

# 7

## Del bosque húmedo al bosque seco: adaptabilidad de las palmeras al cambio climático

Mejía K.<sup>1</sup>

Pintaud J.C.<sup>2,3</sup>

Rodríguez del Castillo A.M.<sup>1</sup>

Santa Cruz L.<sup>4</sup>

Rojas-Fox J.<sup>4</sup>

Jímenez V.<sup>5</sup>

Ramirez R.<sup>5</sup>



<sup>1</sup> Programa de Investigación en Biodiversidad Amazónica - PIBA, Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana - IIAP, Iquitos y Tarapoto, Perú

<sup>2</sup> Institut de Recherche pour le Développement - IRD

<sup>3</sup> Diversité, adaptation, développement des plantes - DIADE (IRD, Université Montpellier 2), Montpellier, France.

<sup>4</sup> División de Botánica, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos - UNMSM, Lima – Perú

<sup>5</sup> Facultad de Ciencias Biológicas, Laboratorio de Sistemática Molecular y Filogeografía, Universidad Nacional Mayor de San Marcos - UNMSM, Lima – Perú

## RESÚMENES

### Español

Originalmente, las palmeras son especies adaptadas al bosque tropical húmedo. Sin embargo existe un número significativo de especies adaptadas a ecosistemas caracterizados por algún grado de sequía. En América del Sur existen 130 especies adaptadas a ecosistemas relativamente secos, lo que dice de su capacidad de adaptación en relación a la limitación del recurso hídrico. Esta cualidad les permite adecuarse al contexto de disminución de las precipitaciones, uno de los aspectos del cambio climático en la región. Sin embargo, en América del Sur, el proceso de adaptación de las palmeras a los ecosistemas secos ha demorado entre 10 a 15 millones de años, y solamente 13 linajes de palmeras tuvieron la capacidad de pasar del bosque húmedo a ecosistemas secos lo cual sugiere que si bien son adaptables, también son poco flexibles para responder a cambios rápidos del clima.

### Francés

De la forêt humide à la forêt sèche : adaptabilité des palmiers au changement climatique

À l'origine, les palmiers sont des espèces adaptées à la forêt humide tropicale. Toutefois, il existe un nombre important d'espèces adaptées à des écosystèmes caractérisés par un certain degré de sécheresse. En Amérique du Sud on dénombre 130 espèces adaptées aux écosystèmes relativement secs, ce qui montre leur adaptabilité par rapport à la limitation des ressources en eau. Cette qualité leur permet de s'adapter au contexte de la diminution des précipitations, un des aspects du changement climatique dans la région. Néanmoins, en Amérique du Sud, l'adaptation des palmiers aux écosystèmes secs a pris entre 10 et 15 millions d'années, et seulement 13 lignées de palmiers ont eu la capacité de passer de la forêt tropicale humide à des écosystèmes plus secs suggérant que, s'ils sont adaptables, ils sont également difficilement capables de réagir aux changements rapides du climat.

### Inglés

From the rainforest to dry forest: palm adaptability to climate change.

Originally, palm trees are species adapted to tropical rainforest. However, there are a significant number of species adapted to ecosystems with some degree of drought. In South America there are 130 species adapted to relatively dry ecosystems, which tells about its ability to adapt to environments with scarce water resources. This quality enables them to adapt perfectly into the context of decreasing rainfall caused by climate change. However, in South America, the adaptation of palm trees to dry ecosystems has delayed among 10 to 15 million of years, and only 13 strains of palm trees had the ability to pass from the rainforest to dry ecosystems, suggesting that although they are adaptable to new ecosystems, there are also less flexible to respond to rapid changes of the weather.

