mientras que aumentaría su distribución en la costa (Garrido, 2017). Dado que *T. infestans* es una especie que vive en hábitats áridos y semiáridos, su área de distribución no se vería afectada significativamente. Sin embargo, el riesgo de transmisión de la enfermedad de Chagas en esta zona podría aumentar debido a los cambios en el metabolismo, la supervivencia, la reproducción, las tasas de picadura o la densidad de los insectos. En un estudio reciente se ha estimado y mapeado la distribución geográfica del número reproductivo R_0 de la enfermedad de Chagas en Chile y sus posibles cambios ante esce-

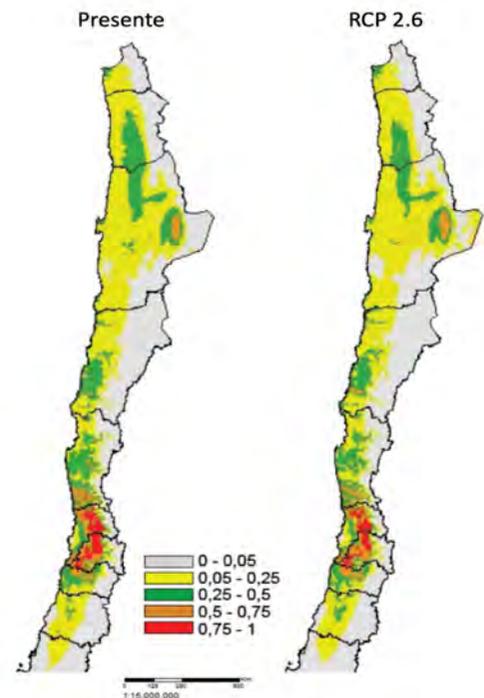


Figura 3.6. Variación estimada en la distribución potencial de *Triatoma infestans* entre el presente y el escenario de cambio climático RCP 2.6. Modificado de Tapia-Garay et al. 2018.

narios optimistas y pesimistas del cambio climático (RCP 2.6 y RCP 8.5) encontrando una mediana nacional de 1,02, consistente con reportes previos en Brasil (Massad, 2008) y con el estado endémico del Chagas en Chile. Sin embargo, a pesar de escasas variaciones latitudinales, con el cambio climático se esperarían incrementos en el número reproductivo de la enfermedad, con una mayor varianza y mayor área de cobertura de un 13 a un 18% (Ayala, 2017; Ayala y cols., 2018). El análisis histórico de la distribución geográfica de los casos reportados de la enfermedad de Chagas en Chile entre 1989 y 2017 muestra una estabilidad geográfica, alterada por la aparición de algunos focos en la región del Bio-Bio, donde no hay vectores, atribuibles a flujos migratorios (Canals y cols., 2018).

Conclusión

La emergencia y re-emergencia de enfermedades es un problema mundial que afecta también a nuestro país. El aumento de la población humana, las actividades humanas y el cambio climático son factores determinantes de esta emergencia. Chile no está ajeno a esta tendencia, como lo comprueba la aparición de fiebre Q en 2017 (*Coxiella burnetti*) y algunos casos de infecciones por rickettsias como la fiebre de los matorrales (*Orientia tsutsugamushi*). En el caso de las enfermedades transmitidas por artrópodos, Chile tiene una situación privilegiada en América del Sur, con pocas enfermedades transmitidas por vectores. Sin embargo, aunque las enfermedades son pocas, hay vectores potenciales que son afectados por la variabilidad climática, por lo que la emergencia del cambio climático podría modificar este escenario. La principal área geográfica de preocupación hoy es la zona norte del país debido a la detección de *Aedes aegypti*, vector de dengue, fiebre amarilla, zika y chikungunya, desde 2016, y a la detección de poblaciones reproductivas de *Anopheles pseudopunctipennis*, vector de la malaria. Hay que agregar el hallazgo reciente de *Lutzomyia* sp., vector potencial de leishmaniasis, aunque este registro fue ocasional y sólo limitado a Putre. El cambio climático podría afectar además la distribución de *Culex pipiens* y el área de transmisión de la enfermedad de Chagas.

Las investigaciones futuras deberían centrarse en (1) la relación entre las variables climáticas y

los parámetros poblacionales de los agentes, vectores y el reservorio, (2) la relación entre éstos parámetros y R_0 , (3) modelación matemática temporal y espacialmente explícita, (4) la simulación bajo diferentes escenarios de cambio climático y (5) las medidas de control.

Referencias

- Abraham L, Hernandez L, Gorla D, Catalá S (2008) Phenotypic of *Triatoma infestans* in the microgeographic level in the Gran Chaco of Argentina and the Andean valleys of Bolivia. *J Med Entomol* 45:660-666
- Andrewartha HG, Birch LC (1954) The distribution and abundance of animals. Chicago University Press, Chicago, 782 pp
- Angilletta MJ, Niewiarowski PH, Navas CA (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J Therm Biol* 27: 249-268
- Apt W, Heitmann I, Jersic MI, Jofré L, Muñoz P, Noemí I, y cols. (2008) Parte III. Enfermedad de Chagas en donantes de bancos de sangre. *Rev Chil Infectol* 25(4): 285-288
- Apt W, Zulantay I, Arnello L, Oddó D, González S, Rodríguez J, y cols. (2013) Congenital infection by *Trypanosoma cruzi* in an endemic area of Chile: a multidisciplinary study. *Trans Roy Soc Trop Med Hyg* 107: 98-104
- Arroyo P, Cattán PE (2010) Sylvatic foci of the Chagas disease vector *Triatoma infestans* in Chile: description of a new focus and challenges for control programs. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 105(5): 633-641
- Ayala S (2017) Distribución espacial del riesgo de transmisión vectorial de la enfermedad de Chagas basada en la estimación del número reproductivo básico (R_0). Tesis Magister en Salud Pública, Facultad de Medicina. U. de Chile
- Ayala S, Alvarado S, Cáceres D, Zulantay I, Canals M (2018) Modeling the effect of climate change on Chagas disease transmission in Chile, by R_0 -mapping. *Mem Inst Oswaldo Cruz* (submitted)
- Bacigalupo A, Segura JA, García A, Hidalgo J, Galuppo S, Cattán PE (2006) Primer hallazgo de

vectores de la enfermedad de Chagas asociados a matorrales silvestres en la Región Metropolitana, Chile. *Rev Med Chile* 134:1230-1236

- Bacigalupo A, Torres-Pérez F, Segovia V, García A, Correa JP, Moreno L, y cols. (2009) Comparative population dynamics of the bug *Mepraia spinolai*, a sylvatic vector of Chagas's disease, in different hosts. *Med Vet Entomol* 23:106-110
- Bernardi M (2008) Global climate change-a feasibility perspective of its effect on human health at a local scale. *Geospat Health* 2(2): 137-50
- Bhatt S, Gething PW, Brady OJ, Messina JP, Farlow AW, Moyes CL, y cols. (2013) The global distribution and burden of dengue. *Nature* 496: 504-507
- Botto-Mahan C, Cattán PE, Canals M, Acuña M (2005) Seasonal variation in the home range and host availability of the blood-sucking insect *Mepraia spinolai* in wild environment *Acta Tropica* 95: 160-163.
- Botto-Mahan C, Campos R, Acuna-Retamar M, Coronado X, Cattán PE, y cols. (2010) Temporal variation of *Trypanosoma cruzi* infection in native mammals in Chile. *Vector-borne Zoonotic Dis* 10: 317-319
- Calisher CH, Childs JE, Field HE, Holmes KV, Schountz T (2006) Bats: important reservoir hosts of emerging viruses. *Clin Microbiol Rev* 19(3): 531-545
- Canals M, Canals A, Ayala S, Valdebenito J, Fuenzalida F, Alvarado S, Cáceres D. (2018) Comparing the distribution of Chagas disease risk before and after certification of interrupted vector-borne transmission in Chile. *Trans Soc Trop Med Hyg* submitted).
- Canals M (1998) Thermal ecology of small animals. *Biol Res* 31: 367-374
- Canals M (2013) Modelos matemáticos y parasitosis. En: Apt W (Eds.) *Parasitología Humana*. Mc Graw-Hill, México, 675-775 pp
- Canals M (2017) Introducción a la epidemiología matemática. Edición Sociedad Chilena de Parasitología, Santiago, Chile ISBN: 978-956-368-734-7
- Canals M, Cáceres D, Alvarado S, Canals A, Cattán PE (2017b) Modeling the Chagas disease: from the vectorial to congenital transmission. *Biosystems* 156: 63-71
- Canals M, Cattán PE (1992) Dinámica de transmisión de la infección de la infección chagásica en Chile: Modelo y simulación. *Rev Med Chile* 120(12): 1359-1365
- Canals M, Cattán PE (2016) Zoonosis emergentes transmitidas por vectores artrópodos en un mundo marcado por el cambio global. *Parasitología Latinoamericana* 65(1): 42-53
- Canals M, Cattán PE, Valderas J, Solís R (1991a) Biología de poblaciones de *Triatoma infestans*: Fluctuaciones de la mortalidad y fertilidad. *Rev Med Chile* 119(9): 979-983
- Canals M, Cattán PE, Valderas J, Solís R (1991b) Efectos poblacionales de fluctuaciones de mortalidad y fecundidad en *Triatoma infestans*: Simulación mediante matrices de Leslie. *Rev Med Chile* 119(11): 1239-1242
- Canals M, Cattán PE, Ehrenfeld M (1993) Algunas estimaciones numéricas de la importancia epidemiológica de los vectores de la enfermedad de Chagas en Chile. *Parasitología al Día* 17: 79-86
- Canals M, Cattán PE, Ehrenfeld M (1994a) Dinámica comparada de cohortes de *T. Infestans* en ambiente habitacional. *Rev Med Chile* 122(9): 993-997
- Canals M, Cattán PE, Ehrenfeld M (1994b) Sobrevivencia de *Triatoma spinolai* en ambiente habitacional. *Parasitología al día* 18(3): 82-87
- Canals, M, Cruzat L, Ehrenfeld M, Molina MC, Ferreira A, Cattán PE (2001) Blood sources of *Mepraia spinolai* (*Hemiptera Reduviidae*), wild vector of Chagas's disease in Chile. *J Med Entomol* 38(2): 303-307
- Canals M, Ehrenfeld M, Cattán PE (2000) Situación de *Mepraia Spinolai*, vector silvestre de la enfermedad de Chagas en Chile, en relación con otros vectores, desde la perspectiva de sus fuentes de alimentación. *Rev Med Chile* 128:1108-1112
- Canals M, González CR, Canals A, Figueroa DP (2012) Dinámica epidemiológica del dengue en Isla de Pascua. *Rev Chil de Infect* 29(4): 388-94
- Canals M, González C, Canals L, Canals A, Cáceres D, Alvarado S, y cols. (2017a) Que dicen

los números de la evolución temporal de la enfermedad de Chagas?. Rev Chilena Infectol 34(2): 120-127

- Canals M, Solis R, Valderas J, Ehrenfeld M, Cattán PE (1997) Preliminary studies on Temperature selection and activity cycle of Chilean vectors of the Chagas disease. J Med Entomol 34(1): 11-17
- Canals M, Solís R, Tapia C, Ehrenfeld M, Cattán PE (1999) Comparison of some behavioural and physiological parameters of the feeding of *Triatoma infestans* KLUG, 1834 and *Mepraia spinolai* PORTER, 1934; vectors of the Chagas's disease in Chile. Mem Inst Oswaldo Cruz 94(5): 687-692
- Canals M, Torres-Contreras H, Castro SA, Jaksic FM (2013) Dinámica poblacional de la expansión de enfermedades infecciosas. En: Castro SA & Jaksic FM (Eds.) Invasiones Biológicas. Ediciones UC, Santiago, pp 459-49
- Cattán PE, Canals M (2006) Zoonosis. En: Canals M & Cattán PE (Eds.) Zoología Médica: Una visión de las especies potencialmente peligrosas desde la perspectiva de la biodiversidad. Generalidades y Protozoos. Editorial Universitaria, Santiago, 13-31 pp
- Cattán PE, Pinochet C, Botto-Mahan C, Acuña MI y Canals M (2002) Abundance of *Mepraia spinolai* in a periurban zone of Chile. Mem Inst Oswaldo Cruz 97(3): 285-287
- Carcavallo RU (1997) Factores climáticos. Su modificación en el microhábitat y las posibilidades en relación con el cambio climático global. Acta Toxicol Argen 5: 15-21
- Cardenas R, Sandoval CM, Rodríguez-Morales AJ, Franco-Paredes C (2006) Impact of climate variability in the occurrence of leishmaniasis in northeastern Colombia. Am J Trop Med Hyg 75: 273-277
- Chadee DD, Shivnauth B, Rawlins SC, Chen AA (2007) Climate, mosquito indices and the epidemiology of dengue fever in Trinidad (2002–2004) Ann Trop Med Parasitology 101:1-9
- Craig MH, Kleinschmidt I, Nawn JB, le Sueur D, Sharp BL (2004) Exploring 30 years of malaria case data in KwaZulu-Natal, South Africa: part I. The impact of climatic factors. Trop Med Int Health

9:1247-1257

- Collins M, Knutti R, Arblaster J, Dufresne JL, Fichefet T, Friedlingstein P, y cols. (2013) Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility. En: Stocker TF, y cols. (Eds.) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, IPCC 2013, 1029-1136
- Correa V, Zuñiga J, Contreras MC, Valdes JC, Rojas A, Villarroel F, Schenone H (1984) Epidemiología de la enfermedad de Chagas en Chile. Sectores rurales. Infestación domiciliaria por triatomos, tasas de infección de estos por *Trypanosoma cruzi* y nuevos aportes al conocimiento de la infección chagásica en mamíferos domésticos de la IV Región (1982-1983). Bol Chil Parasitol 39: 24-27
- Cucunubá ZM, Okuwoga O, Basáñez MG, Nouvellet P (2016) Increased mortality attributed to Chagas disease: a systematic review and meta-analysis. Parasites & Vectors 9: 42
- Daszak P, Berger L, Cunningham AA, Hyatt AD, Green DE, Speare R (1999) Emerging infectious diseases and amphibian population declines. Emerg Infect Dis 5: 735-748
- Daszak P, Cunningham AA, Hyatt AD (2000) Emerging infectious diseases of wildlife - Threats to biodiversity and human health. Science 287: 443-449
- Deichmeister JM, Telang A (2010) Abundance of West Nile virus mosquito vectors in relation to climate and landscape variables. J Vector Ecol 36(1): 75-85
- Dumonteil E, Gourbiere S, Barrera-Perez M, Rodríguez-Felix E, Ruiz H, Ruiz-Piña H, y cols. (2002) Geographic distribution of *Triatoma dimidiata* and transmission dynamics of *Trypanosoma cruzi* in the Yucatan peninsula of Mexico. Am J Trop Med Hyg 67: 176-183
- Durán JC, Videla MI, Apt W (1989) Enfermedad de Chagas en una comunidad de pequeños mamíferos simpátricos de la reserva nacional de las chinchillas. Parasitol al Día 13: 15-20

- Ehrenfeld M, Canals M, Cattan PE (1998) Population parameters of *Triatoma spinolai* under different environmental conditions and densities. *J Med Entomol* 35(5): 740-744
- Emert V, Fink AH, Morse AP, Paeth H (2012) The Impact of Regional Climate Change on Malaria Risk due to Greenhouse Forcing and Land-Use Changes in Tropical Africa. *Environ Health Persp* 120(1): 77-84
- Figueroa D, Scott, Hamilton-West C, González CR, y Canals M (2015) Mosquitoes: Diseases vectors in context of climate change. *Parasitología Latinoamericana* 64(2): 42-53
- Franke CR, Ziller M, Staubach C, Latif M (2002) Impact of the El Niño/Southern Oscillation on Visceral Leishmaniasis, Brazil. *Emerg Infect Dis* 8(9): 914-917
- Fuentes R, Maturana M, De la Cruz R (2012) Eficacia de Nifurtimox para el tratamiento de pacientes con enfermedad de Chagas crónico. *Rev Chilena Infectol* 29(1): 82-86
- Garrido R (2017) Impacto del cambio climático en la distribución geográfica de dos vectores silvestres de la enfermedad de Chagas en Chile, *Mepraia spinolai* y *Mepraia gajardo* (Hemiptera: Reduviidae) [Tesis Magister en Ciencias Biológicas]. Universidad de Chile, Santiago, 54 pp
- Genchi C, Rinaldi L, Mortarino M, Genchi M, Cringoli G (2009) Climate and Dirofilaria infection in Europe. *Vet Parasitol* 163(4): 286-92
- Gilloly LF, Brown JH, Wets GB, Savage VM, Charnov EL (2001) Effects of Size and Temperature on Metabolic Rate. *Science* 293: 2248-2251
- Gonzalez C (2013) Reporte de Lutzomyia (Diptera; Sychodidae) en Chile. *Parasitología al día* 4: 4
- Gubler DJ (2009) Vector-borne diseases. *Rev Sci Tech* 28: 583-8
- Gubler DJ (2010) The Global Threat of Emergent/Re-emergent Vector-Borne Diseases. Pp 39-62. En: Atkinson PW (Eds.). *Vector biology, ecology and control*. Springer, London, 39-62 pp
- Gubler DJ, Reiter P, Ebi KL, Yap W, Nasci R, Patz JA (2001) Climate Variability and Change in the United States: Potential Impacts on Vector and Rodent-Borne Diseases. *Environ Health Persp* 109: 1223-233
- Hales S, de Wet N, Maindonald J (2002) Potential effect of population and climate changes on global distribution of dengue fever: an empirical model. *Lancet* 360: 830-834
- Hernandez J, Núñez I, Bacigalupo A, Cattan PE (2013) Modeling the spatial distribution of Chagas disease vectors using environmental variables and people's knowledge. *Int J Health Geogr* 12: 29
- Hotez PJ, Bottazzi ME, Franco-Paredes C, Ault S, Periago MR (2008) The neglected tropical diseases of Latin America and the Caribbean: a review of disease burden and distribution and a roadmap for control and elimination. *PLoS Negl Trop Dis* 2: e300
- Hotez PJ, Dumonteil E, Woc-Colburn L, Serpa JA, Bezek S, Edwards MS, y cols. (2012) Chagas Disease: "The New HIV/AIDS of the Americas". *PLoS Negl Trop Dis* 6(5): e1498
- Howard EJ, Xiong X, Carlier Y, Sosa-Estani S, Buekens P (2014) Frequency of the congenital transmission of *Trypanosoma cruzi*: a systematic review and meta-analysis. *BIOG* 121: 22-33
- Jetten TH, Focks DA (1997) Potential changes in the distribution of dengue transmission under climate warming. *Am J Trop Med Hyg* 57: 285-297
- Jones KE, Patel NG, Levy MA, Storeygard A, Balk D, Gittleman JL, Daszak P (2008) Global trends in emerging infectious diseases. *Nature* 451(7181): 990-993
- Kausrud K, Okland B, Skarpaas O, Gregoire JC, Erbilgin N, Stenseth NChr (2011) Population dynamics in changing environments: the case of an eruptive forest pest species. *Biol Rev* 87(1): 34-51
- Laval E (2003) ¿Hubo dengue autóctono en Chile?. *Rev Chilena Infectol* (Special anniversary Edition): 98-9
- Lehane M (2005) *The biology of blood sucking insects*. Cambridge University Press, Segunda Edición, New York, 336 pp
- Lindgren E, Talleklint L, Polfeldt T (2000) Impact of climatic change on the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus*. *Environ Health Persp* 108: 119-123