## INTRODUCCIÓN

La familia de las palmeras, o Arecáceas, es un componente vegetal emblemático de las regiones tropicales. Debido a su singular apariencia, las palmeras se destacan en los paisajes y son inmediatamente reconocibles. Se trata de una gran familia de plantas, contando con alrededor de 2 600 especies repartidas en unos 185 géneros, y distribuidas en todas las regiones cálidas del mundo. Es también una familia antigua, cuyo origen se sitúa en el Cretáceo Inferior, hace unos 120 millones de años [1]. A nivel ecológico, la familia de las palmeras está estrechamente asociada al bosque tropical húmedo, donde se originó, y donde crecen en la actualidad más de 90% de las especies [2]. Sin embargo, lo que retiene nuestra atención en este ensayo, es el componente minoritario de la diversidad de las palmeras: unas 250 especies aproximadamente que crecen en ambientes caracterizados por un estrés hídrico temporal o permanente. Visto que las palmeras son originalmente adaptadas al bosque tropical húmedo, la presencia de un número significativo de especies pertenecientes a varios linajes (secuencias de especies que forman líneas directas de descendencia) en ecosistemas caracterizados por algún grado de sequía, implica que las palmeras tienen una capacidad adaptativa en relación a la limitación del recurso hídrico. En consecuencia, entender los patrones y procesos de esta adaptabilidad nos informa sobre la capacidad de estas plantas de responder a un aspecto del cambio climático que es la disminución de las precipitaciones, a una escala regional, en la cual se da la adaptación de estas plantas.

En ecología teórica, este proceso adaptativo se denomina “cambio de nicho”: lo cual significa que, a partir de un linaje originario de un ambiente determinado, una especie se adapta a un nuevo entorno y puede conferir esta característica a sus descendientes, formando un nuevo linaje con adaptación ecológica distinta a su ancestro [3]. Los datos filogenéticos (basados en las relaciones de proximidad evolutiva entre las distintas especies) y paleo-ecológicos (basados en el estudio de los restos fósiles de organismos del pasado para reconstruir su medio ambiente) indican que la adaptación de las palmeras a ecosistemas secos no empezó antes del Paleoceno, es decir a la mitad de la historia evolutiva de la familia, hace unos 60 millones de años [2]. La diversificación de las palmeras en ecosistemas secos se intensificó con los episodios de enfriamiento y sequía del Oligoceno y Mioceno, entre 30 y 10 millones de años atrás [4,5,6].

En cuanto a las palmeras de América del Sur, son 514 especies reportadas en la actualidad, distribuidas en 13 linajes o tribus. El fenómeno de cambio de nicho climático (de húmedo a seco) se da únicamente en tres de estas tribus: Cocoseae (39% de las especies), Ceroxyleae y Phytelepheaee (33% de las especies). La tribu Cocoseae pertenece a la subfamilia Arecoideae y cuenta con 302 especies en América del Sur, es decir que representa el

Originalmente adaptadas al bosque tropical húmedo, existe un número significativo de especies de palmeras que se adaptaron a ecosistemas más secos.

## 7 Del bosque húmedo al bosque seco: adaptabilidad de las palmeras al cambio climático

60% de todas las especies del continente. Las tribus *Ceroxyleae* y *Phytelepheeae* pertenecen a la subfamilia *Ceroxyloideae* y son numéricamente menos importantes (18 especies en total). A estas especies se deben sumar 8 representantes de la subfamilia *Coryphoideae*, un gran linaje de origen Boreo-tropical, poco representado en América del Sur (16 especies), y adaptado a condiciones secas antes de migrar a América del Sur entre el Oligoceno tardío y el Mioceno medio, entre 27 y 15 millones de años atrás [4,6,7]. En total, son 130 especies adaptadas a ambientes más o menos secos, es decir un cuarto de las palmeras de América del Sur y la mitad de las especies de palmeras adaptadas a ambientes secos a nivel mundial, lo que indica un fenómeno ecológico particularmente dinámico en este continente, el cual merece nuestra atención (Fig. 1).

Los ecosistemas sudamericanos sometidos a sequía donde crecen palmeras pueden ser categorizados en cinco grupos (Fig. 1): la vegetación

de sabana al sur y este de la Amazonía (cerrados, campos rupestres, pampas) ; los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos (BTES), dentro de los cuales se pueden distinguir los de tierras bajas (hasta 1 200 msnm), tanto en el lado Atlántico como Pacífico, y los de tierras altas (hasta 3 400 msnm), principalmente en los Andes ; los matorrales costeros y las formaciones de bosques o sabanas con alternancia de una temporada seca y una temporada de inundación.

La vegetación de sabana es el conjunto de ecosistemas secos más extenso en América del Sur, representado principalmente en Brasil, Bolivia, Paraguay y Uruguay. Estas formaciones son particularmente ricas en *Cocoseae* adaptadas a la sequía (por ejemplo los géneros *Acrocomia*, *Attalea*, *Butia* y *Syagrus*), con 68 especies.