- Lindsay SW, Martens P (1998) Malaria in the African highlands: past, present and future. *Bull World Health Organ* 76(1): 33-45
- Linthicum KJ, Anyamba A, Tucker CJ, Kelley PW, Myers MF, Peters CJ (1999) Climate and satellite indicators to forecast Rift Valley fever epidemics in Kenya. *Science* 285:397-400
- Lloyd-Smith J, Dylan G, Pepin KM, Pitzer VE, Pullian JR, Dobson AP, y cols. (2009) Epidemic Dynamics at the human-animal interface. *Science* 326: 1362-1367
- Lorenzo MG, Lazzari CR (1999) Temperature and relative humidity affect the selection of shelters by *Triatoma infestans*, vector of Chagas disease. *Acta Trop* 72: 241-249
- Mabaso MLH, Craig M, Ross A, Smith T (2007a). Environmental predictors of the seasonality of malaria transmission in Africa: The challenge. *Am J Trop Med Hyg* 76(1): 33-38
- Mabaso MLH, Kleinschmidt I, Sharp B, Smith T (2007b) El Niño Southern Oscillation (ENSO) and annual malaria incidence in Southern Africa. *T Roy Soc Trop Med H* 101(4): 326-330
- MacDonald G (1957) *The Epidemiology and Control of Malaria*, Oxford University Press, London
- Massad E (2008) The elimination of Chagas disease from Brazil. *Epidemiol Infect* 136: 1153-1164
- McMichael AJ, Campbell-Lendrum DH, Corvalán CF, Ebi KL, Githeco AK, Scheraga JD, Woodward A (2003) Climate change and human health. Risk and responses. WHO Press, Ginebra, 322pp
- Meyer ME, Meagher M (1995) Brucellosis in free - ranging Bison (*Bison bison*) in Yellowstone, Grand Teton and Wood Buffalo National Parks: a review. *J Wildlife Dis* 31: 579-598
- MINSAL (2014) Norma general técnica. Control y prevención nacional de la enfermedad de Chagas. Febrero. Ministerio de Salud de Chile.
- MINSAL (2016) Informe Programa Nacional Integral de Enfermedad de Chagas, Julio. Disponible en <http://epi.minsal.cl/chagas-materiales-relacionados/> Consultado en 9/2016.
- Olea P (2003) Primer caso de dengue autóctono atendido en el hospital de enfermedades infecciosas Dr. Lucio Córdova. *Rev Chilena Infectol* 20: 129-32
- Ordenes H, Ehrenfeld M, Cattán PE, Canals M (1996) Infección tripano-triatomina de *Triatoma spinolai* en una zona de riesgo epidemiológico. *Rev Med Chile* 124:1053-1057
- Parham PE, Michael E (2010) Modeling the Effects of Weather and Climate Change on Malaria Transmission. *Environ Health Persp* 118(5): 620-626
- Patz J, Martens W, Focks D y cols. (1998) Dengue fever epidemic potential as projected by general circulation models of global climate change. *Environ Health Perspect* 106:147-153
- Pecoraro HL, Day HL, Reineke R, Stevens N, Withey JC, Marzluff JM, Meschke JS (2007) Climatic and landscape correlates for potential West Nile virus mosquito vectors in the Seattle region. *J Vector Ecol* 32: 22-28
- Peeters M, Roger F, Bourgarel M, Ayouba A, Delaporte E (2015) The Ebola reservoir. Conference paper. Conference: Targeting Ebola 2015. Recent Advances & Strategies, en Institut Pasteur, Paris. doi: 10.13140/RG.2.1.3859.8482
- Pino P, Iglesias V, Garreaud R, Cortés S, Canals M, Folch W, Burgos S, y cols. (2015) Chile confronts its environmental health future after 25 years of accelerated growth. *Ann Glob Heal* 81(3):354-367
- Reeves WC, Hardy JL, Reisen WK, Milby MM (1994) Potential effects of global warming on mosquito borne arbo-viruses. *J Med Entomol* 31: 323-332
- Reiter P (2008) Climate change and mosquito-borne disease: knowing the horse before hitching the cart. *Rev Sci Tech* 27(2): 383-98
- Reiter P, Thomas CJ, Atkinson P, Randolph SE, Rogers DJ, Shanks GD, Snow RW, Spielman A (2004) Global warming and malaria: a call for accuracy. *Lancet Infect Dis* 4: 323
- Rogers DJ, Randolph SE (2006) Climate change and vector-borne diseases. *Adv Parasitol* 62: 345-81
- Rogers DJ, Wilson AJ, Hay SI y cols. (2006) The global distribution of yellow fever and dengue. *Adv Parasitol* 62:181-220.

- Rozas M, Botto-Mahan C, Coronado X, Ortiz S, Cattán PE, Solari A (2005) *Tripanosoma cruzi* infection in wild mammals from a chagasic area of Chile. *Am J Trop Med Hyg* 73(3): 517-519
- Russell R, Currie B, Lindsay M (2009) Dengue and climate change in Australia: predictions for the future should incorporate knowledge from the past. *Med J Aust* 190: 265-268
- Schofield CJ, Lehane MJ, McEwan P, Catalá SS, Gorla DE (1992) Dispersive flight by *Triatoma infestans* under natural climatic conditions in Argentina. *Med Vet Entomol* 6:313-317
- Schenone H, Villarroel F, Rojas A, Alfaro E (1980) Factores biológicos y ecológicos en la epidemiología de la enfermedad de Chagas en Chile. *Bol Chil Parasitol* 35: 42-54
- Small J, Goetz SJ, Hay SI (2003) Climatic suitability for malaria transmission in Africa, 1911–1995. *P Natl Acad Sci (USA)* 100(26): 15341-15345
- Talleklint L, Jaenson TG (1998) Increasing geographical distribution and density of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in central and northern Sweden. *J Med Entomol* 35(4): 521-6
- Tapia-Garay V, Figueroa DP, Maldonado A., Frías-Laserre D, Gonzalez CR., Parra A., y cols. (2018) Assessing the risk zones of Chagas' disease in Chile in a world marked by global climatic change. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 113(1): 24-29
- Tanser FC, Sharp B, le Sueur D (2003) Potential effect of climate change on malaria transmission in Africa. *Lancet* 362:1792-1798
- Thomson MC, Doblás-Reyes FJ, Mason SJ, Hagedorn R, Connor SJ, Phindela T, y cols. (2006) Malaria early warnings based on seasonal climate forecasts from multi-model ensembles. *Nature* 439: 576-579
- Van Kleef E, Bambrick H, Hales S (2010) The geographic distribution of dengue fever and the potential influence of global climate change. *TropIKA.net*. ahead of print Epub Mar 21, 2010
- Vasquez-Prokopec GM, Ceballos LA, Cecere MC, Gurtler RE (2002) Seasonal variations of microclimatic conditions in domestic and peridomestic habitats of *Triatoma infestans* in rural northwest Argentina. *Acta Tropica* 84: 229-238
- Wolfe ND, Dunaban CP, Diamond J (2007) Origins of major human infectious diseases. *Nature* 447: 279-283
- Wu PC, Guo HR, Lung SC, Lin CY, Su HJ (2007) Weather as an effective predictor for occurrence of dengue fever in Taiwan. *Acta Tropica* 103: 50-7
- Wu P, Lay J, Guo H (2009) Higher temperature and urbanization affect the spatial patterns of dengue fever transmission in subtropical Taiwan. *Sci Total Environ* 407: 2224-2233
- Wu X, Lu Y, Zhou S, Chen L, Xu B (2016) Impact of climate change on human infectious diseases: Empirical evidence and human adaptation. *Environ Int* 86:14-23
- Ye Y, Kyobutungi, Louis VR, Sauerborn R (2007) Micro-epidemiology of *Plasmodium falciparum* malaria: Is there any difference in transmission risk between neighbouring villages? *Malaria Journal* 6:46

CAPÍTULO 4

CIANOBACTERIAS EN UN MUNDO QUE SE CALIENTA: PERSPECTIVAS EVOLUTIVAS Y FISIOLÓGICAS

Jaime Alcorta¹ & Beatriz Díez^{1,2}

¹Departamento de Genética Molecular y Microbiología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

²Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia (CR)2, Chile

Introducción

El *phylum* Cyanobacteria está compuesto por bacterias fotosintéticas oxigénicas, e incluye algunos miembros capaces de fijar nitrógeno atmosférico, llamados diazótrofos. Estas bacterias están ampliamente distribuidas en ambientes terrestres y acuáticos; incluyendo océanos, ríos, lagos, fuentes termales, suelos y desiertos entre otros, tanto en formas de vida libre o realizando asociaciones con otros organismos (Whitton y Potts, 2000; Usher y cols., 2007).

Las cianobacterias son bacterias muy relevantes dentro de los ciclos biogeoquímicos. Un ejemplo de ello es su contribución estimada entre el 60 y 90 % a la producción primaria en base a carbono en sistemas marinos como el Océano Pacífico Norte Subtropical (Liu y cols., 1997), y el 45 % en los giros centrales oceánicos (Uitz y cols., 2010). También se ha estimado que podrían estar produciendo entre el 30 – 50% del nitrógeno “*de novo*” requerido para mantener la cadena trófica en el Giro Subtropical del Pacífico Norte, a través de la fijación biológica de N₂ atmosférico (Karl y cols., 1997). En estos ambientes marinos, las cianobacterias más abundantes pertenecen a los géneros unicelulares *Prochlorococcus* y *Synechococcus*, con ecotipos adaptados a condiciones de luz y temperatura específicos dentro de la columna de agua (Sohm y cols., 2016; Chandler y cols., 2016). Estos antecedentes demuestran que las ciano-

bacterias son capaces de adaptarse evolutivamente, y ocupar nichos con diversas condiciones fisicoquímicas.

En sistemas de agua dulce como los ambientes termales, algunas de las adaptaciones de las cianobacterias tienen que ver con su capacidad de vivir a altas temperaturas, encontrándolas habiendo hasta los 73 °C (Castenholz, 1969; Meeks y Castenholz, 1971). Las cianobacterias termales son un modelo de interés para entender mejor el efecto de parámetros ambientales como la temperatura sobre la evolución y adaptación de estos organismos en el planeta.

Cianobacterias de sistemas termales

Los tapetes microbianos de fuentes termales están formados por comunidades relativamente simples y estables, donde principalmente se encuentran miembros bacterianos y de arqueas. Estos microorganismos conviven en una biopelícula semi-sumergida en un caudal de agua caliente, que fluye desde el origen de la fuente termal aguas abajo a lo largo de un gradiente de temperatura (Bolhuis y cols., 2014). En estos tapetes, estructurados por gradientes fisicoquímicos, la materia orgánica se forma en las capas más superficiales que están en contacto directo con luz y gases, a través de los procesos de fotosíntesis oxigénica y/o anoxigénica, realizados principalmente por organismos de los *phylum* Cyanobac-

teria y Chloroflexi, respectivamente. Esta materia orgánica es casi completamente reciclada en las capas inferiores por otras bacterias como son Proteobacterias, Actinobacterias o Firmicutes, a través de variados metabolismos como la fermentación anaeróbica y diferentes vías de asimilación de carbono inorgánico, junto con reducción de nitratos y un ciclo cerrado del metabolismo del azufre (Ward y cols., 1998; Rozanov y cols., 2017; Thiel y cols., 2017; Alcamán-Arias y cols., en revisión). Esta simplicidad y compartimentación hace a estos sistemas extremos muy útiles para el estudio de como el ambiente, y por tanto la ecología de cada sistema natural, influencia la diversidad y función de las comunidades microbianas que los habitan.

La presencia de cianobacterias en tapetes microbianos termales de pH cercano a la neutralidad ha sido reportada desde la primera mitad del siglo XIX. Desde entonces se han descrito principalmente tres grupos de cianobacterias que difieren en su morfología y en su capacidad de fijar nitrógeno atmosférico. Por un lado, se han reportado diversas especies del género *Synechococcus* (Castenholz, 1969; Miller y Castenholz, 2000; Allewalt y cols., 2006), habitando hasta los 73 °C, que corresponde al límite superior de temperatura descrito *in vitro* para la realización del proceso de fotosíntesis (Meeks y Castenholz, 1971) y que son capaces de fijar nitrógeno atmosférico a altas temperaturas (Steunou y cols., 2006). También se ha descrito en termas de todo el mundo la presencia cosmopolita de cianobacterias filamentosas, es decir multicelulares, del género *Thermoleptolyngbya* (Sciuto y Moro, 2016). Para este género se ha sugerido una contribución a la fijación de nitrógeno *de novo* en estos ambientes, al reportarse asociadas a estos organismos secuencias del gen *nifH*, que codifica para la subunidad alfa de la enzima nitrogenasa responsable de este proceso (Alcamán y cols., 2015).

El tercer grupo de cianobacterias ampliamente descrito en sistemas termales corresponde a la especie *Fischerella thermalis* (también conocida como *Mastigocladus laminosus*). *Fischerella thermalis* es, al igual que *Thermoleptolyngbya*, una cianobacteria filamentosas multicelular pero que, además, presenta ramificaciones (filamentos secundarios). Junto con esta característica, es capaz de diferenciar células especializadas para la fijación

de nitrógeno, y generar filamentos móviles juveniles denominados hormogonios (Anagnostidis y Komarek, 1990). Se ha demostrado la presencia de estas cianobacterias en tapetes microbianos termales con temperaturas hasta los 60 °C aproximadamente (e.g. Miller y cols., 2006; Lacap y cols., 2007; Roeselers y cols., 2007; Boomer y cols., 2009; Soe y cols., 2011; Mackenzie y cols., 2013; Alcamán y cols., 2015; Alcamán-Arias y cols., 2018), así como se puede observar por su coloración verde-azulada típica distribuido a lo largo del gradiente en temperatura del tapete microbiano en la terma Porcelana (Patagonia Norte, Chile; Figura 4.1A). Su distribución cosmopolita ha sido reportada en estudios basados en morfología en termas de todo el mundo, como ha sido revisado por Kastovský y Johansen (2008), partiendo por las descripciones de Schwabe (1837) y Cohn (1862), a partir de tapetes obtenidos en Karlovy Vary, República Checa. Su distribución se puede observar también a nivel de secuencias del gen ribosomal 16S rRNA y algunos genomas disponibles en las bases de datos del National Center for Biotechnology Information (NCBI) de los Estados Unidos. En la Tabla 4.1, se puede observar que se han recuperado secuencias tanto de muestras ambientales como de cepas aisladas de *Fischerella thermalis* en al menos 25 estudios y en 24 países a lo largo del globo. Debido a su complejidad fisiológica, distribución global y rol en los ciclos biogeoquímicos, *Fischerella thermalis* se ha convertido en un modelo ideal para comprender adaptaciones a cambios de temperatura en sistemas microbianos bajo el presente escenario de cambio global.

La controversia entre morfología y taxonomía de *Fischerella thermalis*

La primera descripción disponible en la literatura de *Fischerella thermalis* en tapetes microbianos termales fue un estudio de Schwabe en 1837. Por muchos años, el estudio de esta cianobacteria, que era considerada un alga y no una bacteria, fue principalmente morfológico. *Fischerella*, junto a otras cianobacterias ramificadas, han sido clásicamente consideradas dentro de los grupos bacterianos más complejos, como se puede observar en una imagen de microscopía representativa de este género en la Figura 4.1B, por tener filamentos multicelulares ramificados y presentar capacidad de

TABLA 4.1. Secuencias disponibles de *Fischerella thermalis* en la base de datos de la NCBI.

Número de Acceso NCBI	Organismo	País	Referencia
KF923320.1	Uncultured bacterium clone ERBTW20082009OTU014	Antártica	Herbold y cols., 2014
KP204496.1	Uncultured bacterium clone LMa-biof-bact_d8	Argentina	Urbieta y cols., 2015
AF407696.1	(2) Uncultured bacterium clone G01	Australia	Subida directa
KJ636971.1	<i>Mastigocladus laminosus</i> NQAIF328	Australia	Cirés y cols., 2014
NMQB01	<i>Fischerella thermalis</i> CCMEE 5273	Canadá	Sano y cols., 2018
KP793933.1	(117) Uncultured cyanobacterium clone	Chile	Myers, 2015
GU437365.1	Uncultured bacterium clone Tat-08-003_12_10	Chile	Engel y cols., 2013
HE979746.1	(3) Uncultured Stigonematales cyanobacterium	Chile	Mackenzie y cols., 2013
NQME01	<i>Fischerella thermalis</i> CCMEE 5194	Chile	Sano y cols., 2018
KX035101.1	<i>Mastigocladus</i> sp. CHP1	Chile	Alcamán y cols., 2017
DQ786170.1	(3) <i>Fischerella</i> sp. MV11	Costa Rica	Finsinger y cols., 2008
EF545596.1	(6) <i>Fischerella</i> sp. CR_2M	Costa Rica	Subida directa
NMQE01	<i>Fischerella thermalis</i> CCMEE 5318	El Salvador	Sano y cols., 2018
NMQC01	<i>Fischerella thermalis</i> CCMEE 5282	Eslovaquia	Sano y cols., 2018
EU116034.1	<i>Mastigocladus laminosus</i> Kovacic 1987/7B	Eslovaquia	Kaštovský y Johansen, 2008
JX524205.1	<i>Fischerella</i> sp. JS3	Estados Unidos	Subida directa
HM636645.1	<i>Fischerella</i> sp. JSC-11	Estados Unidos	Subida directa
AY426547.1	<i>Mastigocladus</i> sp. Y-99-9	Estados Unidos	Miller y Bebout, 2004
KT453633.1	Uncultured cyanobacterium clone 332-12	Estados Unidos	Inskeep y cols., 2015
JF303683.1	Uncultured <i>Fischerella</i> sp. clone ART5B_150	Estados Unidos	Pepe-Ranney y cols., 2012
HM856465.1	Uncultured <i>Fischerella</i> sp. clone YL099	Estados Unidos	Clingenpeel y cols., 2011
NGZS01	(21) <i>Fischerella thermalis</i> WC1110	Estados Unidos	Sano y cols., 2018
AJLL01000019.1	<i>Fischerella thermalis</i> PCC 7521	Estados Unidos	Dagan y cols., 2013
AGIZ01000009.1	<i>Fischerella thermalis</i> strain JSC-11	Estados Unidos	Subida directa
EF429502.1	(6) Uncultured cyanobacterium clone MPB11	Filipinas	Lacap y cols., 2007
DQ131173.1	Uncultured <i>Oscillatoria</i> sp.	Filipinas	Jing y cols., 2007
DQ431003.1	<i>Mastigocladus laminosus</i> Greenland_8	Groenlandia	Roeselers y cols., 2007
NMQD01	<i>Fischerella thermalis</i> CCMEE 5319	Guatemala	Sano y cols., 2018
EU116035.1	<i>Mastigocladus laminosus</i> SAG 4.84	Islandia	Kaštovský y Johansen, 2008
NRQW01	<i>Fischerella muscicola</i> CCMEE 5323	Islandia	Sano y cols., 2018
NQMF01	<i>Fischerella thermalis</i> CCMEE 5328	Italia	Sano y cols., 2018
AP017305	<i>Fischerella</i> sp. NIES-3754	Japón	Hirose y cols., 2016
AB607194.1	(10) <i>Mastigocladus laminosus</i>	Japón	Soe y cols., 2011
AB093487.1	<i>Fischerella major</i> NIES-592	Japón	Zhu y cols., 2017
NMQJ01	<i>Fischerella thermalis</i> CCMEE 5330	Japón	Sano y cols., 2018
DQ471442.1	(2) Filamentous thermophilic cyanobacterium tBTRCCn 101	Jordania	Ionescu y cols., 2007
KT258785.1	Uncultured <i>Fischerella</i> sp. clone Tsenher12otu5-1	Mongolia	Subida directa
AB607204.1	(2) <i>Mastigocladus laminosus</i> Ja	Myanmar	Soe y cols., 2011
AJLK01000210.1	<i>Fischerella muscicola</i> PCC 7414	Nueva Zelanda	Dagan y cols., 2013
NQMD01	(4) <i>Fischerella thermalis</i> CCMEE 5196	Nueva Zelanda	Sano y cols., 2018
NMQJ01	<i>Fischerella thermalis</i> CCMEE 5205	Oman	Sano y cols., 2018
JX316764.1	<i>Mastigocladus laminosus</i> CCAP 1447/3	Reino Unido	Smith-Bädorf y cols., 2013
KC211804.1	(2) Uncultured <i>Fischerella</i> sp. clone R1b_E12	Rumania	Coman y cols., 2013
KT715747.1	(3) <i>Fischerella</i> sp. CY16	Turquía	Cankilic y Berk, 2016

Las secuencias pertenecientes al mismo estudio con un nombre similar para cepas o con nomenclatura parecida para secuencias ambientales, fueron agrupadas con un nombre representativo y señalado entre paréntesis el número de secuencias respectivas al estudio. Las secuencias corresponden principalmente a regiones del gen ribosomal 16S rRNA, aunque los estudios de Dagan y cols. (2013), Hirose y cols. (2016), Zhu y cols. (2017) y Sano y cols. (2018) presentaron secuencias completas o casi completas de los genomas de estas cianobacterias.

diferenciación celular como son los heterocistos, aquinetos (células de resistencia) y hormogonios (Anagnostidis y Komárek, 1990). Rippka y cols. (1979) basándose en morfología, realizaron una agrupación de las cianobacterias filamentosas ramificadas presentes en el Instituto Pasteur, describiendo la subsección V: Stigonematales, caracterizadas por poseer heterocistos y divisiones en más de un plano a lo largo de sus filamentos. Nierzwicki y cols. (1982) estudiaron la ultraestructura y forma de división de *Fischerella thermalis*, que consistía en la formación de un septo y una posterior división de la envoltura; siendo estas características compartidas con *Fischerella ambigua* (de origen no termal). Nurnberg y cols. (2014) desafiaron los análisis clásicos, que distinguían según la forma de la ramificación, y determinaron que los distintos tipos de ramificación presentes en estos organismos son topológicamente similares, pero con randomización del plano inicial de división, demostrando que no corresponden a procesos distintos.

Considerando todos estos antecedentes, el estudio de Koch y cols. (2017) es revelador respecto a la complejidad morfológica en *Fischerella thermalis* en relación con las condiciones nutricionales de crecimiento. Ante fotoautotrofia, observaron una mayor abundancia de filamentos secundarios (ramificaciones) correlacionado, además, con una mayor abundancia de transcritos de genes asociados a la maquinaria involucrada en la construcción del septo (septosoma) y la síntesis de membrana (elongosoma), comparado con el fenotipo sin ramificaciones inducido por adición de sacarosa al medio. La regulación transcripcional encontrada por Koch y cols. (2017), determinaría una plasticidad que podría tener como consecuencia las diferencias morfológicas observadas en distintos aislados de cianobacterias filamentosas antes clasificados taxonómicamente como pertenecientes a distintas especies, géneros o incluso familias.

La taxonomía de las cianobacterias ha variado a lo largo de los años, y las relaciones filogenéticas han sido una herramienta muy importante para revelar la historia evolutiva y cuán distintos son genéticamente estos grupos morfológicos. Un ejemplo de ello son los Stigonematales, separados mediante la descripción de caracteres morfológicos en 8 familias por Anagnostidis y Komárek

(1990) y que luego, mediante caracterización polifásica y relaciones filogenómicas, fue reducido a 4 familias (Komárek y cols., 2014). Esta última clasificación, aceptada y vigente hasta la fecha, integra a *Fischerella thermalis* dentro del orden Nostocales (cianobacterias filamentosas con heterocistos), aunque lo más probable es que cambie prontamente con nuevos análisis y herramientas.

Por otro lado, el estudio de Kastovský y Johansen (2008), exploró y comparó las relaciones a nivel de especies mediante el marcador molecular 16S rRNA y la morfología. En aquél estudio se determinó que las cepas de origen termal debiesen ser asignadas a la especie *Mastigocladus laminosus*, la que a su vez históricamente corresponde al mismo tipo morfológico descrito para *Fischerella thermalis*, siendo esta última especie reconocida actualmente (Sano y cols., 2018; Alcorta y cols., 2018). La especie *Fischerella thermalis* es diferente a las especies no termófilas del género *Fischerella* y a otras cianobacterias ramificadas aisladas desde suelos o aguas dulces, siendo el carácter termal el que determinaría su cohesión evolutiva (Kastovský y Johansen, 2008). Esta diferenciación también se ha demostrado a nivel genómico, confirmando que todas las cepas de *Fischerella* termales con genoma secuenciado superan en identidad nucleotídica de genoma completo (gANI por sus siglas en inglés) el umbral de 95% que define la misma especie (Alcorta y cols., 2018). Considerando que los genomas de cepas de *Fischerella thermalis* aisladas de ambientes termales y otros genomas de cianobacterias ramificadas como *Fischerella spp.* y *Hapalosiphon sp.* (de ambientes no termales) comparten más de un 87 % de identidad promedio nucleotídica del genoma, se ha sugerido según umbrales genómicos, que estas debiesen ser simplemente especies distintas del mismo género, y que la cantidad de especies o géneros determinados por morfología podría reducirse aún más en el futuro (Alcorta y cols., 2018).

Aspectos evolutivos de *Fischerella thermalis*

Dentro del *phylum* Cyanobacteria, la capacidad de vivir en tapetes microbianos termales es un carácter polifilético (Sánchez-Baracaldo y cols., 2005). Teniendo *Fischerella thermalis* un origen desde ancestros mesófilos (Sano y cols., 2018; Alcorta y cols., 2018), un evento de especiación

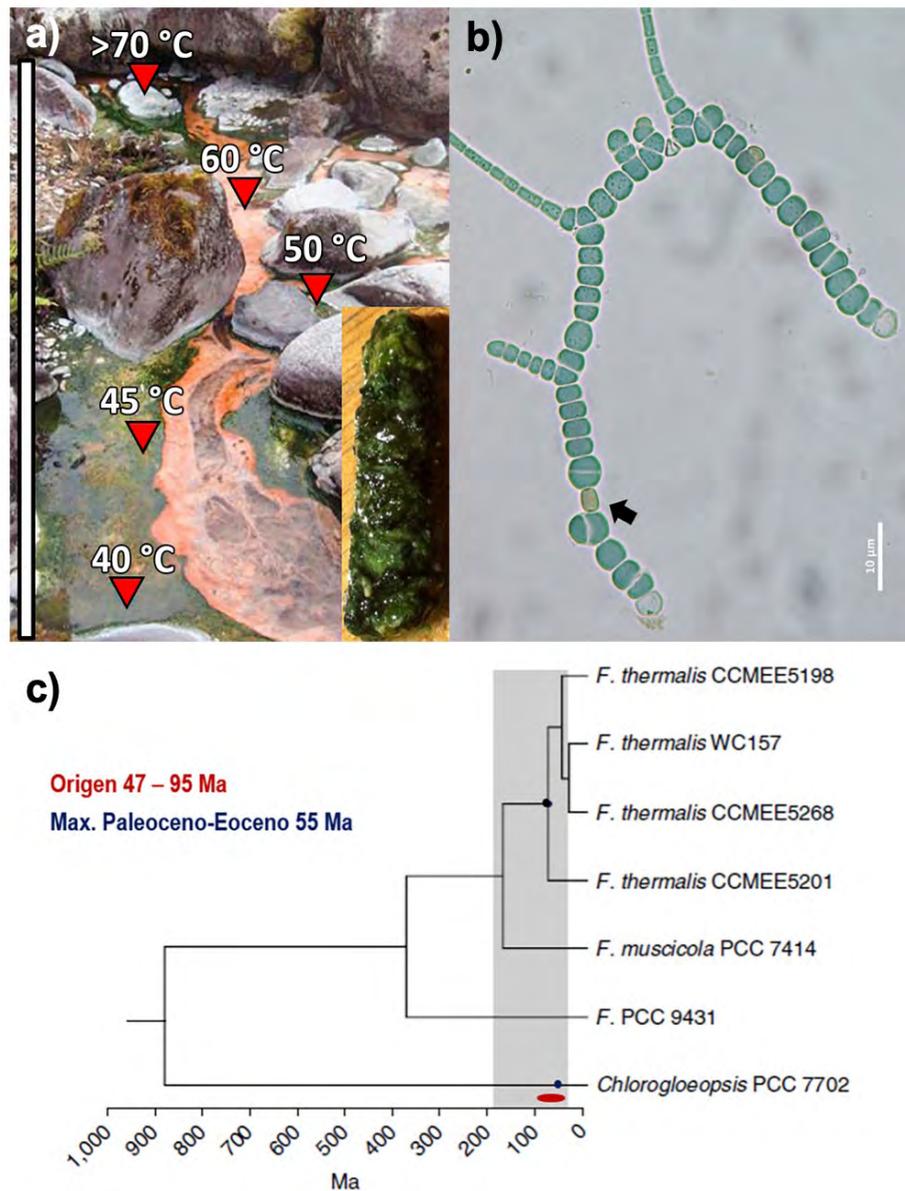


Figura 4.1. A) El sistema termal de Porcelana (Patagonia Norte, Chile) presenta un tapete microbiano que varía en color desde naranja a verde en el gradiente de temperatura entre los 70 y los 40 °C. La barra lateral indica 10 metros de longitud. En la imagen a la derecha se muestra un corte longitudinal de un core de 2 cm de profundidad del tapete microbiano. Adaptado de Alcamán y cols. (2015). B) Microscopía de luz de un filamento de *Fischerella thermalis* cepa CHP1, aislado desde la terma de Porcelana. La flecha indica la presencia de un heterocisto, célula especializada en la fijación de nitrógeno atmosférico, y que no presenta fotosistema II. Barra de escala indica 10 μm . C) Estimación del tiempo evolutivo de divergencia de *Fischerella thermalis* y otras especies relacionadas según el modelo de reloj relajado, en base a una reconstrucción filogenética de máxima verosimilitud para un total de 317.324 aminoácidos (1316 loci), con el modelo (LG + C60 + F + G) y un soporte de bootstrap de 1000 réplicas. En sombreado se encuentra el intervalo para el tiempo estimado de divergencia de los alelos que difieren por la delección de dos genes involucrados en la síntesis de exopolisacáridos del heterocisto. En rojo se encuentra el rango estimado para el origen de *Fischerella thermalis*, y en azul el período estimado para el máximo de temperatura propuesto en el Paleoceno-Eoceno. Adaptado de Sano y cols. (2018).

parapátrica habría determinado su adaptación puntual al ambiente termal que originó al ancestro común que vivió hace más de 47 millones de años, y que se dispersó dominando tapetes microbianos alrededor de todo el mundo (Miller y cols., 2007). Miller y cols. (2007) especularon, además, que este lapso circunscribe el máximo termal Paleoceno-Eoceno cerca de 55 millones de años atrás (Figura 4.1C), donde el cambio global inducido por gases de efecto invernadero fue marcado por un aumento de 5 a 10 °C en la superficie terrestre (Fricke y Wing, 2004). Ese evento podría haber propiciado las condiciones necesarias para el origen desde miembros no termales y la diversificación de *Fischerella thermalis* (Miller y cols., 2007). Entender mejor la evolución de esta especie de cianobacteria es de gran interés bajo el marco actual de cambio global, ya que el estudio de este organismo como modelo, podría ayudar a entender y determinar períodos de expansión y adaptación de otros grupos actualmente termotolerantes. Junto con esto, la dispersión global de esta cianobacteria, como se puede observar en la Tabla 4.1, amerita comprender sus principales aspectos fisiológicos y su rol biogeoquímico que la caracteriza como sustento de la comunidad microbiana en el sistema termal.

Aspectos fisiológicos de *Fischerella thermalis*: fotosíntesis en altas temperaturas

La fotosíntesis oxigénica de *Fischerella thermalis* es una característica fundamental de estos exitosos productores primarios. En un estudio que incluyó diversas fuentes termales del Parque Nacional de Yellowstone (YNP por sus siglas en inglés) en Estados Unidos, con un total de 996 muestras, se determinó la presencia de pigmentos fotosintéticos en muestras con distintas condiciones fisicoquímicas, indicando que el proceso de fotosíntesis podría estar limitado hasta los ~74 °C en un rango de pH entre 6,5 y 9 (Cox y cols., 2011).

Decadas atrás, Brock y Brock (1966) comenzaron a estudiar el rol fotoautotrófico de *Fischerella thermalis* mediante la relación de la clorofila con su actividad biológica (medida como RNA y proteínas), estimándose su límite máximo de crecimiento cerca de los 55 °C en tapetes microbianos de YNP, y alrededor de los 48 °C en algunas termas

de Islandia. En el gradiente termal (72 – 33 °C) del tapete microbiano de la terma Mushroom Spring (YNP, Estados Unidos) donde dominaban cianobacterias filamentosas, Brock (1967) determinó que entre los 41,6 y 48,3 °C se encontraba su eficiencia máxima fotosintética, aunque su mayor producción de biomasa se encontrara cerca de los 55 °C. Aunque la presencia de *Fischerella thermalis* ha sido reportada hasta los 66 °C en metagenomas obtenidos de la terma de Porcelana (Chile); su potencial fotosintético medido a través de niveles de cDNA mostró ser muy baja a esta temperatura, siendo máxima entre 48 y 58 °C (Alcamán-Arias y cols., 2018), coincidiendo con lo previamente descrito en la literatura.

Por otro lado, se ha estimado que especies de *Fischerella* provenientes de fuentes termales y posteriormente cultivadas en el laboratorio, no pueden crecer sobre los 57 – 58 °C, siendo este su potencial límite superior de temperatura de crecimiento (Muster y cols., 1983; Miller y cols., 2007; Finsinger y cols., 2008; Alcamán y cols., 2017).

Diversos autores han estudiado también el comportamiento en el laboratorio del aparato fotosintético a altas temperaturas de esta cianobacteria. Por ejemplo, Zhao y Brand (1989) observaron que cultivos de *Fischerella* sometidos a temperaturas entre 60 y 65 °C durante unos minutos presentaban un blanqueamiento en la absorción de sus pigmentos accesorios, las ficobilinas, mientras que la clorofila y los carotenoides no se veían afectados. Por otro lado, experimentos realizados por Radway y cols. (1992) en *Fischerella thermalis*, demostraron que tanto las ficobilinas como la clorofila se ven disminuidos en un 20% cuando los cultivos son expuestos por al menos 1 hora a temperaturas entre los 60 y 65 °C. Todos estos antecedentes indicarían que *Fischerella thermalis* no puede superar el umbral de los 58 °C en las curvas de crecimiento, siendo la susceptibilidad de su aparato fotosintético el que determina este límite de crecimiento.

Aspectos fisiológicos de *Fischerella thermalis*: fijación de nitrógeno en altas temperaturas

Los primeros reportes de fijación de nitrógeno realizados *in situ* en ambientes termales, donde se reportaba la presencia de *Fischerella thermalis*,

fueron realizados en termas localizadas en Alaska y YNP (Estados Unidos) por Billaud (1967) y Stewart (1970), respectivamente. Stewart (1970) obtuvo tasas de fijación de nitrógeno ($^{15}\text{N}_2$) hasta los 54 °C, estimando el óptimo de fijación de *Fischerella thermalis* a los 42,5 °C. Wickstrom (1980) encontró resultados similares, detectando fijación de nitrógeno ($^{15}\text{N}_2$) y actividad de la enzima nitrogenasa (mediante el ensayo de reducción de acetileno), en tapetes con temperaturas hasta los 55 °C, donde también había presencia de esta cianobacteria. En estos estudios, no se detectó fijación de nitrógeno sobre los 60 °C para tapetes dominados por estas cianobacterias filamentosas. Más recientemente, en el tapete microbiano de la terma de Porcelana, en Chile, se determinó a través de la medición de las tasas de fijación de carbono (^{13}C) y nitrógeno ($^{15}\text{N}_2$), que la demanda de estos nutrientes por comunidades microbianas era suplementada casi en su totalidad por *Fischerella thermalis* a temperaturas entre los 46 y 58 °C (Alcamán y cols., 2015). Por tanto, el rol biogeoquímico de *Fischerella thermalis* en estos ambientes extremos parece ser preponderante, y esencial para la comunidad microbiana en su conjunto.

Ya en 1951, Fogg determinó la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico *in vitro* en un cultivo de *Fischerella thermalis*. Esto se debe a la diferenciación de células llamadas heterocistos. Estas células se caracterizan por tener una envoltura con una mayor cantidad de glicolípidos que forman una capa donde se reduce la permeabilidad al oxígeno, junto a otra capa externa más densa de exopolisacáridos que protegen en forma de barrera desde el exterior (Nierzwicki-Bauer y cols., 1984). Adicionalmente, los heterocistos al no expresar proteínas del fotosistema II, y por tanto no producirse el proceso de fotosíntesis en estas células diferenciadas, también protegen a la enzima nitrogenasa de su sensibilidad al oxígeno (Zhang C. y cols., 2006).

Miller y cols. (2006), en las termas de White Creek en YNP, donde las concentraciones totales de nitrógeno se encontraron bajo el límite de detección, describieron que las poblaciones de *Fischerella thermalis* presentaban heterocistos y reportaron tasas positivas de actividad de la enzima nitrogenasa que podrían asociarse a la actividad de estos organismos. Por el contrario, estos mismos autores en la terma de Boiling River (YNP, Estados

Unidos), donde la concentración de nitrógeno disuelto era mayor (0,15 mg N L⁻¹), no observaron presencia de heterocistos en esta especie ni pudieron reportar actividad nitrogenasa; demostrándose la importancia de este nutriente en el fenotipo y la fisiología de esta cianobacteria en el ambiente natural.

Aspectos fisiológicos de *Fischerella thermalis*: multicelularidad y plasticidad fenotípica

La multicelularidad en algunos miembros de cianobacterias, las convierte en uno de los grupos bacterianos más complejos. Este carácter, aunque polifilético dentro del *phylum* Cyanobacteria, se ha mostrado común en aquellos miembros capaces de diferenciar heterocistos (Schirrmeister y cols., 2011). Larsson y cols. (2011) en su estudio de genómica comparativa, donde no se incluyó ningún genoma de cianobacterias filamentosas ramificadas, determinaron que alrededor de 25 genes ortólogos en cianobacterias filamentosas estaban ausentes en unicelulares, sugiriendo que estos genes podrían tener implicancias en el fenotipo multicelular. Dagan y cols. (2013), un par de años después, mediante análisis genómicos, no pudieron atribuir la capacidad de formar filamentos multicelulares en cianobacterias ramificadas a la pérdida de genes involucrados en la división celular en sus genomas. De forma similar, Shih y cols. (2013) tampoco encontraron genes que pudieran correlacionarse con esta complejidad morfológica, por su ausencia en miembros unicelulares y no ramificados. Estos últimos autores, por el contrario, sí pudieron observar que genomas de miembros morfológicamente más complejos se encuentran enriquecidos en genes involucrados en transducción de señales y transcripción, sugiriéndose que los elementos regulatorios son importantes en las transiciones morfológicas (Shih y cols., 2013). Esta plasticidad fenotípica fue demostrada recientemente en *Fischerella thermalis* al exponerla a un cambio nutricional mediante adición de sacarosa al medio (Koch y cols., 2017).

En cianobacterias filamentosas, una de las características distintivas de la multicelularidad es la capacidad de compartir compuestos entre las células adyacentes (Herrero y cols., 2016). En *Fischerella thermalis* se ha mostrado la capacidad de

recuperar la fluorescencia del compuesto 5-carboxifluoresceína diacetato cuando parte de los filamentos son blanqueados, mostrando conectividad entre células tanto de filamentos principales como de ramificaciones (Nurnberg y cols., 2014). Estos autores identificaron también la presencia de la proteína SepJ, involucrada en la comunicación intercelular, y su localización en los septos de las células, incluso en aquellas donde comenzaban las ramificaciones; confirmando los resultados de Nurnberg y cols., (2014).

Por otro lado, la comunicación intercelular se encuentra relacionada estrechamente con el proceso de fijación de nitrógeno, debido a que los heterocistos proveen del nitrógeno necesario para las células vegetativas vecinas, como se ha observado en otras cianobacterias como *Anabaena* (Yoon y Golden, 1998). Estos patrones difieren entre cianobacterias, y a pesar de que se pensaba que no eran regulares en *Fischerella thermalis* (Nierzwiki-Bauer y cols., 1984), recientemente se ha descrito un patrón de localización de heterocistos de uno por cada 15 y 9 células vegetativas en filamentos jóvenes y viejos, respectivamente. Recientemente, Antonaru y Nurnberg (2017), describieron que los patrones de diferenciación de heterocistos en *Fischerella thermalis* crecida en medios de cultivo sin fuente de nitrógeno agregado eran producto de los niveles de los reguladores transcripcionales HetR, NtcA, y la difusión intercelular de oligopéptidos de la proteína PatS (previamente descrito por Yoon y Golden, 2001), como el pentapéptido PatS-5. Todos estos estudios han ayudado a entender mejor la fisiología, el rol de la multicelularidad y la evolución de estas cianobacterias morfológicamente complejas.

Microdiversidad en poblaciones de *Fischerella thermalis*

Fischerella thermalis, desde el continente antártico (Melick y cols., 1991) hasta el círculo polar ártico (Billaud, 1967), aparece como un organismo cosmopolita de tapetes microbianos termales. A pesar de esta amplia distribución global, Miller y cols., (2007) estimaron que la mayor diferencia entre cepas de todo el mundo a nivel del gen ribosomal 16S rRNA (en base a un fragmento de aproximadamente 835 pb) es de sólo un 3% en su

secuencia nucleotídica, mostrando su cohesión filogenética y su reciente evolución.

En YNP, Miller y cols. (2009) determinaron, mediante la variación de tasas de crecimiento a diferentes temperaturas que exhibían diferentes aislados obtenidos desde la terma de White Creek (1,5 km extensión y un gradiente de 39 – 54 °C), que cepas aisladas río arriba (> 46 °C) se comportan como “generalistas ecológicos” creciendo de forma similar a 37 °C y 55 °C. Mientras, las cepas aisladas río abajo en el gradiente crecían un 20% más a 37 °C, comparado con cepas aisladas río arriba a 55 °C, siendo denominadas “especialistas ecológicos”. Esta divergencia es apoyada por el estudio de Wall y cols., (2014), encontrándose ciertas regiones genómicas con una mayor tasa de mutación entre las cepas aisladas a mayor temperatura. Entre estas regiones se encontraba el gen *rfbC*, inmerso en una región que incluye una isla de expresión de los componentes polisacáridos de la envoltura del heterocisto, que además muestra una delección de dos genes en las poblaciones de baja temperatura, con posibles consecuencias en el fenotipo del heterocisto (Wall y cols., 2014). Adicionalmente, y aparte de la variación en las tasas de crecimiento a distintas temperaturas, Hutchins y Miller (2017) observaron que algunas mutaciones específicas en genes como *apsK* (adenililsulfato kinasa) y algunas citocromo oxidasas, podrían relacionarse con rendimientos distintos en la fijación de nitrógeno a distintas temperaturas.