Los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos de tierras bajas tienen una distribución dispersa en la

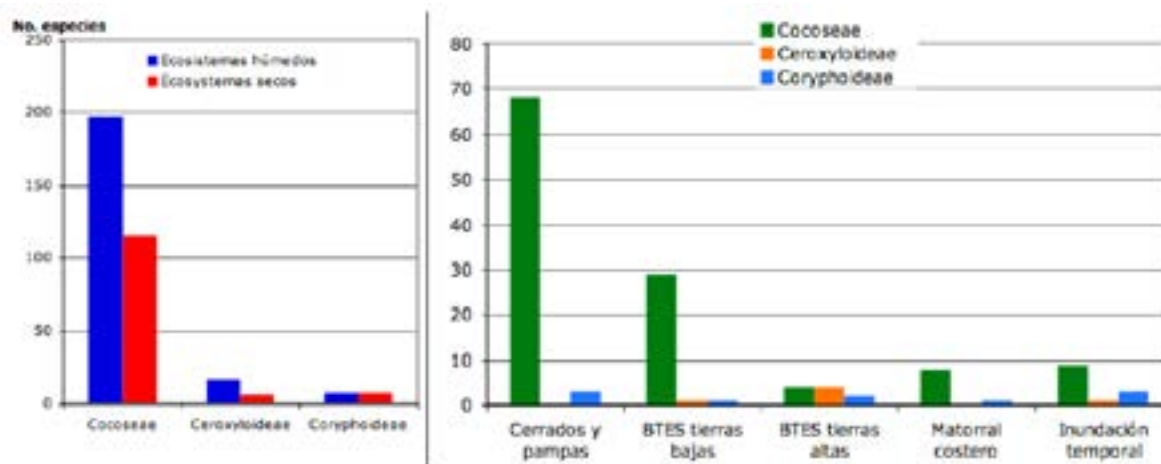


Figura 1: Distribución ecológica de las especies en los linajes de palmeras que presentan un cambio de nicho entre ecosistemas húmedos y secos en América del Sur.

## 7 Del bosque húmedo al bosque seco: adaptabilidad de las palmeras al cambio climático



Foto 1: *Parajubaea cocoides*. *Parajubaea* es un género endémico de los bosques secos andinos, aunque el origen exacto de esta especie en particular es incierta. Se encuentra cultivada desde el sur de Colombia hasta el norte de Perú. Foto: © Santa Cruz, Lázaro.

región caribeña, la costa Pacífica y estribaciones andinas de Ecuador y del Perú, el piedemonte andino y valles interandinos orientales en Colombia, Perú y Bolivia, y dispersos en varias partes de Brasil entre la Amazonía y la Mata Atlántica, en particular en el dominio de la caatinga (una ecorregión semiárida) en el nordeste de Brasil [8]. En la parte occidental de la distribución de estos ecosistemas, se destaca la presencia de palmeras del género *Phytelephas*, que producen las semillas conocidas como marfil vegetal (o tagua).

Los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos de tierras altas se encuentran principalmente en los Andes desde Colombia hasta Bolivia, así como en

algunos lugares de las montañas atlánticas de Brasil. En los Andes, se destacan por la presencia de especies de dos géneros de palmeras estrictamente andinos, *Ceroxylon* y *Parajuabaea*.

Los matorrales costeros tropicales son extensos en el litoral oriental de Brasil, donde son conocidos bajo el nombre de restinga, y caracterizados por una flora de palmeras muy particular, con especies endémicas (es decir limitadas a un ámbito geográfico reducido y que no se encuentran de forma natural en ninguna otra parte del mundo) en los géneros *Allagoptera*, *Attalea*, *Bactris* y *Syagrus*. Este tipo de formaciones costeras existe también en la costa

## 7 Del bosque húmedo al bosque seco: adaptabilidad de las palmeras al cambio climático

Pacífica de Ecuador, norte del Perú, y en la costa caribeña de Colombia y Venezuela. Estos matorrales son caracterizados por una sequía climática o edáfica (suelos arenosos y salados).