Recientemente, Alcorta y cols. (2018) observaron divergencia en las poblaciones de *Fischerella thermalis* a lo largo del gradiente de temperatura (46 – 61 °C) en la terma de Porcelana, Chile. Los aislados obtenidos desde este gradiente termal presentaron diferencias a nivel proteómico por MALDI-TOF MS (por sus siglas en inglés, matrix assisted laser desorption ionization-time of flight mass spectrometry), diferenciándose las distintas cepas en tres grupos, en base a la similitud de sus perfiles proteómicos. Dos de estos grupos correspondieron a aislados obtenidos desde temperaturas más altas. En este mismo estudio, Alcorta y cols. (2018) analizaron los genomas de las poblaciones de *Fischerella thermalis* recuperadas desde tres metagenomas (48, 58 y 66 °C), observándose que el 97% de los genes ortólogos eran idénticos a 58 y 66 °C, mientras que sólo el 80% lo eran al compararlos con los de 48 °C. Estos antecedentes

junto a la mayor abundancia de genes exclusivos con funciones relacionadas al metabolismo y procesamiento de información genética a 66 °C, sugieren la presencia de diferentes ecotipos de *Fischerella thermalis* especializados en el gradiente termal. Estos ecotipos presentaron diferencias en sus proteomas, mostrando en aislados obtenidos a mayores temperaturas una mayor abundancia de proteínas fotosintéticas y estabilizadoras de los ficobilisomas, sugiriendo un rol más importante de estas proteínas para el crecimiento de estas cianobacterias cerca de su temperatura límite superior (Alcorta y cols. 2018).

Tanto Miller y cols. (2009) como Alcorta y cols. (2018), sugieren que *Fischerella thermalis* está llevando un proceso de evolución simpátrica en el gradiente termal; donde esta cianobacteria sigue adaptándose a las distintas condiciones dentro del nicho termal. Algunas de estas adaptaciones podrían estar relacionadas con las reportadas en el reciente trabajo de Sano y cols. (2018). Estos autores observaron que la delección de dos genes de la isla de expresión de polisacáridos de la envoltura del heterocisto afectaba su permeabilidad, disminuyendo su sensibilidad a mayores concentraciones de oxígeno y por tanto aumentando su rendimiento bajo condiciones microóxicas. Estos resultados, muestran el rol de la selección balanceada de ambos polimorfismos a lo largo del tiempo, donde su divergencia y coexistencia en diversas termas se ha estimado en unos 74 Ma (Sano y cols., 2018).

Fischerella thermalis y su potencial biotecnológico

En la literatura existe una amplia información de la producción de metabolitos secundarios con actividad antimicrobiana por parte de cepas de especies mesófilas del género *Fischerella*. Algunos ejemplos incluyen la producción de Fischerellina A, aleloquímico capaz de inhibir al fotosistema II de un amplio grupo de organismos, tanto de otras cianobacterias como de plantas terrestres (Hagmann y Jüttner, 1996); o bien su actividad insecticida a partir de biopelículas obtenidas desde cultivos de *Fischerella sp.* ATCC 43239 (Becher y Jüttner, 2006). Sin embargo, hasta la fecha hay muy poca información sobre metabolitos secundarios

producidos por cepas de *Fischerella thermalis*. Sólo Micallef y cols. (2015) encontraron agrupaciones de genes biosintéticos de bacteriocinas (hasta ocho de distintos tipos), hidrocarburos y terpenos en genomas de *Fischerella thermalis*, aunque todavía falta probar su rendimiento y actividad.

Por el contrario, los componentes de la membrana y los exopolisacáridos han sido más estudiados en este modelo. Por ejemplo, se han detectado regioisómeros de triacilglicerol con contenido de ácido oleico y vaccénico, convirtiéndolo en un candidato interesante para la producción de estos ácidos grasos, cuyos beneficios nutricionales están siendo explorados por su interés como precursores del valioso ácido linoleico (Rezanka y cols., 2012; Field y cols., 2009). También se ha probado la actividad antiinflamatoria de sus exopolisacáridos sobre edemas de piel en orejas de ratón inducidos por aceite de croton (Gloaguen y cols., 2003), así como la inhibición de la proliferación, invasión y migración de células del carcinoma humano escamoso de la línea A431 (Gloaguen y cols., 2007), a partir de extractos obtenidos de cepas de *Fischerella thermalis* aisladas de la terma de Nérís-les-Bains en Francia. Por otro lado, se han estudiado sus pigmentos como la ficocianina C, por sus propiedades anticancerígenas y para la protección ante especies reactivas de oxígeno (Soni y cols., 2015).

Otros estudios han probado otros usos como la actividad como fotoelectrodo anódico bajo iluminación continua de cultivos de *Fischerella thermalis* inmovilizados en una matriz de sodio alginato sobre un electrodo de SnO₂ (Ochiai y cols., 1980) o la producción de H₂, que es un preciado biocombustible generado como subproducto de la fijación de nitrógeno en ambientes depletados de nitrógeno (Miyamoto y cols., 1979).

Finalmente, cepas aisladas desde reservorios de agua de enfriamiento sobre los 50 °C, provenientes de un reactor nuclear en el río Savannah (Carolina del Sur, Estados Unidos), mostraron la capacidad de mitigación, mediante remoción de nutrientes por parte de *Fischerella*, en el proceso de eliminación de aguas ocupadas por la planta y desechadas con altas temperaturas (Weissman y cols., 1998). Este último ejemplo es importante en el escenario de perturbaciones por actividad industrial, en vista de la generación de ambientes

termales artificiales producto de la actividad humana y donde *Fischerella thermalis* ha mostrado ser capaz de colonizar e incluso absorber nuestros contaminantes.

Conclusiones

En el actual escenario de cambio climático en el planeta, es importante comprender la forma y los gradientes en los que distintos organismos están adaptándose, para poder determinar sus potenciales capacidades y que consecuencias están teniendo las perturbaciones que incluyen el efecto antropogénico sobre estos organismos.

Además de vivir de forma fotoautotrófica y fijar nitrógeno hasta los 58 °C (Alcamán y cols., 2015), *Fischerella thermalis* se ha caracterizado por sobrevivir a bajas temperaturas como 15 °C (Radway y cols., 1992), e incluso tolerar el congelamiento y la desecación (Castenholz, 1996). Este amplio rango de temperaturas en las que esta cianobacteria puede sobrevivir, le permite ser muy versátil ante los cambios globales, considerando su origen no-termal, y su dispersión global, la cual podría haber coincidido con un máximo de temperatura global en el Paleoceno-Eoceno hace aproximadamente 55 millones de años atrás (Miller y cols., 2007). Su rol en los ciclos biogeoquímicos, determinado por sus adaptaciones para realizar fotosíntesis y fijación de nitrógeno a altas temperaturas, la hacen una especie crítica para las comunidades microbianas en estos ambientes extremos (Alcamán y cols., 2015) y quizás para nuevos ambientes artificiales. Esta especie sigue aparentemente en proceso de evolución simpátrica, mostrando una microdiversidad en sus poblaciones a lo largo de gradientes en varios sistemas termales separados geográficamente (Alcorta y cols., 2018; Miller y cols., 2009; Wall y cols., 2014; Sano y cols., 2018). Las características de adaptación extremófila de esta cianobacteria de historia evolutiva asociada a los cambios de temperatura ocurridos en el planeta, sumadas a su presente relevancia ecológica y potencial capacidad biotecnológica, la señalan como un excelente modelo de estudio para seguir investigando mediante nuevas y más poderosas metodologías.

Referencias

- Alcamán ME, Alcorta J, Bergman B, Vásquez M, Polz M, Díez B (2017) Physiological and gene expression responses to nitrogen regimes and temperatures in *Mastigocladus* sp. Strain CHP1, a predominant thermotolerant cyanobacterium of hot springs. *Syst Appl Microbiol* 40(2): 102-113
- Alcamán ME, Fernández C, Delgado A, Bergman B, Díez B (2015) The cyanobacterium *Mastigocladus* fulfills the nitrogen demand of a terrestrial hot spring microbial mat. *ISME J* 9(10): 2290-2303.
- Alcamán-Arias ME, Pedrós-Alió C, Tamames J, Fernández C, Pérez-Pantoja D, Vásquez M, Díez B. Diurnal changes in active carbon and nitrogen pathways along the temperature gradient in Porcelana hot spring microbial mat. *Front Microbiol* 9: 2353
- Alcorta J, Espinoza S, Viver T, Alcamán-Arias ME, Trefault N, Rosselló-Móra R, Díez B (2018) Temperature modulates *Fischerella thermalis* ecotypes in Porcelana hot spring. *Syst Appl Microbiol* 41(6): 531-543
- Allewalt J, Bateson MM, Revsbech NP, Slack K, Ward DM (2006) Effect of temperature and light on growth of and photosynthesis by *Synechococcus* isolates typical of those predominating in the octopus spring microbial mat community of Yellowstone National Park. *Appl Environ Microb* 72(1): 544-550
- Anagnostidis K, Komárek J (1990) Modern approach to the classification system of Cyanophytes 5 - Stigonematales. *Arch Hydrobiol* 86: suppl 1-73
- Antonaru LA, Nürnberg DJ (2017) Role of PatS and cell type on the heterocyst spacing pattern in a filamentous branching cyanobacterium. *FEMS Microbiol Lett* 364(15)
- Becher PG, Juettner F (2006) Insecticidal activity-a new bioactive property of the cyanobacterium *Fischerella*. *Pol J Ecol* 54(4): 653-662
- Billaud VA (1967) Aspects of the nitrogen nutrition of some naturally occurring populations of blue-green algae. En: Bartsch AF (Eds.) *Environmental Requirements of Blue-green Algae*. U.S. Department of the Interior, Pacific Northwest Water Laboratory, Corvallis, Oregon, 35-53 pp

- Bolhuis H, Cretoiu MS, Stal LJ (2014) Molecular ecology of microbial mats. *FEMS Microbiol Ecol* 90(2): 335-350
- Boomer S, Noll K, Geesey G, Dutton (2009) Formation of Multilayered Photosynthetic Biofilms in an Alkaline Thermal Spring in Yellowstone National Park, Wyoming. *Appl Environ Microbiol* 75: 2464-2475
- Brock TD (1967) Relationship between standing crop and primary productivity along a hot spring thermal gradient. *Ecology* 48(4): 566-571
- Brock TD, Brock ML (1966) Temperature optima for algal development in Yellowstone and Iceland hot springs. *Nature* 209(5024): 733
- Cankilic YM, Berk AG (2016) Analysis of cyanobacterial diversity of some hot springs in Afyonkarahisar, Turkey. *Appl Ecol Env Res* 14(2): 463-483
- Castenholz R (1969) Thermophilic Blue-Green Algae and the Thermal Environment. *Bacteriol Rev* 33: 476-504
- Castenholz RW (1996) Endemism and biodiversity of thermophilic cyanobacteria. *Nova Hedwigia Beiheft* 112: 33-48.
- Chandler JW, Lin Y, Gainer PJ, Post AF, Johnson ZI, Zinser ER (2016) Variable but persistent coexistence of *Prochlorococcus* ecotypes along temperature gradients in the ocean's surface mixed layer. *Environ Microbiol Reports* 8(2): 272-284
- Cirés S, Alvarez-Roa C, Wood SA, Puddick J, Loza V, Heimann K (2014) First report of microcystin-producing *Fischerella* sp. (Stigonematales, Cyanobacteria) in tropical Australia. *Toxicon* 88: 62-66
- Clingenpeel S, Macur RE, Kan J, Inskeep WP, Lovelock D, Varley J, y cols. (2011) Yellowstone Lake: high-energy geochemistry and rich bacterial diversity. *Environ Microbiol* 13(8): 2172-2185
- Cohn F (1862) Ueber die Algen des Karlsbader Sprudels, mit Rücksicht auf die Bildung des Sprudelsinters., *Abhandlungen der Schesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Abt Naturwiss Med* 35-55.
- Coman C, Druga B, Hegedus A, Sicora C, Dragos N (2013) Archaeal and bacterial diversity in two hot spring microbial mats from a geothermal region in Romania. *Extremophiles* 17(3): 523-534
- Cox A, Shock EL, Havig JR (2011) The transition to microbial photosynthesis in hot spring ecosystems. *Chemical Geology* 280(3-4): 344-351
- Dagan T, Roettger M, Stucken K, Landan G, Koch R, Major P, y cols. (2013) Genomes of Stigonematalean cyanobacteria (Subsection V) and the evolution of oxygenic photosynthesis from prokaryotes to plastids. *Genome Biol Evol* 5:31-44
- Engel AS, Johnson LR, Porter ML (2013) Arsenite oxidase gene diversity among Chloroflexi and Proteobacteria from El Tatio Geysir Field, Chile. *FEMS Microbiol Ecol* 83(3): 745-756
- Field CJ, Blewett HH, Proctor S, Vine D (2009) Human health benefits of vaccenic acid. *Appl Physiol Nutr Me* 34(5): 979-991
- Finsinger K, Scholz I, Serrano A, Morales S, Uribe-Lorio L, Mora M, y cols. (2008) Characterization of true-branching cyanobacteria from geothermal sites and hot springs of Costa Rica. *Environ Microbiol* 10: 460-473
- Fogg GE (1951) Studies on Nitrogen Fixation by Blue-green Algae: II. Nitrogen fixation by *Mastigocladus laminosus* Cohn. *J Exp Bot* 2(1): 117-120
- Fricke HC, Wing SL (2004) Oxygen isotope and paleobotanical estimates of temperature and $\delta^{18}\text{O}$ -latitude gradients over North America during the early Eocene. *Am J Sci* 304(7): 612-635
- Gloaguen V, Garbacki N, Petit D, Morvan H, Hoffmann L (2003) Bioactive capsular polysaccharide from the thermophilic *Mastigocladus laminosus* (Cyanophyceae/Cyanobacteria): demonstration of anti-inflammatory properties. *Algological Studies/Archiv für Hydrobiologie, Supplement Volumes*: 63-73
- Gloaguen V, Morvan H, Hoffmann L, Sainte Catherine O, Kraemer M, Krausz P (2007) Bioactive capsular polysaccharide from the thermophilic Cyanophyte/Cyanobacterium *Mastigocladus laminosus*-cytotoxic properties. *Planta medica* 73(13): 1402-1406
- Hagmann L, Jüttner F (1996) Fischerellin A, a novel photosystem-II-inhibiting allelochemical of the cyanobacterium *Fischerella muscicola* with antifungal and herbicidal activity. *Tetrahedron letters* 37(36): 6539-6542

- Herbold CW, Lee CK, McDonald IR, Cary SC (2014) Evidence of global-scale aeolian dispersal and endemism in isolated geothermal microbial communities of Antarctica. *Nature communications* 5:3875
- Herrero A, Stavans J, Flores E (2016) The multicellular nature of filamentous heterocyst-forming cyanobacteria. *FEMS Microbiol Rev* 40(6): 831-854
- Hirose Y, Fujisawa T, Ohtsubo Y, Katayama M, Misawa N, Wakazuki S, y cols. (2016) Complete genome sequence of cyanobacterium *Fischerella* sp. NIES-3754, providing thermoresistant optogenetic tools. *J Biotechnol* 20:45-6.
- Hutchins PR, Miller SR (2017) Genomics of variation in nitrogen fixation activity in a population of the thermophilic cyanobacterium *Mastigocladus laminosus*. *The ISME journal* 11(1): 78
- Inskip WP, Jay ZJ, Macur RE, Clingenpeel S, Tenney A, Lovalvo D, y cols. (2015) Geomicrobiology of sublacustrine thermal vents in Yellowstone Lake: geochemical controls on microbial community structure and function. *Front Microbiol* 6: 1044
- Ionescu D, Oren A, Hindiyeh MY, Malkawi HI (2007) The thermophilic cyanobacteria of the Zerka Ma'in thermal springs in Jordan. En: Seckbach J (Eds.) *Algae and cyanobacteria in extreme environments*. Springer, Dordrecht, 411-424 pp
- Jing H, Liu H, Pointing SB (2007) Identification and characterization of thermophilic *Synechococcus* spp. isolates from Asian geothermal springs. *Can J Microbiol* 53(4): 480-487
- Karl D, Letelier R, Tupas L, Dore J, Christian J, Hebel D (1997) The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean. *Nature* 538: 533-538
- Kastovský J, Johansen J (2008) *Mastigocladus laminosus* (Stigonematales, Cyanobacteria): phylogenetic relationship of strains from thermal springs to soil-inhabiting genera of the order and taxonomic implications for the genus. *Phycologia* 43: 307-320
- Koch R, Kupczok A, Stucken K, Ilhan J, Hammerschmidt K, Dagan T (2017) Plasticity first: molecular signatures of a complex morphological trait in filamentous cyanobacteria. *BMC Evol Biol* 17(1): 209
- Komárek J, Kaštovský J, Mareš J, Johansen JR (2014) Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach. *Preslia* 86: 295-335
- Lacap D, Barraquío W, Pointing S (2007) Thermophilic microbial mats in a tropical geothermal location display pronounced seasonal changes but appear resilient to stochastic disturbance. *Environ Microbiol* 9: 3065-3076
- Larsson J, Nylander JA, Bergman B (2011) Genome fluctuations in cyanobacteria reflect evolutionary, developmental and adaptive traits. *BMC Evol Biol* 11(1): 187.
- Liu H, Nolla H, Campbell L (1997) *Prochlorococcus* growth rate and contribution to primary production in the equatorial and subtropical North Pacific Ocean. *Aquat Microb Ecol* 12: 39-47
- Mackenzie R, Pedrós-Alió C, Díez B (2013) Bacterial composition of microbial mats in hot springs in Northern Patagonia: variations with seasons and temperature. *Extremophiles* 17: 123-136
- Meeks JC, Castenholz RW (1971) Growth and photosynthesis in an extreme thermophile, *Synechococcus lividus* (Cyanophyta). *Archiv für Mikrobiologie* 78(1): 25-41
- Melick DR, Broady PA, Rowan KS (1991) Morphological and physiological characteristics of a non-heterocystous strain of the cyanobacterium *Mastigocladus laminosus* Cohn from fumarolic soil on Mt Erebus, Antarctica. *Polar Biology* 11(2): 81-89
- Micallef ML, D'Agostino PM, Sharma D, Viswanathan R, Moffitt MC (2015) Genome mining for natural product biosynthetic gene clusters in the Subsection V cyanobacteria. *BMC genomics* 16(1): 669
- Miller SR, Bebout BM (2004) Variation in sulfide tolerance of photosystem II in phylogenetically diverse cyanobacteria from sulfidic habitats. *Appl Environ Microb* 70(2): 736-744
- Miller S, Castenholz R (2000) The evolution of thermotolerance in hot spring cyanobacteria of the genus *Synechococcus*. *J Phycol* 36(s3): 48-48
- Miller S, Castenholz R, Pedersen D (2007) Phylo-

geography of the thermophilic cyanobacterium *Mastigocladus laminosus*. *Appl Environ Microbiol* 73: 4751-4759

- Miller S, Purugganan M, Curtis S (2006) Molecular Population Genetics and Phenotypic Divergence of Two Populations of the Thermophilic Cyanobacterium *Mastigocladus laminosus*. *Appl Environ Microbiol* 72: 2793-2800
- Miller SR, Williams C, Strong AL, Carvey D (2009) Ecological specialization in a spatially structured population of the thermophilic cyanobacterium *Mastigocladus laminosus*. *Appl Environ Microb* 75(3): 729-734
- Miyamoto K, Hallenbeck PC, Benemann JR (1979) Nitrogen fixation by thermophilic blue-green algae (cyanobacteria): temperature characteristics and potential use in biophotolysis. *Appl Environ Microb* 37(3): 454-458
- Muster P, Binder A, Schneider K, Bachofen R (1983) Influence of temperature and pH on the growth of the thermophilic cyanobacterium *Mastigocladus laminosus* in continuous culture. *Plant Cell Physiol* 24(2): 273-280
- Myers KD (2015) The microbial ecology and biogeochemistry of cyanobacteria in the arsenic-rich and inorganic carbon-limited geothermal waters of El Tatio Geyser Field, Chile. Thesis at The University of Texas at Austin, USA
- Nierzwicki SA, Maratea D, Balkwill DL, Hardie LP, Mehta VB, Stevens SE (1982) Ultrastructure of the cyanobacterium, *Mastigocladus laminosus*. *Arch Microbiol* 133(1): 11-19
- Nierzwicki-Bauer SA, Balkwill DL, Stevens SE (1984) Heterocyst differentiation in the cyanobacterium *Mastigocladus laminosus*. *J bacteriol* 157(2): 514-525
- Nürnberg DJ, Mariscal V, Parker J, Mastroianni G, Flores E, Mullineaux CW (2014) Branching and intercellular communication in the Section V cyanobacterium *Mastigocladus laminosus*, a complex multicellular prokaryote. *Mol Microbiol* 91(5): 935-949
- Ochiai H, Shibata H, Sawa Y, Katoh T (1980) "Living electrode" as a long-lived photoconverter for biophotolysis of water. *P Natl Acad Sci (USA)* 77(5): 2442-2444
- Pepe-Ranney C, Berelson WM, Corsetti FA, Treants M, Spear JR (2012) Cyanobacterial construction of hot spring siliceous stromatolites in Yellowstone National Park. *Environ Microbiol* 14(5): 1182-1197
- Radway J, Weissman J, Wilde E, Benemann J (1992) Exposure of *Fischerella* [*Mastigocladus*] to high and low temperature extremes: strain evaluation for a thermal mitigation process. *J Appl Phycol* 4(1): 67-77
- Rezanka T, Lukavský J, Siristova L, Sigler K (2012) Regioisomer separation and identification of triacylglycerols containing vaccenic and oleic acids, and α - and γ -linolenic acids, in thermophilic cyanobacteria *Mastigocladus laminosus* and *Tolypothrix* sp. *Phytochemistry* 78: 147-155
- Rippka R, Deruelles J, Waterbury JB, Herdman M, Stanier RY (1979) Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. *Microbiology* 111(1): 1-61
- Roeselers G, Norris T, Castenholz R, Rysgaard S, Glud R, Köhl, Muyzer G (2007) Diversity of phototropic bacteria in microbial mats from Arctic hot springs (Greenland). *Environ Microbiol* 9: 26-38
- Rozanov AS, Bryanskaya AV, Ivanisenko TV, Malup TK, Peltek SE (2017) Biodiversity of the microbial mat of the Garga hot spring. *BMC Evol Biol* 17(2): 254
- Sánchez-Baracaldo P, Hayes PK, Blank CE (2005) Morphological and habitat evolution in the Cyanobacteria using a compartmentalization approach. *Geobiol* 3: 145-165
- Sano EB, Wall CA, Hutchins PR, Miller SR (2018) Ancient balancing selection on heterocyst function in a cosmopolitan cyanobacterium. *Nature Ecology & Evolution* 2: 510-519
- Schirrmeister BE, Antonelli A, Bagheri HC (2011) The origin of multicellularity in cyanobacteria. *BMC Evol Biol* 11(1): 45
- Schwabe H (1837) Über die Algen der Karlsbader warmen Quellen. *Linnaea* 11: 109-127
- Sciuto K, Moro I (2016) Detection of the new cosmopolitan genus *Thermoleptolyngbya* (Cyanobacteria, Leptolyngbyaceae) using the 16S rRNA gene and 16S-23S ITS region. *Mol Phylogenet Evol* 105: 15-35

- Shih PM, Wu D, Latifi A, Axen SD, Fewer DP, Talla E, Calteau A, y cols. (2013) Improving the coverage of the cyanobacterial phylum using diversity-driven genome sequencing. *P NATL ACAD SCI* 110: 1053-1058.
- Smith-Bädorf HD, Chuck CJ, Mokebo KR, MacDonald H, Davidson MG, Scott RJ (2013) Bioprospecting the thermal waters of the Roman baths: isolation of oleaginous species and analysis of the FAME profile for biodiesel production. *AMB Express* 3(1): 9
- Soe K, Yokohama A, Yokohama J, Hara Y (2011) Morphological and genetic diversity of the thermophilic cyanobacterium, *Mastigocladus laminosus* (Stigonematales, Cyanobacteria) from Japan and Myanmar. *Phycol Res* 59: 135-142.
- Sohm JA, Ahlgren NA, Thomson ZJ, Williams C, Moffett JW, Saito MA, y cols. (2016) Co-occurring *Synechococcus* ecotypes occupy four major oceanic regimes defined by temperature, macronutrients and iron. *The ISME journal* 10(2): 333
- Soni A, Dubey M, Verma M, Dhankhar R, Kaushal V, Atri R, Sabharwal R (2015) Revisiting the role of phycocyanin in current clinical practice. *Int J Pharm Sci Res* 6(11): 4588
- Steunou AS, Bhaya D, Bateson MM, Melendrez MC, Ward DM, Brecht E, y cols. (2006) In situ analysis of nitrogen fixation and metabolic switching in unicellular thermophilic cyanobacteria inhabiting hot spring microbial mats. *P NATL ACAD SCI (USA)* 103(7): 2398-2403
- Stewart WD (1970) Nitrogen fixation by blue-green algae in Yellowstone thermal areas. *Phycologia* 9(3): 261-268
- Thiel V, Hügler M, Ward DM, Bryant DA (2017). The dark side of the Mushroom Spring microbial mat: life in the shadow of chlorophototrophs. II. Metabolic functions of abundant community members predicted from metagenomic analyses. *Front Microbiol* 8. 943
- Uitz J, Claustre H, Gentili B, Stramski. (2010) Phytoplankton class-specific primary production in the world's oceans: seasonal and interannual variability from satellite observations. *Global Biogeochem Cy* 24(3): 1-19
- Urbietta MS, González-Toril E, Bazán AA, Giaveno MA, Donati E (2015) Comparison of the microbial communities of hot springs waters and the microbial biofilms in the acidic geothermal area of Copahue (Neuquén, Argentina). *Extremophiles* 19(2): 437-450
- Usher K, Bergman B, Raven J (2007) Exploring Cyanobacterial Mutualisms. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 38: 255-273
- Wall CA, Koniges GJ, Miller SR (2014) Divergence with gene flow in a population of thermophilic bacteria: a potential role for spatially varying selection. *Mol Ecol* 23(14): 3371-3383
- Ward D, Ferris M, Nold S, Bateson M (1998) A Natural View of Microbial Biodiversity within Hot Spring Cyanobacterial Mat Communities. *Microbiol Mol Biol Rev* 62: 1353-1370
- Weissman JC, Radway JC, Wilde EW, Benemann JR (1998) Growth and production of thermophilic cyanobacteria in a simulated thermal mitigation process. *Bioresource Technol* 65(1-2): 87-95
- Whitton B, Potts M (2002) Introduction to the Cyanobacteria. En: Whitton B & Potts M (Eds.) *The Ecology of Cyanobacteria: Their Diversity in Time and Space*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1-11 pp
- Wickstrom C (1980) Distribution and physiological determinants of blue-green algal nitrogen fixation along a thermogradient. *J Phycol* 16: 436-443
- Yoon HS, Golden JW (1998) Heterocyst pattern formation controlled by a diffusible peptide. *Science* 282(5390): 935-938
- Yoon HS, Golden JW (2001) PatS and products of nitrogen fixation control heterocyst pattern. *J bacteriol* 183(8): 2605-2613
- Zhang CC, Laurent S, Sakr S, Peng L, Bédu S (2006) Heterocyst differentiation and pattern formation in cyanobacteria: a chorus of signals. *Mol Microbiol* 59(2): 367-375
- Zhao J, Brand J (1989) Specific bleaching of phycobiliproteins from cyanobacteria and red algae at high temperature in vivo. *Arch Microbiol* 152: 447-452
- Zhu T, Hou S, Lu X, Hess WR (2017) Draft genome sequences of nine cyanobacterial strains

from diverse habitats. *Genome Announc* 5(9):
e01676-16

CAPÍTULO 5

CALENTAMIENTO GLOBAL Y SUS EFECTOS EN PLANTAS DE ALTA-MONTAÑA EN CHILE CENTRAL

Lohengrin A. Cavieres^{1,2}, Carolina Hernández-Fuentes^{1,2} & Graciela Valencia^{1,2}

¹Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

²Instituto de Ecología y Biodiversidad-IEB, Chile.

Introducción

Los ambientes de alta montaña son aquellos que se encuentran por sobre el límite altitudinal de crecimiento de los árboles (Körner, 2003), y se caracterizan por presentar condiciones climáticas muy estresantes para la sobrevivencia y reproducción de las plantas (Billings y Mooney, 1968; Billings, 1974; Bliss, 1971; Körner, 2003). Las bajas temperaturas del aire y del suelo, los fuertes vientos, la corta duración de la estación de crecimiento y la escasez de nutrientes son las principales características de estos hábitats (Bliss, 1985; Körner 2003). Dado que en estos ambientes los factores abióticos, en especial la temperatura, son los principales determinantes de la estructura y dinámica de las comunidades (Körner, 2003), cualquier modificación de estos tendrá importantes consecuencias sobre diversos atributos y procesos tanto a nivel específico como comunitario (Körner, 2000, 2003). Por lo anterior, se ha sugerido que los hábitats de alta-montaña están entre los ecosistemas más sensibles al cambio climático (Seddon y cols., 2016).

Varios estudios han documentado aumentos en las temperaturas durante los últimos siglos en distintos hábitats de alta montaña (ver revisiones de Beniston y cols., 1997; Díaz y Bradley, 1997; Díaz y cols., 2014; IPCC, 2014). Por ejemplo, Díaz y cols. (2014) reportan incrementos de hasta 2,0°C en la temperatura promedio de la zona de alta-montaña de la Sierra Nevada en California. Para la

zona central de Chile, Carrasco y cols. (2005) reportan que la altitud a la cual se produce la isoterma 0°C, que marca la precipitación en formación de nieve, aumentó 200 m entre 1975 y 2001. Falvey y Garreaud (2009) reportan que la zona andina comprendida entre los 17° y 37° de latitud sur ha experimentado tasas de calentamiento de 0,25°C por década, lo que junto a la dramática disminución de las precipitaciones (CR2, 2015) ha generado importantes descensos en la nieve acumulada en invierno, retroceso de glaciares, y disminución de la disponibilidad de agua en las cuencas de esta región (Borzcut y cols., 2018). Sin lugar a dudas estas nuevas condiciones generan efectos importantes sobre las plantas que habitan estas zonas de alta montaña, y a lo largo de este capítulo revisaremos algunas de las consecuencias observadas y esperadas para este tipo de especies. Para ello nos focalizaremos en los trabajos que se han realizado en los Andes de Chile central, que abarcan entre los 30° y 37°S. En particular revisaremos cómo el calentamiento global podría afectar el reclutamiento de nuevos individuos, así como el desempeño fotosintético y reproductivo de individuos adultos de plantas alto-andinas de Chile central.

Calentamiento global y plantas de alta-montaña

El estudio de las consecuencias del aumento de la temperatura sobre las plantas de alta-montaña

se ha llevado a cabo principalmente a través de dos aproximaciones. La primera es la aproximación observacional, donde con el uso de datos históricos se ha documentado cómo ha cambiado la vegetación en varias zonas de montaña a lo largo del mundo. Por ejemplo, Lamprecht y cols. (2018) reportan que la riqueza de especies en cumbres de los Alpes Austríacos ha aumentado significativamente en los últimos 20 años, lo que está relacionado a la migración de especies de menores altitudes producto del calentamiento observado durante este período. Steinbauer y cols. (2018) utilizaron datos florísticos tomados a mediados fines del siglo XIX en 302 cumbres de montañas en toda Europa. Luego, revisitaron dichos lugares y gracias a los detallados muestreos realizados en el siglo XIX pudieron determinar los cambios sufridos por la vegetación de estas cumbres a lo largo de 145 años. En general encontraron un aumento en la riqueza de especies de plantas en las cumbres de las montañas europeas, aunque este enriquecimiento fue cinco veces más acelerado entre 2007 y 2016 que entre 1957 y 1966. Los cambios en riqueza durante este período de tiempo están sorprendentemente sincronizados con el calentamiento observado en dichas zonas y las fases de aceleración del mismo. Pauli y cols. (2012) reportan que si bien hay aumento de la riqueza de especies en las cumbres de montañas en Europa, esto ocurre fundamentalmente en las montañas húmedas (Alpes, Pirineos, Escandes) pues en las montañas mediterráneas, que presentan un clima seco durante el verano, ha existido una pérdida de especies. Desafortunadamente en Chile no es posible realizar este tipo de estudios ya que no se cuenta con estudios detallados de la flora y vegetación de cumbres a lo largo de los Andes que se hayan realizado en el siglo pasado.

La segunda aproximación se basa en experimentos *in situ* donde se evalúan los efectos del aumento de la temperatura en tundras alpinas (de alta-montaña) para lo cual se instalan dispositivos de calentamiento pasivo que incrementan entre 2-4°C la temperatura ambiente (Henry y Molau, 1997), simulando las condiciones de temperatura que se tendrían en 50-100 años más. Este calentamiento pasivo se consigue con cámaras de acrílico de 1 m de diámetro abiertas en su parte superior conocidas por sus siglas en inglés como OTC (open top chambers) y en cuyo interior las

plantas quedan expuestas a mayores temperaturas durante el día. La mayoría de los estudios que utilizan esta aproximación se han llevado a cabo en montañas del hemisferio norte (ver revisiones de Henry y Molau, 1997; Arft y cols., 1999; Dormann y Woodin, 2002; Elmendorf y cols., 2011).

Las variables de respuesta más comúnmente utilizadas en este tipo de estudios, evaluadas en individuos ya establecidos, han sido tasa de crecimiento, cambio en la biomasa, esfuerzo y éxito reproductivo, productividad, etc. (ver revisiones de Henry y Molau, 1997; Arft y cols., 1999; Rustad y cols., 2001; Dormann y Woodin, 2002). Hasta ahora, pocos estudios han evaluado las respuestas ecofisiológicas de especies de alta-montaña al calentamiento global, y los pocos estudios realizados muestran evidencias contradictorias (ver más adelante) pues, mientras algunos documentan, por ejemplo, aumento en la tasa de fotosíntesis con el aumento en temperatura (Welker y cols., 2004) otros no han encontrado modificaciones (Hobbie y Chapin, 1998).

A diferencia de otras zonas de alta-montaña donde se han estudiado los efectos de diferentes componentes del cambio climático, la zona de los Andes de Chile central se caracteriza por presentar una estación de crecimiento (período libre de nieve) seca, lo cual genera escenarios donde las posibles consecuencias del aumento de la temperatura no son necesariamente las mismas que las predichas y documentadas para otras zonas. Por ejemplo, en los Andes de Chile central (30-37°S) existe un gradiente altitudinal de disponibilidad hídrica en el suelo, siendo esta disponibilidad mayor a medida que aumentamos en altitud (Cavieres y cols., 2006; Piper y cols., 2016). A través de experimentos de supervivencia de plántulas encontramos que la sequía estival es una gran limitante en el establecimiento de plántulas en altitudes bajas (Cavieres y cols., 2006, 2007). Si en este ambiente se aumenta la temperatura ambiental entre 2-4°C más, entonces habrá mayores demandas evaporativas tanto para las plantas como para el suelo, tornando el ambiente aún más seco. Esto sugiere que futuros aumentos en la temperatura tomarían los ambientes de altitudes bajas mucho más estresantes para el establecimiento de plántulas de lo que actualmente son. Por lo tanto, en los Andes de Chile central, aumentos asociados al calentamiento global del planeta podrían tener

consecuencias negativas para las plantas. Estas consecuencias negativas podrían manifestarse en menor sobrevivencia de plántulas, menor tasa de fotosíntesis, menor crecimiento, menor reproducción, etc. En contraste, en altitudes mayores donde la principal limitante abiótica ya no es la disponibilidad de agua sino la temperatura, aumentos asociados al calentamiento global del planeta podrían tener consecuencias positivas para las plantas, tanto en aspectos relacionados con el reclutamiento de nuevos individuos como con el desempeño de individuos adultos.

Consecuencias del calentamiento global sobre el reclutamiento

A pesar de que a comienzos de los 70's algunos autores postularon que producto de la rigurosidad climática en ambientes alpinos la reproducción vegetativa tendría ventajas frente a la reproducción sexual (Bliss, 1971; Billings, 1974), numerosos estudios han demostrado la importancia de la reproducción sexual en estos ambientes (Forbis, 2003; Körner, 2003). La germinación de semillas es un proceso clave dentro del ciclo de vida de las plantas, de modo que se espera una alta correlación entre los requerimientos para la germinación y las características del ambiente (Angevine y Chabot, 1979; Baskin y Baskin, 2014). Los primeros estudios sobre germinación de semillas de especies de alta montaña postulaban que las semillas deberían ser capaces de germinar a bajas temperaturas (Bliss, 1958, Sayers y Ward, 1966; Amen, 1966). Sin embargo, varios estudios han documentado que los requerimientos térmicos para la germinación en varias especies de alta montaña son particularmente altos, y en muchos casos no se corresponden con las temperaturas ambientales (Mooney y cols., 1965; Chabot y Billing, 1972; Cavieres y Arroyo, 2000; Baskin y Baskin, 2014). Por ejemplo, Cavieres y Arroyo (2000) documentan que en poblaciones alto-andinas de *Phacelia secunda*, los niveles de germinación a un termoperíodo de 20°C día y 10°C noche son significativamente mayores que a 10°/5 °C. Esto sugiere que un aumento de la temperatura puede estimular una mayor germinación en especies de alta-montaña. Sin embargo, una mayor temperatura puede a su vez tener consecuencias negativas sobre la sobrevivencia de plántulas. Con una mayor tempera-

tura se generan mayores niveles de evapotranspiración tanto del suelo como de las plántulas (Mooney y cols., 1965; Chabot y Billings, 1972), lo cual puede producir limitaciones en el crecimiento y sobrevivencia de las plántulas, especialmente en montañas donde la estación de crecimiento es seca (Ehleringer y Miller, 1975). Varios estudios han establecido que la principal causa de mortalidad de plántulas en ambientes alpinos durante la estación de crecimiento es la sequedad del suelo (Bonde, 1968; Bliss 1971; Bell y Bliss, 1980; Forbis, 2003). Por lo tanto, mayores temperaturas ambientales pueden proveer un ambiente más favorable para la germinación de semillas, pero no para la supervivencia de plántulas.

Experimentos de supervivencia de plántulas dentro y fuera de OTC, llevados a cabo durante varias temporadas a dos elevaciones (2800 y 3600 m de altitud) en los Andes de Chile, utilizando plántulas de diversas especies nativas (*Hordeum comosum*, *Phacelia secunda*, *Erigeron andicola* y *Astragalus looseri*), muestran importantes variaciones interanuales en la supervivencia de las diferentes especies (Figura 5.1 y 5.2). A 2800 m de altitud el aumento en temperatura con las OTC indefectiblemente disminuye aún más el ya pobre reclutamiento que existe en esta altitud (Figura 5.1). Sin embargo, cuando se adiciona agua a través de un sistema de riego por goteo se obtiene un importante aumento en la supervivencia, indicando que la humedad del suelo es clave para el reclutamiento (Figura 5.1). Cuando se aumenta la temperatura en condiciones de riego se mantiene una alta tasa de supervivencia, indicando que futuros aumentos de temperatura no tiene efectos negativos si es que hay humedad en el suelo (Figura 5.1). A 3600 m, en cambio, los resultados fueron menos claros, con marcados efectos especie-específicos e importantes diferencias entre temporadas, aunque la respuesta más frecuente fue un efecto negativo del calentamiento sobre la supervivencia de especies nativas (Figura 5.2). En consecuencia, el efecto negativo que tiene el aumento de la temperatura sobre la supervivencia de plántulas en los Andes de Chile central está fundamentalmente relacionado con la sequía que caracteriza a esta zona, donde aumentos de la temperatura aumentan aún más la sequía para esta etapa del ciclo de vida. De acuerdo con las proyecciones que se manejan para esta zona, el

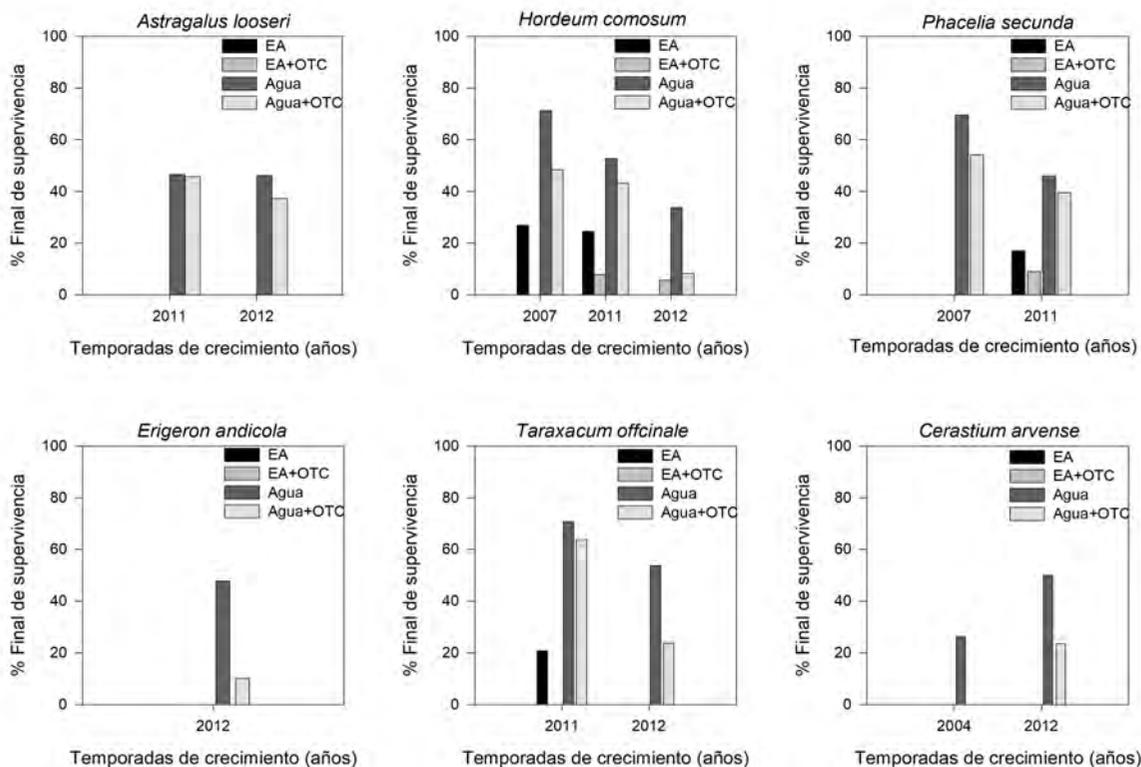


Figura 5.1. Supervivencia de plántulas de 6 especies de la alta-montaña de Chile central durante diferentes temporadas, en las que fueron plantadas a 2800 m de altitud en espacios abierto (Ea), en condiciones de aumento de la temperatura al interior de OTC (Ea+OTC), en espacios abiertos que fueron irrigados (Agua), y al interior de OTC que fueron irrigadas (Agua+OTC). La ausencia de barra indica no supervivencia.

futuro se ve poco auspicioso ya que dependiendo de las emisiones de gases de efecto invernadero a la atmósfera se esperan aumentos de la temperatura media entre 1,5° a 3,5°C, con disminuciones en las precipitaciones de entre un 10 a 30% (Borzokurt y cols., 2018).