Los bosques y sabanas periódicamente inundables y estacionalmente secos se caracterizan por una alternancia de condiciones hídricas sumamente contrastantes, y se encuentran en varias regiones incluyendo al Caribe de Colombia y Venezuela, el nordeste y centro de Brasil, planicies de Bolivia oriental y Paraguay, y en condiciones topográficas particulares (terrazas aluviales) de los BTES de tierras bajas en Perú, Bolivia y Brasil principalmente. El género *Copernicia* está restringido a este tipo de ecosistemas en América del Sur.

Estos diferentes ecosistemas representan además un gradiente de adaptación a la sequía por parte de las especies que los conforman. Las terrazas aluviales en los bosques estacionalmente secos permiten la presencia de especies originarias de bosques húmedos y que tienen una suficiente plasticidad ecológica (amplitud en la que un organismo puede soportar variaciones de ciertos factores ambientales) para soportar estas condiciones un poco limitantes en relación a su ecosistema de origen. En cambio, los ecosistemas áridos, salinos o con una alternancia de una estación de inundación y una estación de gran sequía imponen a las plantas adaptaciones muy especializadas para resistir condiciones ambientales extremas.

A continuación, veremos cómo estos fenómenos evolutivos se van desarrollando en los ecosistemas del Perú, en cuanto a la familia de las palmeras.

### La adaptación de las palmeras al bosque seco en el Perú

#### Los bosques tropicales estacionalmente secos del Perú y su flora de palmeras

Los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos se caracterizan por una estación seca muy marcada, de 4 a 9 meses, un total de precipitaciones anuales de 300 - 1 500 mm. En este tipo de bosque, el hábitat que comprende la región de las copas y regiones superiores de los árboles (dosel) pierde su follaje (deciduo) o parte de su follaje (semi-deciduo) en la estación seca, y se observa con frecuencia la presencia de cactáceas (familia de los cactus) en el sotobosque (área de un bosque que crece más cerca del suelo por debajo del dosel vegetal), y la presencia de una capa herbácea continua o discontinua en el piso.

Estos bosques presentan una distribución dispersa en el Perú, conformados por fragmentos de tamaño variable, distribuidos a lo largo del país, desde el nor-occidente colindante con Ecuador hasta el sur-oriente fronterizo con Bolivia.

La familia de las palmeras cuenta con 149 especies en el Perú, 14 de aquellas representadas en cinco ecosistemas de Bosques Tropicales Estacionalmente Secos y/o sus márgenes sub-húmedas, incluyendo a 4 especies (de los géneros *Aiphanes* y *Ceroxylon*) restringidas a estas formaciones (Tabla 1).

En la eco-región tumbesina, el Bosque Estacionalmente Seco Premontano, entre 400 y 700 msnm, posee una sola especie de palmeras,

## 7 Del bosque húmedo al bosque seco: adaptabilidad de las palmeras al cambio climático

Grupo geográfico	Ecosistema	Altitud	Palmeras	Otras especies representativas
Tumbesino	pre-montano	400-700 msnm	<i>Aiphanes eggersii</i>	<i>Cavanillesia platanifolia</i> <i>Ceiba trischistandra</i> <i>Cochlospermum vitifolium</i>
	montano	700-1000 msnm	<i>Chamaedorea linearis</i>	<i>Eriotheca ruizii</i> <i>Centrolobium ochroxylum</i>
Marañón	andino	1500-2100 msnm	<i>Ceroxylon peruvianum</i> <i>Chamaedorea linearis</i> <i>Chamaedorea pinnatifrons</i>	<i>Escallonia pendula</i> <i>Ochroma pyramidale</i> <i>Persea caerulea</i> <i>Turpinia occidentalis</i> <i>Styloceras laurifolium</i>
Huallaga	inter-andino	300-600 msnm	<i>Aiphanes horrida</i> <i>Astrocaryum faranae</i> <i>Attalea moorei</i> <i>Phytelephas macrocarpa</i> <i>Syagrus sancona</i>	<i>Brosimum alicastrum</i> <i>Guazuma crinita</i> <i>Manilkara bidentata</i> <i>Parkia spp.</i> <i>Piptadeniacolubrina</i>
Perú central	inter-andino	400-1350 msnm	<i>Aiphanes horrida</i> <i>Attalea weberbaueri</i> <i>Bactris gasipaes</i> var. <i>chichagui</i> <i>Chamaedorea angustisecta</i> <i>Chamaedorea fragrans</i> <i>Syagrus sancona</i>	
Sandia	andino	1500-2100 msnm	<i>Ceroxylon pityrophyllum</i>	

Tabla 1: Las palmeras en los bosques tropicales estacionalmente secos y sub-húmedos de Perú, y principales especies leñosas asociadas.