Consecuencias del calentamiento global sobre el crecimiento y reproducción de individuos adultos

A diferencia de lo que se ha reportado para tundras árticas (ver meta-análisis de Arft y cols., 1999; Rustad y cols., 2001; Dormann y Woodin, 2002), en zonas de alta-montaña se ha observado que el aumento de la temperatura genera en algunas especies disminución tanto en su tasa de crecimiento como en su esfuerzo reproductivo. En el meta-análisis realizado por Arft y cols. (1999) se

observa que en los hábitats de alta-montaña revisados, el aumento en la temperatura no produce un aumento en el esfuerzo reproductivo. Incluso, después de dos años de exposición a temperaturas 2°-4°C más altas que el ambiente, se observó una disminución significativa en el esfuerzo reproductivo en varias especies (Arft y cols., 1999). Por ejemplo, Totland y Nylén (1998) reportan que en la hierba perenne *Bistorta bistortoides* el calentamiento si bien aumenta el crecimiento vegetativo, no aumenta el esfuerzo reproductivo (N° flores/individuo). En la zona alpina del Mt. Fuji en Japón (43°N), el arbusto *Vaccinium vitis-idaea* disminuyó su crecimiento y producción de flores por individuo bajo condiciones de aumento de la temperatura (Kudo y Suzuki, 2003). Resultados similares han sido reportados para especies de los Himalaya (Klein y cols., 2004; 37°N), donde incluso se observó que el calentamiento produce una dis-

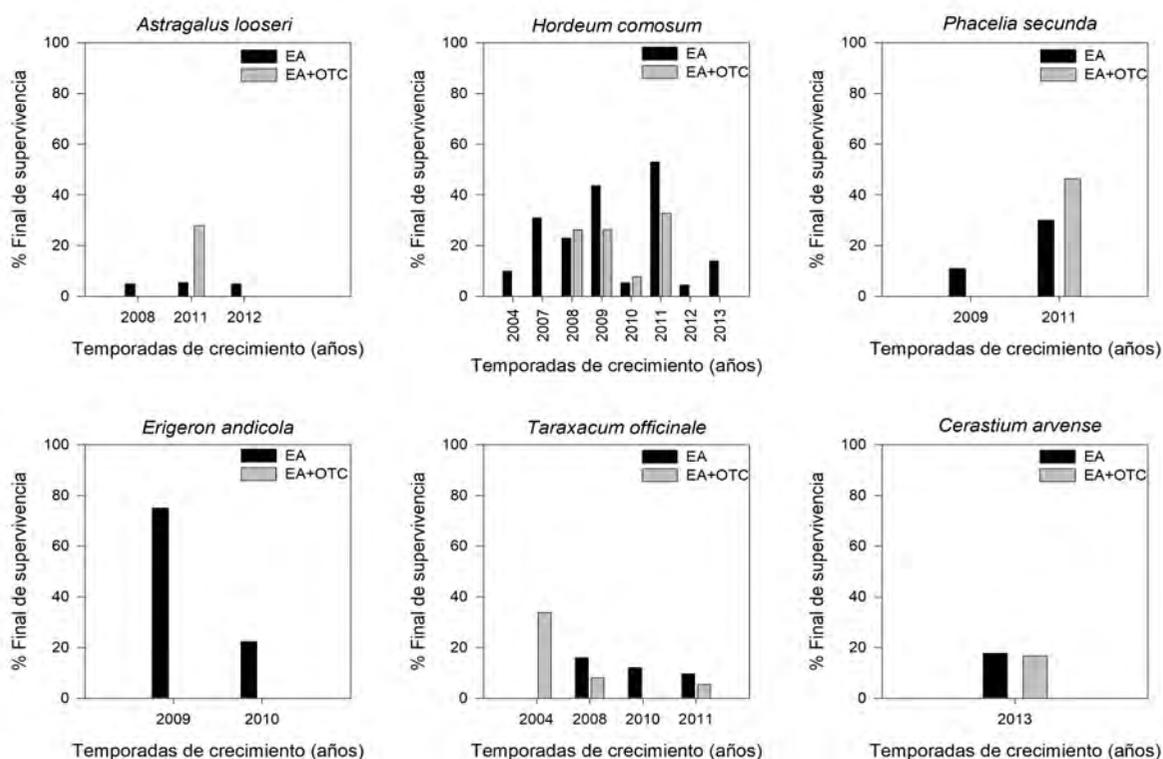


Figura 5.2. Supervivencia de plántulas de 6 especies de la alta-montaña de Chile central durante diferentes temporadas en las que fueron plantadas a 3600 m de altitud en espacios abiertos (Ea), en condiciones de aumento de la temperatura al interior de OTC (Ea+OTC). La ausencia de barra indica no supervivencia.

minución en la riqueza de especies. A medida que nos alejamos de los polos la cantidad de energía recibida por una unidad de superficie aumenta. Las plantas de alta-montaña presentan una serie de características morfológicas (e.g. baja estatura, forma compacta, presencia de pelos, etc.) que les permiten ser eficientes atrapadores de calor (Körner, 2003). Sin embargo, aumentos de la temperatura ambiental (2°C aprox.) pueden comprometer seriamente el balance energético de estas especies, pudiendo incluso causar la muerte por sobrecalentamiento (Klein y cols., 2004). Por lo tanto, podría esperarse que en los Andes de Chile central el aumento de la temperatura no produzca un aumento generalizado en el crecimiento y esfuerzo reproductivo de las plantas. Evaluaciones del número de flores y hojas de individuos de la especie introducida *T. officinale* creciendo dentro y fuera de OTC, indicaron que tanto el número de hojas como el número de flores era menor dentro

de las OTC que fuera de ellas (Figura 5.3). Estos resultados indican que bajo un escenario de calentamiento el crecimiento y el esfuerzo reproductivo de especies alto-andinas se verían disminuidos.

Consecuencias del calentamiento global sobre el desempeño fotosintético

En términos de capacidad fotosintética, las plantas de alta montaña no se diferencian de plantas de otros ambientes más benignos (Körner, 2003). Sin embargo, una de las principales limitaciones para mantener un balance de carbono positivo en estos ambientes es la densidad de flujo fotónico (Körner y Diemer, 1987; Körner, 2003), producto de la gran cantidad de días nublados que se dan a altas elevaciones durante la época libre de nieve (Körner, 2003). Si bien la temperatura *per se* no es una limitante de la fotosíntesis, pues las

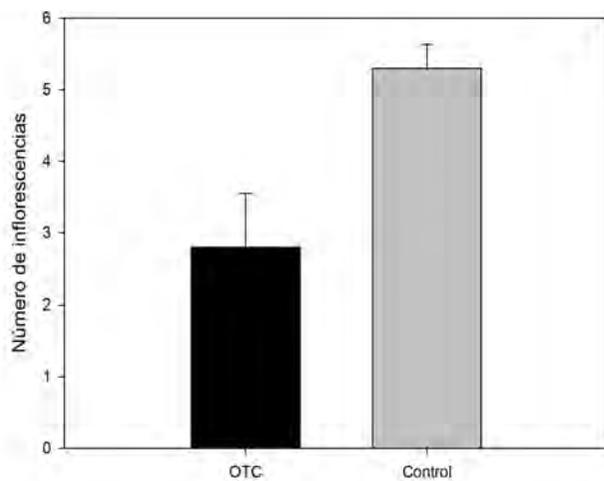


Figura 5.3. Efecto del aumento de la temperatura in situ sobre la producción de inflorescencias en la especie *Taraxacum officinale* a 3600 m de altitud en los Andes de Chile central. El aumento de temperatura es producido con cámaras de acrílico abiertas en su parte superior (OTC).

especies son capaces de fotosintetizar incluso a temperaturas foliares bajo cero, la duración del período apto para fotosintetizar (i.e., período libre de nieve) y la cantidad de tiempo con temperaturas cercanas al óptimo fotosintético pueden ser factores claves en determinar el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de individuos en estos ambientes. Estas condiciones serían más frecuentes con aumentos en las temperaturas ambientales como las predichas para estos ambientes (1-4°C; Pauli y cols., 2004). En tundras árticas se han encontrado resultados contrastantes; mientras en algunos casos hay aumento en la fotosíntesis con el aumento de la temperatura ambiental (Welker y cols., 1999, 2004), en otros no se observan diferencias (Hobbie y Chapin, 1998). Welker y cols. (2004) sugieren que tales diferencias estarían determinadas por diferencias en la disponibilidad hídrica. Körner (2003) considera que en general la disponibilidad hídrica del suelo no es un factor limitante para la biología de las plantas de alta-montaña por lo que en estos ambientes debieran esperarse efectos positivos del calentamiento sobre la fotosíntesis. Sin embargo, varios estudios demuestran que la disponibilidad de agua en el suelo es un factor clave en el desempeño fisiológico de las plantas en zonas de alta-montaña con influencia de clima tipo mediterráneo, donde los veranos son muy secos (e.g. Loik

y Redar, 2003; Loik y cols., 2000; Sierra-Almeida y cols., 2009). Por ejemplo, Loik y cols. (2000) encontraron que la conductancia estomática y la tasa de fotosíntesis de *Erigeron speciosus* y *Artemisia tridentata* disminuyeron con el aumento de la temperatura, el que a su vez produjo una mayor desecación del suelo. En tundras xéricas el aumento en la temperatura disminuiría la disponibilidad hídrica, lo cual desencadenaría menores niveles de conductancia estomática (g), disminuyendo la captación de CO₂. Si a lo anterior le sumamos que aumentos en la temperatura ambiental también produciría aumentos en las tasas respiratorias, en una tundra con baja disponibilidad hídrica el calentamiento global no aumentaría la fotosíntesis neta. Este tipo de fenómeno sería esperable en las altitudes bajas de la zona Andina de Chile central, donde se han reportado mayores niveles de sequía.

Sanfuentes y cols. (2012) reporta que en los Andes de Chile central a 2800 m de altitud la tasa de asimilación de CO₂ de la especie *Phacelia secunda* disminuyó en plantas creciendo dentro de OTCs en comparación a las plantas control. Además, la tasa de transpiración y la conductancia estomática también fueron menores en plantas dentro de OTCs. A mayor altitud en cambio (3600 m), el aumento de la temperatura al interior de las OTCs tuvo efectos positivos sobre la fotosíntesis, con aumentos cercanos al 25% (Sanfuentes y cols., 2012). El potencial hídrico del suelo indicó que las plantas a 2800 m creciendo dentro de las OTCs experimentaban un descenso en la disponibilidad hídrica del suelo que varió entre un 36 y un 57% comparado con las plantas que crecieron sin calentamiento. Mientras que a mayor elevación no hubo diferencias en los potenciales hídricos del suelo entre OTCs y espacios abiertos, con valores cercanos a -0,3 MPa (Sanfuentes y cols., 2012). Resultados similares sobre el efecto del calentamiento sobre la ganancia de carbono en *Phacelia secunda* a diferentes altitudes fueron reportados por Hernández-Fuentes y cols. (2015), donde nuevamente evidenciaron disminución de la tasa de fotosíntesis con calentamiento a 1600 y 2800 m de altitud, pero efectos positivos a 3600 m. Estos resultados nuevamente apuntan a consecuencias diferenciales del calentamiento sobre el desempeño de una misma especie en diferentes elevaciones: mientras en altitudes mayores el ca-

lentamiento afecta positivamente la ganancia de carbono, en altitudes menores la disminuye. Ambos estudios apuntan a que esta respuesta diferencial podría estar dada por la interacción entre el calentamiento y la disponibilidad de agua en el suelo. Para descartar esta interrogante, Hernández-Fuentes (2015) realizó un experimento donde se sometieron los individuos de *Phacelia secunda* de las elevaciones más bajas de los Andes de Chile central (1600 y 2800 m) a un experimento de calentamiento con riego, encontrando que cuando la disponibilidad de agua no es un factor limitante el calentamiento incrementa el crecimiento y el desempeño fotosintético en *P. secunda* para ambas elevaciones (Figura 5.4). Además, se reportó que el efecto positivo del calentamiento bajo condiciones de riego fue mayor en la elevación más baja, lo que sugiere que las plantas de elevaciones bajas tienen una mayor capacidad de aclimatación al incremento en la temperatura que las plantas de mayor elevación (Figura 5.4).

Las respuestas fotosintéticas al calentamiento no sólo se relacionan con los efectos del aumento de la temperatura sobre la disponibilidad hídrica sino también con los efectos sobre la eficiencia fotoquímica. A 2800 m de altitud los individuos de *P. secunda* creciendo dentro de las OTCs mos-

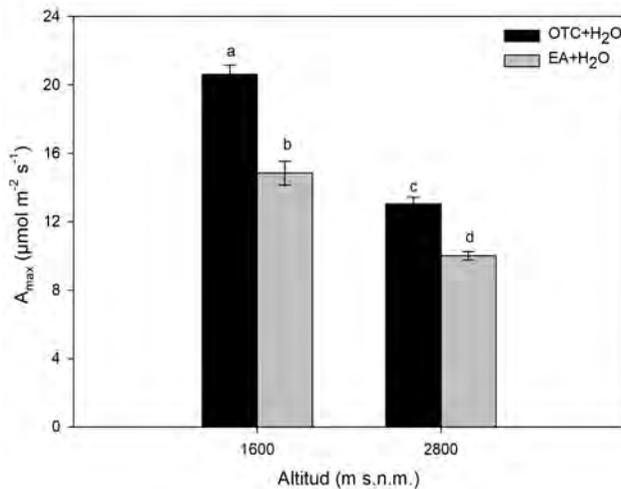


Figura 5.4. Tasa máxima de fotosíntesis en hojas de *Phacelia secunda* a 1600 y 2800 m creciendo en espacios abiertos con irrigación (EA+H₂) y OTCs con irrigación (OTC + H₂O). Los valores indican la media ± EE (n=5). Las letras muestran diferencias significativas entre condiciones.

traron menor tasa transportadora de electrones (ETR) que fuera de ellas (Figura 5.5). La eficiencia fotoquímica del fotosistema II (ϕ PSII) también disminuyó dentro de las OTCs, mientras la disipación térmica (NPQ) aumentó en estos individuos (Figura 5.5). Todo esto indica efectos negativos del calentamiento sobre la eficiencia fotoquímica del fotosistema II en plantas creciendo dentro de las OTC. A 3600 m en cambio, *P. secunda* mostró una ETR levemente inferior después de los 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en los individuos creciendo dentro de las

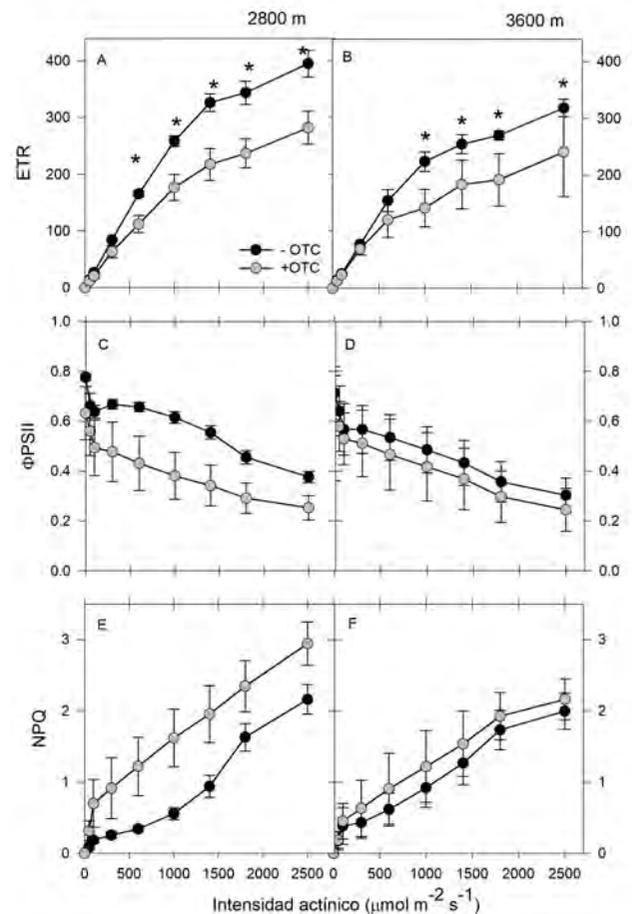


Figura 5.5. Curvas de respuesta fotosintética a la intensidad lumínica, construidas para individuos de *Phacelia secunda*, expuestas a un experimento de calentamiento en dos altitudes. Las variables evaluadas fueron: tasa de transporte de electrones (ETR); eficiencia fotosintética del Fotosistema II (ϕ PSII) y disipación térmica (NPQ). Asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos a una determinada intensidad de luz actínica (Prueba Kolmogorov-Smirnov, $P < 0.05$).

OTCs (Figura 5.5). Sin embargo, no se encontraron diferencias para ϕ PSII y NPQ entre individuos de *P. secunda* creciendo dentro vs fuera de OTCs a esta altitud (Figura 5.5). Estos resultados refuerzan lo encontrado para la fotosíntesis, indicando que en altitudes mayores el calentamiento no afecta la eficiencia fotoquímica, mientras que en altitudes menores la disminuye. La interacción entre calentamiento y una condición de mayor sequía, podría inducir una mayor presión de excitación sobre el fotosistema II, explicando el consiguiente

descenso del rendimiento fotoquímico del PSII (ϕ PSII) observado en las plantas andinas de altitudes menores.

De acuerdo con los resultados anteriormente indicados se podría suponer que las plantas de menores altitudes sufrirán una mayor fotoinhibición a consecuencia del calentamiento global. Sin embargo, las plantas que habitan ambientes extremos como este, presentan una serie de mecanismos de fotoprotección del PSII: disipación de energía térmica (relacionado con el apagamiento

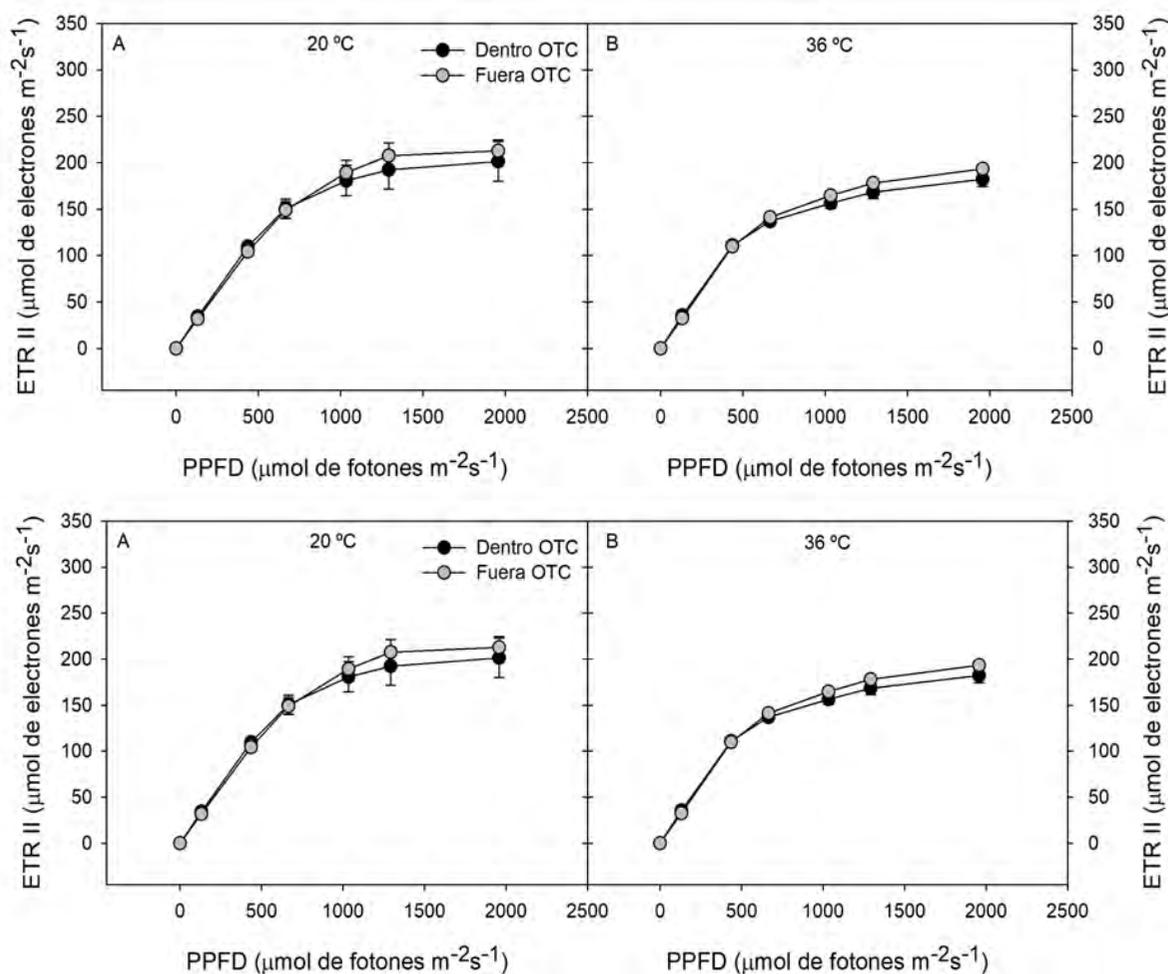


Figura 5.6. Efecto del calentamiento sobre la tasa de transporte de electrones fotosintético. Tasa de transporte de electrones del PSII (a) medido a 20°C, (b) medido a 36°C, medido en plantas provenientes de 2800 (Paneles superiores) y 3600 (Paneles inferiores) m s.n.m. Los valores indican la media \pm EE (n=5).

no fotoquímicos, NPQ y el ciclo de las Xantofilas (Björkman y Demmig-Adams, 1995), así como también la regulación negativa de una porción de los centros de reacción del fotosistema II (Loik y cols., 2000), los cuales les permite hacer frente a distintos tipos de estrés. En contraste, las alzas de temperatura en altitudes mayores podrían disminuir la presión de excitación del PSII, ya que en estas regiones, la presión de excitación del PSII está impuesta por baja temperatura combinada con episodios de alta intensidad lumínica. Un alza de temperatura activará las vías de utilización fotosintética del ATP y del poder reductor favoreciéndose con ello el balance entre la energía absorbida y la energía utilizada en asimilación de carbono. Esta menor presión de excitación determinaría un mayor ϕ PSII, disminuyendo la incidencia de fotoinhibición en las plantas de altitudes mayores. El estudio de la cinética de relajación del apagamiento no fotoquímico (NPQ) entrega información clave respecto a la presencia y magnitud de fotoinhibición en plantas, donde la magnitud de la componente lenta de relajación del NPQ (NPQs) se ha propuesto como un indicador de fotoinhibición (Walters y Horton, 1991). Por lo tanto, debiera detectarse un aumento en la componente de relajación lenta del NPQ (NPQs) en las plantas de altitudes menores a causa del aumento de temperatura y déficit hídrico, mientras que NPQs disminuiría en las plantas de zonas más altas. Tanto a plantas de *P. secunda* de 2800 m como de los 3600 m de altitud creciendo dentro y fuera de OTC, se les realizaron curvas de respuesta a luz (rango de intensidades lumínicas entre 0 y 2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) de las tasas de transporte de electrones (ETR) tanto del fotosistema I (PSI) como del fotosistema II (PSII), y de la capacidad de disipación de energía NPQ a dos temperaturas: 20°C y 36°C. Estas temperaturas corresponden a la temperatura máxima que se alcanza fuera y dentro de las OTC, respectivamente. Se determinó la susceptibilidad al fotodaño estudiando la cinética de relajación del NPQ en oscuridad después de un tratamiento fotoinhibitorio (2000 μmol de fotones $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ por aprox. 40 min) de acuerdo a la metodología descrita por Bravo y cols. (2007), con lo cual se obtuvieron las componentes de relajación rápida (NPQf) asociada al ciclo de las xantofilas y disipación del exceso de energía y la componente de relajación lenta (NPQs asociada a fotodaño). En plantas ubicadas a 2800 m de altitud, la tasa de transporte de electrones

del PSII mostró diferencias significativas entre las plantas que se encontraban dentro y fuera de OTC (Figura 5.6), siendo la tasa máxima de ETRII aproximadamente un 39% mayor en las plantas que crecieron fuera de las OTC. Al realizar esta misma medición a 36°C, en cambio, no se encontraron diferencias significativas en ETR II (Figura 5.6). Sin embargo, al comparar ETR II máx. de plantas fuera de OTC a las dos temperaturas de medición encontramos que hay una disminución de un 35,4 % en las plantas expuestas a altas temperaturas. En plantas de 2800 m de altitud, al medir los componentes del apagamiento no fotoquímico a 20°C, no se encontraron diferencias significativas en la componente fotoinhibitoria ni en la componente de relajación lenta (NPQf) con el crecimiento de las plantas en las OTC. Sin embargo, cuando estas mediciones se realizaron a 36°C, se encontraron diferencias significativas solo en la disipación térmica (NPQf), siendo esta mayor en las plantas que permanecieron fuera de OTC (Figura 5.7).

Estos resultados sugieren que las plantas de esta altitud expuestas a mayor temperatura con las OTC acondicionarían su aparato fotosintético para responder a temperaturas superiores, mientras que las plantas fuera de las OTC serían menos plásticas. No obstante, esta capacidad de las plantas dentro de las OTC para mejorar su desempeño a temperaturas más altas, se ve restringida por una limitación de la fotosíntesis impuesta por mecanismos estomáticos que evitan la excesiva evapotranspiración manteniendo el balance hídrico de las plantas a pesar de las diferencias microambientales impuestas por la OTC tal como mencionamos anteriormente. En cambio, en plantas creciendo a 3600 m no hubo ninguna diferencia significativa respecto a ETR II medido a 20 y 36°C (Figura 5.8). No obstante, a 20°C la componente fotoinhibitoria (NPQs) fue mayor en las plantas que crecieron fuera de las OTC, aunque en ambos casos el valor de NPQs fue bajo. En las mediciones realizadas a 36°C, en cambio, no se encontraron diferencias significativas en NPQf ni en NPQs (Figura 5.8). Estos resultados refuerzan los hallazgos realizados con las mediciones en terreno, donde el calentamiento no tiene efectos importantes a 3600 m.

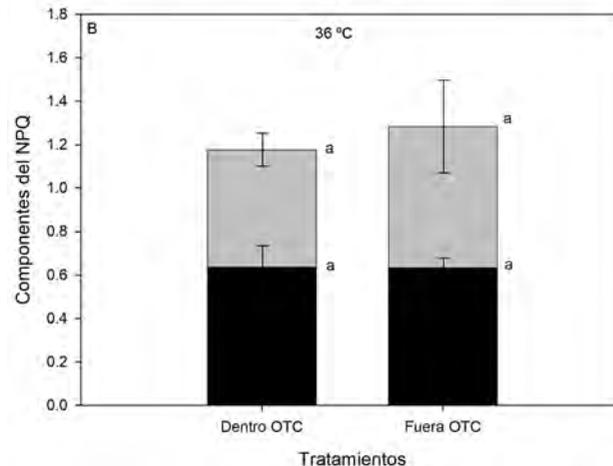
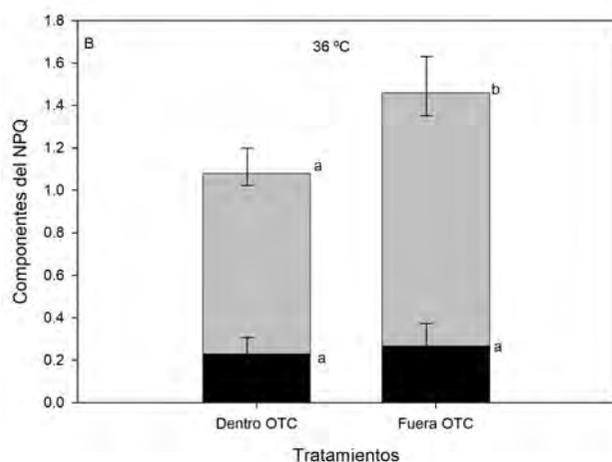
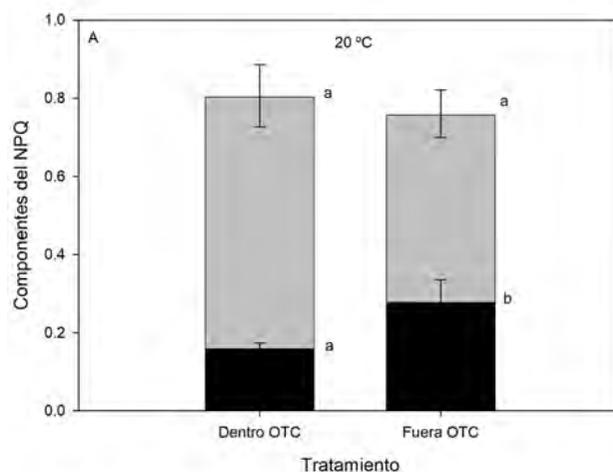
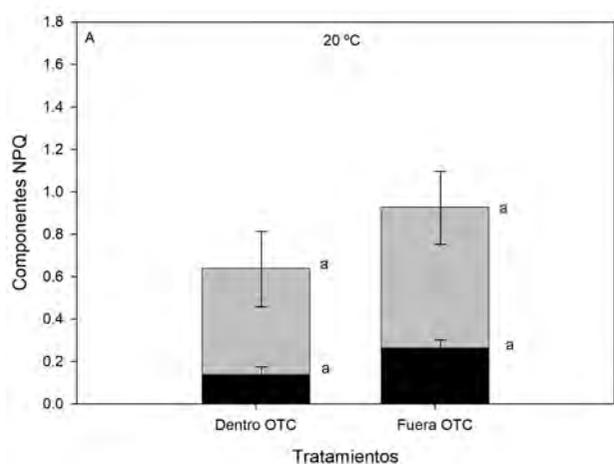


Figura 5.7. Efecto del calentamiento pasivo sobre los componentes del apagamiento no-fotoquímico (NPQ). NPQ total de plantas dentro y fuera de OTC provenientes de 2800 m s.n.m., componente fotoinhibitoria de relajación lenta NPQs (barra roja) y componente de relajación rápida NPQf (barra verde), medidos a 20 (a) y 36°C (b) y 1800 μmol de fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las barras (\pm) indican el error estándar de los datos y las letras las diferencias significativas entre estados hídricos. $n=6$

Figura 5.8. Efecto del calentamiento pasivo sobre los componentes del apagamiento no-fotoquímico. NPQ total de plantas dentro y fuera de OTC provenientes de 3600 m s.n.m., componente fotoinhibitoria de relajación lenta NPQs (barra roja) y componente de relajación rápida NPQf (barra verde), medidos a 20 (a) y 36°C (b) y 1800 μmol de fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las barras (\pm) indican el error estándar de los datos y las letras las diferencias significativas entre estados hídricos.

Calentamiento y tolerancia al congelamiento

Una de las características claves de las plantas de alta-montaña es su capacidad para soportar temperaturas congelantes muy bajas (Körner, 2003). Temperaturas de aire de varios grados bajo cero se dan a lo largo de todo el año, aunque su frecuencia e intensidad es menor en los meses de verano. Plantas de alta montaña de zonas tem-

pladas muestran tolerancias al congelamiento durante la estación de crecimiento de entre -7 y -10°C (Sakai y Larcher, 1988; Taschler y Neuner, 2004; Bannister y cols., 2005). Especies que habitan zonas de alta-montaña con veranos secos muestran una mayor tolerancia al congelamiento, pudiendo resistir temperaturas tan bajas como -20°C (Squeo y cols., 1996; Sierra-Almeida y cols., 2009, 2010; Venn y cols., 2013). Los estudios realizados

con plantas de Chile central muestran que en general estas tienen una capacidad de tolerar muy bajas temperaturas ($<-15^{\circ}\text{C}$), con variaciones importantes a lo largo de la estación de crecimiento (Sierra-Almeida y cols., 2009). Contrariamente a lo reportado en otros estudios, en estas especies no hay una relación entre la estatura de la especie y su capacidad de tolerar congelamiento (Sierra-Almeida y cols., 2010); por lo mismo se observan cambios ontogenéticos en la capacidad de tolerar congelamiento en estas especies (Sierra-Almeida y Cavieres, 2012). Al comparar la resistencia al congelamiento en plantas sometidas a calentamiento dentro de OTC y plantas control, encontramos que en casi todas las especies el calentamiento disminuye la capacidad de tolerar congelamiento (Sierra-Almeida y Cavieres, 2012). Esto indica que el calentamiento, afectará negativamente la temperatura mínima que pueden tolerar las plantas de alta-montaña, tornándolas más susceptibles al congelamiento. Sierra-Almeida y cols., (2016) reportan que en varias especies de la alta-montaña de los Andes de Chile central los efectos del aumento de la temperatura sobre la capacidad tolerar congelamiento pueden ser modulados por la humedad del suelo. Si el aumento en temperatura viene acompañado de mayor humedad en el suelo, la capacidad de tolerar congelamiento se ve aún más disminuida. En cambio, si el aumento de temperatura viene acompañado con sequía la pérdida de tolerancia al congelamiento no es tan marcada. Sin embargo, es necesario profundizar este tipo de estudios a fin de tener un panorama más claro respecto a las consecuencias del aumento de la temperatura sobre la capacidad de tolerar congelamiento en este tipo de especies.

Calentamiento y la importancia de las interacciones positivas en zonas de alta-montaña

Producto de la rigurosidad de los ambientes de alta montaña, se ha propuesto que en estos hábitats, pequeñas variaciones microtopográficas que generen condiciones microclimáticas menos rigurosas que su entorno, proporcionarían sitios adecuados para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas (Billings, 1974; Callaghan y Emanuelsson, 1985). En este sentido, las principales mitigaciones microclimáticas son ge-

neradas por las mismas especies de plantas, producto de sus particulares formas de crecimiento (arbustos achaparrados, plantas en cojín, plantas en rosetas, etc. Körner (2003), sugiriendo que las interacciones positivas entre especies, son un fenómeno generalizado en este tipo de ambientes. Diversos estudios realizados en diferentes montañas del mundo han demostrado que efectivamente las interacciones positivas son muy frecuentes en este tipo de habitats (e.g. Choler y cols., 2001; Kikvidze y cols., 2005).

Los modelos que evalúan la importancia relativa de interacciones positivas y negativas a lo largo de gradientes de estrés (Bertness y Callaway, 1994; Brooker y Callaghan, 1998), predicen que a medida que el ambiente es más estresante, las interacciones positivas aumentan en importancia. Esta predicción ha sido ampliamente evaluada en una serie de ambientes (ver revisión de Callaway, 1995), incluyendo zonas de alta-montaña (i.e., Kikvidze y cols., 2005; Cavieres y Badano, 2009; Cavieres y cols., 2014). En este sentido, se podría esperar que si con el cambio climático el ambiente se torna menos riguroso, entonces la importancia de las interacciones positivas debería ser menor.

No son muchos los estudios relacionados con el cambio de las interacciones entre especies bajo un escenario de calentamiento global en zonas de alta-montaña (Shetsova y cols., 1997; Hobbie y cols., 1999; Klanderud, 2005; Klanderud y Totland, 2005). Por ejemplo, Klanderud (2005) y Klanderud y Totland (2005) encuentran que los vecinos de *Carex vaginata* y *Thalictrum alpinum* tienen efectos positivos sobre estas especies ya que la remoción de dichos vecinos disminuye el crecimiento y reproducción de dichas especies. En contraste, cuando la remoción de vecinos se realiza dentro de una OTC, la ausencia de los vecinos aumenta el crecimiento de las especies estudiadas, sugiriendo que con el calentamiento las interacciones entre estas especies y sus vecinos son del tipo negativo. Sin embargo, Hobbie y cols. (1999), también realizando experimentos de remoción de vecinos con y sin OTC, no encontró evidencias de que el calentamiento cambie las interacciones entre las especies. Por lo tanto, no está aún claro cuál es el efecto del calentamiento global sobre el signo de las interacciones interespecíficas en zonas de alta-montaña. Además, existe un fuerte debate en la literatura respecto a si la remoción de ve-

cinos es la forma más apropiada para demostrar la existencia de interacciones positivas en zonas de tundra (ver Körner, 2004; Lortie y cols., 2004).

Se ha documentado que en varias zonas de alta-montaña las plantas que crecen en forma de cojín son las principales especies que facilitan el establecimiento y supervivencia de otras especies actuando como nodrizas (Nuñez y cols., 1999; Cavieres y cols., 2002, 2006, 2007; Arroyo y cols., 2003). Las plantas en cojín son caméfitas o hemicriptófitas, caracterizadas por una alta densidad de ramas y hojas, y la formación de internodos muy cortos que modelan la generación de organismos de muy baja estatura y muy compactos. Esta particular arquitectura afecta significativamente las condiciones microclimáticas que se generan sobre y bajo el cojín (Körner y DeMoraes, 1979; Körner, 2003). Por ejemplo, Hagger y Faggi (1990) han registrado disminuciones de hasta un 98% de la velocidad del viento al interior de cojines de *Mulinum spinosum* en la Patagonia Argentina. La temperatura del aire en la superficie de plantas en cojín es varias veces mayor que la temperatura del ambiente que los rodea (Körner, 2003; Arroyo y cols., 2003; Anthelme y cols., 2014). No obstante, en zonas donde las temperaturas durante la época estival son muy altas, los cojines pueden mantener temperaturas más moderadas (Cavieres y cols., 1998, 2005). Por otro lado, se ha documentado que el suelo bajo las plantas en cojín mantiene una mayor humedad que el suelo desnudo (Cavieres y cols., 1998, 2005). El efecto combinado de los procesos anteriormente descritos facilitaría a su vez otros procesos como la formación de humus y el reciclaje de nutrientes, aumentando la disponibilidad de nutrientes en el suelo bajo cojines (Nuñez y cols., 1999; Cavieres y cols., 2005; Yang y cols., 2010). Las plantas en cojín, al ofrecer condiciones microclimáticas más favorables que su entorno, facilitan la sobrevivencia de otras especies (e.g. Cavieres y cols., 2005), y varios estudios han documentado que las plantas en cojín albergan una gran cantidad de otras especies (Cavieres y Badano, 2009; Cavieres y cols., 2014, 2016). Más aún, se ha encontrado que la importancia del efecto nodriza de las plantas en cojín aumenta conforme al ambiente se torna más estresante (Cavieres y cols., 2002, 2014, 2016). Por lo tanto, las plantas en cojín podrían jugar un rol clave en las posibles consecuencias del calen-

tamiento global en las plantas de alta-montaña. Cavieres y Sierra-Almeida (2012) realizaron un experimento a 3600 m de altitud en los Andes de Chile central donde evaluaron la importancia de las interacciones de facilitación entre la planta en cojín *Azorella madreporica* y el pasto nativo *Hordeum comosum* con y sin calentamiento. En teoría, se esperaba que con condiciones más cálidas el pasto nativo no fuera facilitado por la planta en cojín. Se encontró que en condiciones normales la remoción de la planta en cojín disminuyó el crecimiento y la supervivencia del pasto, demostrando la interacción de facilitación con el cojín. Sin embargo, con el aumento de la temperatura ambiental en las OTC, la presencia de la planta en cojín siguió siendo clave para el crecimiento y la supervivencia del pasto, demostrando que las interacciones de facilitación seguirán siendo claves en condiciones ambientales más cálidas.