## 7 Del bosque húmedo al bosque seco: adaptabilidad de las palmeras al cambio climático

la cual es endémica, *Aiphanes eggertii*, y por encima de 700 msnm, el Bosque Montano Sub-húmedo de los Cerros de Amotape es caracterizado por la presencia de otra palmera, con amplia distribución en los Andes, *Chamaedorea linearis* [9].

El Bosque Inter-andino Sub-húmedo del valle del Río Marañón y de sus afluentes como el Utcubamba, es un ecosistema muy interesante, formando una franja alrededor de 1 300 - 2 100 msnm, entre el Bosque Estacionalmente Seco dominado por cactáceas, y el Bosque Nublado Andino. Esta sucesión rápida de ecosistemas contrastados a medida que aumenta la altitud, se debe al efecto de "sombra de lluvia" (cuando las montañas cercanas bloquean las nubes), característico de los valles inter-andinos. Una especie de palmeras, *Ceroxylon peruvianum*, es endémica del Perú y restringida al Bosque Sub-húmedo del valle del Río Marañón.

A un nivel altitudinal inferior (400 - 1 200 msnm), el Bosque Estacionalmente Seco Tropical del Huallaga Central y de los valles inter-andinos del Perú Central es propicio para el desarrollo de especies de palmeras endémicas como *Attalea moorei* y *Aiphanes weberbaueri*, así como de especies con más amplia distribución en este tipo de ecosistemas desde Bolivia hasta Colombia, como es el caso de *Syagrus sancona* y *Aiphanes horrida*.

Finalmente, en el extremo sur del país, el Bosque Sub-andino Estacionalmente Seco del Alto Tambopata y Alto Iñambari representa el último

alcance de un ecosistema ampliamente distribuido en los Andes bolivianos, caracterizado por otra palmera endémica de esta formación, *Ceroxylon pityrophyllum*.

### Historia evolutiva de las palmeras en los BTES del Perú

La distribución de las especies de palmeras en los bosques secos del Perú muestra dos patrones notorios, según se trate de géneros de origen andino o de la periferia amazónica. El género *Aiphanes*, tiene un origen en el bosque nublado andino, a partir del cual se individualizó, hace unos 15 millones de años, un linaje adaptándose a ambientes más secos y cálidos, resultando en las especies *Aiphanes eggertii* y *Aiphanes horrida* [10]. El género *Ceroxylon* tiene un origen en el oroclino (curva en una cadena de montañas) andino central en Bolivia hace unos 12 millones de años y, desde ahí, se dio una dinámica de dispersión y diversificación hacia el norte, produciendo nuevas especies adaptadas a climas andinos húmedos o relativamente secos [11]. En cambio, los géneros *Syagrus* y *Attalea* se diversificaron esencialmente en las sabanas al sur de la Amazonía (Brasil, Bolivia, Paraguay) durante el Mioceno (23 a 5 millones de años atrás) [5], y la presencia de algunas especies de estos géneros en los bosques secos del Perú representa el último alcance de estas radiaciones, posiblemente a favor de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno (2,59 millones de años atrás hasta aproximadamente 10 000 años a.C), que han podido favorecer la entrada de especies de bosque seco en el dominio del bosque amazónico y sub-andino [8].



## 7 Del bosque húmedo al bosque seco: adaptabilidad de las palmeras al cambio climático



Foto 2: *Ceroxylon peruvianum* es una especie endémica del bosque sub-húmedo montano en Cajamarca y Amazonas, el cual forma una estrecha franja de transición entre el bosque seco y el bosque nublado. Foto: © Santa Cruz, Lázaro.

## CONCLUSIÓN

El ejemplo de las palmeras demuestra la adaptabilidad de las plantas a los cambios climáticos pasados. Sin embargo esta habilidad necesita tiempo, visto que el cambio de nicho y la diversificación en ecosistemas secos en Perú empezó en el Mioceno medio, hace 10-15 millones de años. Además, el cambio de nicho no es una transición fácil, y solo tres entre 13 linajes de palmeras tuvieron la capacidad de pasar del bosque húmedo a ecosistemas secos en América del Sur. De una manera general, se considera que el conservatismo de nicho, más que el cambio, explica la dinámica ecológica de las plantas [12]. Este patrón evolutivo sugiere poca flexibilidad para responder a cambios rápidos, tanto en el clima como en la vegetación. A parte, los bosques secos del Perú son sometidos a fuertes presiones humanas, incluyendo a deforestación, incendios, pastoreo, y su superficie se ha reducido considerablemente. Muchas especies son afectadas por estas alteraciones y no tienen tamaños poblacionales ni tampoco dinámicas de reproducción que aseguren su supervivencia y continua adaptación a largo plazo. Algunas especies en cambio aprovechan de estas perturbaciones y pueden volverse invasivas, resultando en una agresión adicional sobre las especies poco dinámicas. Estos efectos no están limitados al bosque seco, pero son agudizados en estos ecosistemas aislados y fragmentados. Además, el bosque seco constituye una barrera verde frente al avance del desierto de Sechura en el nor-occidente del Perú y por esta razón tiene un papel ecológico crítico en esta región, mereciendo una atención particular en cuanto a su conservación.

## REFERENCIAS

- 1 - Bremer, K. 2000. Early Cretaceous lineages of Monocots flowering plants. *PNAS* 97: 4707–4711.
- 2 - Couvreur, T. L. P., Forest & W.J. Baker. 2011. Origin and global diversification patterns of tropical rain forests: inferences from a complete genus-level phylogeny of palms. *BMC Biology* 9: 44.
- 3 - Ackerly D. 2009. Conservatism and diversification of plant functional traits: evolutionary rates vs phylogenetic signal. *PNAS* 106: 19699–19706.
- 4 - Bacon C.D., Baker W.J., Simmons M.P. 2012. Miocene dispersal drives island radiation in the palm tribe Trachycarpeae (Arecaceae). *Systematic Biology* 61: 426-442.
- 5 - Meerow A.W., Noblick L., Borrone J.W., Couvreur T.L.P., Mauro-Herrera M., Hahn W.J., Kuhn D.N., Nakamura K., Oleas N.H., Schnell R.J. 2009. Phylogenetic analysis of seven WRKY genes across the palm subtribe Attaleinae (Arecaceae) identifies *Syagrus* as sister group of the coconut. *PLoS ONE* 4(10): e7353. doi:10.1371/journal.pone.0007353.
- 6 - Thomas R., De Franceschi D. 2012. First evidence of fossil Cryosophileae (Arecaceae) outside the Americas (early Oligocene and late Miocene of France): Anatomy, palaeobiogeography and evolutionary implications. *Review of Palaeobotany and Palynology* 171: 27-39.
- 7 - Baker W.J., Couvreur T.L.P. 2013. Global biogeography and diversification of palms sheds light on the evolution of tropical lineages. II. Diversification history and origin of regional assemblages. *Journal of Biogeography* 40: 286-298.
- 8 - Pennington R.T., Lavin M., Prado D.E., Pendry C.A., Pell S.K., Butterworth C.A. 2004. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences* 359: 515-538.
- 9 - Pintaud J.-C., Millán B. 2004. Notes on *Chamaedorea* in Peru. *Palms* 48: 167-174.
- 10 - Eiserhardt W., Pintaud J.-C., Asmussen-Lange C.B., Hahn W.J., Bernal R., Balslev H., Borchsenius F. 2011. Phylogeny and divergence times of Bactridinae (Arecaceae), based on plastid and nuclear DNA sequences. *Taxon* 60: 485-498.

## 7 Del bosque húmedo al bosque seco: adaptabilidad de las palmeras al cambio climático

11 - Trénel P, Gustafsson M.H.G., Baker W.J., Asmussen-Lange C.B., Dransfield J., Borchsenius F. 2007. Mid-Tertiary dispersal, not Gondwanan vicariance explains distribution patterns in the wax palm subfamily (Ceroxyloideae: Arecaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 272-288.

12-Donoghue M.J. 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *PNAS* 105: 11549-11555.