Conclusión

Por sus características ambientales, donde predominan las bajas temperaturas, los ambientes de alta-montaña son muy sensibles a los aumentos de temperatura, y por lo tanto son considerados centinelas del calentamiento global. El cómo responden las especies de alta-montaña a los aumentos de temperatura ha sido un foco de investigación muy activo en las últimas décadas, donde los estudios de las respuestas ecofisiológicas de estas especies a los aumentos de temperatura son claves para determinar al grado de resiliencia y eventual adaptación a las nuevas condiciones ambientales. Los Andes de Chile central se caracterizan por presentar una estación libre de nieve, que es la estación favorable para el desarrollo de la vegetación, la cual es seca en las altitudes menores. En consecuencia, las especies que habitan estas montañas deben hacer frente a bajas temperaturas y sequía. ¿Cómo el calentamiento global, que además para esta zona se pronostica que conllevará aumentos en los niveles de sequía, afectará a estas especies? Los estudios desarrollados a distintas altitudes y con diferentes especies indican que en general las plantas que habitan altitudes bajas se verán expuestas a mayores niveles de sequía y que esto conllevará a una menor reproducción, menores tasas de reclutamiento y menores niveles de fotosíntesis. Por lo

tanto, el calentamiento global tendrá efectos muy negativos para gran parte de las especies que habitan en estas altitudes. Sólo si el aumento de la temperatura fuese acompañado de un aumento de precipitaciones en la época estival, estas especies podrían no verse afectadas en forma negativa por el calentamiento global. No obstante, llama la atención la alta resistencia que presentan algunas especies para seguir realizando fotosíntesis a temperaturas muy altas y extremos niveles de sequía. Para las plantas que habitan las partes más altas de la cordillera, el calentamiento global parece tener efectos positivos ya que por lo general aumenta la tasa de fotosíntesis, el crecimiento y el reclutamiento. No obstante, el aumento de la temperatura disminuye la tolerancia al congelamiento lo que las haría más vulnerables a heladas extremas. La presencia de especies que son capaces de generar condiciones micro-ambientales menos estresantes que su entorno son claves para la mantención de la diversidad en estos ambientes extremos. La alta capacidad de resistencia al estrés y resiliencia que presentan estas especies las tornan aún más importantes en mantener la diversidad y estabilidad de estos ecosistemas frente a los futuros aumentos de la temperatura. Por lo tanto, a través del estudio detallado de las respuestas ecofisiológicas de las especies de los Andes chilenos podremos ser capaces de tener mayores certezas respecto a las posibles consecuencias del cambio global sobre estos frágiles ecosistemas.

Referencias

- Amen RD (1966) The extent and role of seed dormancy in alpine plants. *Q Rev Biol* 41: 271-281
- Angevine MW, Chabot BF (1979) Seed germination syndromes in higher plants. En: Solbrig OT, Jain S, Johnson GB, Raven P (Eds.) *Topics in Plant Population Biology*. Columbia University Press, New York, 188-206 pp
- Anthelme F, Cavieres LA, Dangles O (2014) Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Front Plant Sci* 5(387): 1-15
- Arft AM, Walker MD, Gurevitch J, Alatalo JM, Bret-Harte MS, Dale M, y cols. (1999) Responses of tundra plants to experimental warming: meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecol Monogr* 69: 491-511
- Arroyo MTK, Cavieres LA, Peñaloza A, Arroyo-Kalin MA (2003) Positive association between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecol* 169: 121-129
- Bannister P, Maegli T, Dickinson K J, Halloy SR, Knight A, Lord JM, y cols. (2005). Will loss of snow cover during climatic warming expose New Zealand alpine plants to increased frost damage? *Oecologia* 144(2): 245-256
- Baskin CC, Baskin JM (2014) *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, Segunda Edición, New York, 1600 pp
- Bell LK, Bliss LC (1980) Plant reproduction in a high arctic environment. *Arct Antarct Alp Res* 12: 1-10
- Beniston M, Diaz HF, Bradley RS (1997) Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change* 36: 233-251
- Bertness M, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 9: 191-193
- Billings WD, Mooney HA (1968) *The Ecology of Arctic and Alpine Plants*. *Biol Rev* 43: 481-529
- Billings WD (1974) Arctic and alpine vegetation: plant adaptation to cold summer climates. En: Ives JD & Barry RD (Eds.) *Arctic and Alpine Environments*. Methuen, London, 403-443 pp
- Björkman O, Demmig-Adams B (1995) Regulation of photosynthetic light energy capture, conservation, and dissipation in leaves of higher plants. *Ecophysiology of photosynthesis* (Eds. E-D. Schulze & MM Caldwell). Springer-Verlag, New York pp 17-47
- Bliss LC (1958) Seed germination in arctic and alpine species. *Arctic* 11:180-188
- Bliss LC (1971) Arctic and Alpine plant life cycles. *Annu Rev Ecol Syst* 2: 405-438
- Bliss LC (1985) Alpine. En: Billings WD & Mooney HA (Eds.) *Physiological Ecology of North American Plant Terrestrial Communities*. Chapman & Hall, New York, 41-65 pp

- Bonde EK (1968) Survival of Seedlings of An Alpine Clover (*Trifolium Nanum* Torr.). *Ecology* 49(6):1193-1195
- Bozkurt D, Rojas M, Boisier JP, Valdivieso J (2018) Projected hydroclimatic changes over Andean basins in central Chile from downscaled CMIP5 models under the low and high emission scenarios. *Climatic Change* 150: 131-147
- Bravo LA, Saavedra-Mella FA, Vera F, Guerra A, Cavieres LA, Ivanov AG, y cols. (2007) Effect of cold acclimation on the photosynthetic performance of two ecotypes of *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. *J Exp Bot* 58(13): 3581–3590
- Brooker RW, Callaghan TV (1998) The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 196-207
- Callaghan TV, Emanuelsson U (1985) Population structure and processes of tundra plants and vegetation. En: White J. (Eds.) *The Population Structure of Vegetation*. Springer Netherlands, Dordrecht, 399-439 pp
- Callaway RM (1995) Positive interactions among plants. *Bot Rev* 61: 306-349
- Carrasco JF, Casassa G, Quintana J (2005) Changes of the 0°C isotherm and the equilibrium line altitude in central Chile during the last quarter of the 20th century. *Hydrolog Sci J* 50(6): 933-948
- Cavieres LA, Peñaloza A, Papic C, Tambutti M (1998) Efecto nodriza del cojín *Laretia acaulis* (Cav.) Gill. et Hook. (Umbelliferae) en la zona alto-andina de Chile central. *Rev Chil His Nat* 71: 337-347
- Cavieres LA, Arroyo MTK (2000) Seed germination response to cold stratification period and thermal regime in *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae) – Altitudinal variation in the mediterranean Andes of central Chile. *Plant Ecol* 149: 1-8
- Cavieres LA, Arroyo MTK, Molina-Montenegro M, Torres C, Peñaloza A (2002) Nurse effect of *Bolax gummifera* (Apiaceae) cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *J Veg Sci* 13: 547-554
- Cavieres LA, Quiroz CL, Molina-Montenegro M, Muñoz A, Pauchard A (2005) Nurse effect of the native cushion plant *Azorella monantha* on the invasive non-native *Taraxacum officinale* in the high-Andes of central Chile. *Perspect Plant Ecol* 7: 217–226
- Cavieres LA, Badano EI, Sierra-Almeida A, Gómez-González S, Molina-Montenegro M (2006) Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytol* 169(1): 59-69
- Cavieres LA, Badano EI, Sierra-Almeida A, Molina-Montenegro MA (2007) microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling survival of native and non-native herbaceous species in the high Andes of Central Chile. *Arct Antarct Alp Res* 39 (2): 229–236
- Cavieres LA, Badano EI (2009) Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *J Ecol* 97:1181–1191
- Cavieres LA, Brooker RW, Butterfield BJ, Cook BJ, Kikvidze Z, Lortie CJ, y cols. (2014) Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecol Lett* 17: 193-202
- Cavieres LA, Sierra-Almeida A (2012) Facilitative interactions do not wane with warming at high elevations in the Andes. *Oecologia* 170: 575-584
- Cavieres LA, Hernandez-Fuentes C, Sierra-Almeida A, Kikvidze Z (2016) Facilitation among plants as an insurance policy for diversity in Alpine communities. *Funct Ecol* 30: 52–59
- CR2 (2015) Informe a la Nación La megasecuía 2010-2015: Una lección para el futuro. Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia. Santiago, Chile, Noviembre 2015
- Chabot BF, Billings WD (1972) Origins and ecology of the Sierran alpine flora and vegetation. *Ecol Monogr* 42: 163-199
- Choler P, Michalet R, Callaway RM (2001) Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82: 3295-3308
- Díaz HF, Bradley RS (1997) Temperature variations during the last century at high elevation sites. *Climate Change* 36: 253-279
- Diaz HF, Bradley RS, Ning L (2014) Climatic Changes in Mountain Regions of the American

Cordillera and the Tropics: Historical Changes and Future Outlook. *Arct Antarct Alp Res* 46 (4): 735-743

- Dormann CF, Woodin SJ (2002) Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Funct Ecol* 16: 4-17
- Ehleringer J, Miller PC (1975) Water relations of selected plant species in the alpine tundra, Colorado. *Ecology* 56: 370-380
- Elmendorf SC, Henry GHR, Hollister RD, Bjork RG, Bjorkman AD, Callaghan TV, y cols. (2011) Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecol Lett* 15: 164-175
- Falvey M, Garreaud R (2009) Regional cooling in a warming world: Recent temperature trends in the SE Pacific and along the west coast of subtropical South America (1979-2006). *J Geophys Res* 144: 1-16
- Forbis TA (2003) Seedling demography in an alpine ecosystem. *Am J Bot* 90: 1197-1206
- Hager J, Faggi AM (1990) Observaciones sobre distribución y microclima de cojines enanos de la isla de Creta y del noroeste de la Patagonia. *Parodiiana* 6: 109-127
- Henry, GHR, Molau U (1997) Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). *Glob Change Biol* 3: 1-9
- Hernández-Fuentes C, Bravo LA, Cavieres LA (2015) Conductancia hidráulica foliar y vulnerabilidad a la cavitación disminuyen con la altitud en *Phacelia secunda* J.F. Gmel. (Boraginaceae). *Gayana Bot* 72(1): 84-93
- Hobbie SE, Chapin III SF (1998) The response of tundra plant biomass, aboveground production, nitrogen, and CO₂ flux to experimental warming. *Ecology* 79: 1526-1544
- Hobbie SE, Shevtsova A, Chapin III FS (1999). Plant responses to species removal and experimental warming in Alaskan tussock tundra. *Oikos*: 417-434.
- 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. Pachauri RK y Meyer LA (Eds.). IPCC, Ginebra, Suiza, 151 pp
- Kikvidze Z, Pugnaire FI, Brooker RW, Choler P, Lortie CJ, Michalet R, Callaway RM (2005) Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study. *Ecology* 86(6):1395-1400
- Klanderud K (2005) Climate change effects on species interactions in an alpine plant community. *J Ecol* 93:127-137
- Klanderud K, Totland O (2005) The relative importance of neighbours and abiotic environmental conditions for population dynamic parameters of two alpine plant species. *J Ecol* 93: 493-501
- Klein JA, Harte J, Zhao XQ (2004) Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan plateau. *Ecol Lett* 7: 1170-1179
- Körner C, Demoraes JAPV (1979) Water potential and diffusion resistance in alpine cushion plants on clear summer days. *Oecolog Plantar* 14:109-120
- Körner C, Diemer M (1987) In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Funct Ecol* 1: 179-194
- Körner C (2000) The alpine life zone under global change. *Gayana Bot* 57: 1-17
- Körner C (2003) *Alpine Plant Life*. Springer-Verlag, Segunda Edición, Berlin, 349 pp
- Körner C (2004) Individuals have limitations, not communities-A response to Marrs and Lortie y cols. *J Veg Sci* 15: 581-582
- Kudo G, Suzuki S (2003) Warming effects on growth, production, and vegetation structure of alpine shrubs: a five-year experiment in northern Japan. *Oecologia* 135: 280-287
- Lamprecht A, Semenchuk PR, Steinbauer K, Winkler M, Pauli H (2018) Climate change leads to accelerated transformation of high-elevation vegetation in the central Alps. *New Phytol* 220: 447-459
- Loik ME, Redar SP, Hartes J (2000) Photosynthetic responses to a climate-warming manipulation for contrasting meadow species in the Rocky

Mountains, Colorado, USA. *Funct Ecol* 14: 166-175

- Loik ME, Redar SP (2003) Freezing tolerance and cold acclimation for seedlings of *Artemisia tridentata* along an elevation gradient. *J Arid Environ* 54:769- 782
- Lortie CJ, Brooker RW, Kikvidze Z, Callaway RM (2004) The values of stress and limitation in an imperfect world: A reply to Körner. *J Veg Sci* 15: 577-580
- Mooney HA, Hillier RD, Billings WD (1965) Transpiration rates of alpine plants in the Sierra Nevada of California. *Am Midl Nat* 74: 375-386
- Nuñez C, Aizen M, Ezcurra C (1999) Species associations and nurse effects in patches of high-Andean vegetation. *J Veg Sci* 10: 357-364
- Pauli H, Gottfried M, Dirnböck T, Dullinger S, Grabherr G (2004) Assessing the long-term dynamics of endemic plants at summit habitats. En: Nagy L, Grabherr G, Körner C, Thompson DBA (Eds.) *Alpine Biodiversity in Europe*. Ecological Studies 167, Springer, Berlin 195-207 pp
- Pauli H, Gottfried M, Dullinger S, Abdaladze O, Akhalkatsi M, Benito Alonso JL, y cols. (2012) Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. *Science* 336(6079): 353-355
- Piper F, Vinegla B, Linares JC, Camarero JJ, Cavieres LA, Fajardo A (2016) Mediterranean and temperate treelines are controlled by different environmental drivers. *J Ecol* 104: 691-702
- Rustad LE, Campbell JL, Marion GM, Norby JR, Mitchell MJ, Hartley AE, y cols. (2001) A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* 126: 543-562
- Sakai A, Larcher W (1988) *Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress*. Springer-Verlag, Berlin; New York, 321 pp
- Sanfuentes C, Sierra-Almeida A, Cavieres LA (2012) Efecto del aumento de la temperatura en la fotosíntesis de una especie alto-andina en dos altitudes. *Gayana Bot* 69(1): 37-45
- Sayers RL y RT Ward (1966) Germination responses in alpine species. *Botanical Gazette* 127:11-16.
- Seddon AWR, Macias-Fauria M, Long PR, Benz D, Willis KJ (2016) Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *Nature* 531: 229-232
- Shetsova A, Haukioja E, Ojala A (1997) Growth response of subarctic dwarf shrubs, *Empetrum nigrum* and *Vaccinium vitis-idaea*, to manipulated environmental conditions and species removal. *Oikos* 78: 440-458
- Sierra-Almeida A, Cavieres LA, Bravo L (2009) Freezing resistance varies within the growing season and with elevation in high-Andean species of central Chile. *New Phytol* 182: 461-468
- Sierra-Almeida A, Cavieres LA, Bravo LA (2010) Freezing resistance of high-elevation plant species is not related to their height or growth-form in the Central Chilean Andes. *Environ Exp Bot* 69: 273-278
- Sierra-Almeida A, Cavieres LA (2012) Summer freezing resistance of high-elevation plant species changes with ontogeny. *Environ Exp Bot* 80: 10-15
- Sierra-Almeida A, Reyes-Bahamonde C, Cavieres LA (2016). Drought increases the freezing resistance in high-elevation plants of the Central Chilean Andes. *Oecologia* 181(4): 1011-1023.
- Squeo FA, Rada F, García CE, Ponce ME, Rojas AL, Azócar A (1996) Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia* 105: 552-555
- Steinbauer MJ, Grytnes JA, Jurasinski G, Kulonen A, Lenoir J, Pauli H, y cols. (2018) Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature* 556: 231-234
- Taschler D, Neuner G (2004) Summer frost resistance and freezing patterns measured in situ in leaves of major alpine plant growth forms in relation to their upper distribution boundary. *Plant Cell Environ* 27: 737-746
- Totland O, Nylén J (1998) Assessment of the effects of environmental change on the performance and density of *Bisorta vivipara*: the use of multivariate analysis and experimental manipulation. *J Ecol* 86: 989-998
- Venn SE, Morgan JW, Lord JM (2013) Foliar freezing resistance of Australian alpine plants

over the growing season. *Austral Ecol* 38:152–161

- Walters RG, Horton P (1991) Resolution of components of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in barley leaves. *Photosynth Res* 27:121–133
- Welker JM, Brown KB, Fahnestock JT (1999) CO₂ flux in arctic and alpine dry tundra: comparative field responses under ambient and experimentally warmed conditions. *Arct Antarct Alp Res* 31: 272-277
- Welker JM, Fahnestock JT, Henry GRH, O’Dea KW, Chimners RA (2004) CO₂ exchange in three Canadian High Arctic ecosystems: response to long-term experimental warming. *Glob Change Biol* 10: 1981-1995
- Yang Y, Niu Y, Cavieres LA, Sun H (2010) Positive associations between the cushion plant *Arenaria polytrichoides* (Caryophyllaceae) and other alpine plant species increase with altitude in the Sino-Himalayas. *J Veg Sci* 21: 1048–1057

LA VULNERABILIDAD DE LOS ORGANISMOS AL CAMBIO CLIMÁTICO: ROL DE LA FISIOLOGÍA Y LA ADAPTACIÓN

AUTORES

Francisco Bozinovic¹
Lohengrin A. Cavieres²

¹Center of Applied Ecology and Sustainability (CAPES), Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

²Departamento de Botánica, Instituto de Ecología y Biodiversidad-IEB, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

EDICIONES

Center of Applied Ecology and Sustainability (CAPES)
Avda. Libertador Bernardo O'Higgins 340, Santiago, Chile.
www.capes.cl

DERECHOS RESERVADOS

Abril 2019
Primera edición 250 ejemplares
Revisión y diseño: Daniella Mella-Flores

PATROCINIO

CONICYT PIA/BASAL FB0002
CONICYT PIA apoyo CCTE AFB 17008
FIA PYT-2018-0058
FONDECYT N^{os} 1190007, 1170017 y 1171005

PROPÓSITO Y PERMISOS

Este libro ha sido generado con propósitos de distribución gratuita y su versión digital puede ser descargada desde www.capes.cl. o puede ser solicitada vía email a voppliger@cap.es.cl.

COMO CITAR ESTE LIBRO

Bozinovic, F. & Cavieres, L. (2019). La vulnerabilidad de los organismos al cambio climático: Rol de la fisiología y la adaptación. Santiago, Chile, Ediciones CAPES-UC.



Dr. FRANCISCO BOZINOVIC - Profesor titular y director del Departamento de Ecología de la Pontificia Universidad Católica de Chile. Investigador principal del Centro de Ecología Aplicada y Sustentabilidad (CAPES). Estudia el impacto de los cambios ambientales sobre el rendimiento fisiológico de los organismos en un contexto ecológico y evolutivo. Además, su línea de investigación actual se centra en los aspectos científicos básicos de los impactos fisiológicos del cambio climático. Pertenece a la Academia Chilena de Ciencias, recibió subvenciones y becas de la Fundación Andes, el Museo Carnegie de Historia Natural y la Fundación J. S. Guggenheim. Además, ganó el premio Scopus, la Medalla al Mérito Científico y Cultural de la comunidad Croata y el premio a la excelencia de la Sociedad de Ecología de Chile entre otros.



Dr. LOHENGRIN CAVIERES - Profesor titular del Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, de la Universidad de Concepción. Investigador principal del Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB). Estudia las adaptaciones ecológicas y ecofisiológicas que presentan las plantas que habitan ambientes extremos, como la alta-montaña y la antártica, y los efectos que los cambios ambientales puedan tener sobre su desempeño. Además, estudia los impactos que pueden tener las invasiones biológicas en dichos ambientes, y las sinergias que puedan surgir con el cambio climático. Es miembro del panel científico del Global Mountain Biodiversity Assessment (GMBA) y de la red MIREN (Mountain Invasion Research Network). Ha recibido becas de la Ecological Society of America, Ministerio de Ciencias, Innovación y Universidades de España. Además, ganó el premio BIOS-Chile Sociedad Chilena de Biología al científico joven más destacado el año 2003 y fue miembro del programa Ciencia de Frontera de la Academia Chilena de Ciencias.