



Efecto del cambio climático sobre las interacciones planta-animal y sus consecuencias sobre los ecosistemas

María Alejandra Maglianesi Sandoz*
Gabriela Jones Román**

Recibido: 02-07-2015 Aceptado: 04-08-2015

RESUMEN

Las comunidades ecológicas están organizadas en redes complejas de interacción donde las especies se relacionan unas con otras a través de diferentes tipos de interacciones. Las interacciones mutuamente benéficas entre plantas y sus polinizadores y dispersores de semillas tienen una gran influencia en la dinámica de la comunidad y han contribuido a generar la biodiversidad sobre la Tierra. Además, las interacciones mutualistas planta-animal son claves en proveer funciones y servicios ecosistémicos. El cambio climático es una amenaza significativa para las especies y sus interacciones en las comunidades ecológicas, con el potencial de modificar funciones y servicios ecosistémicos claves como la polinización y la dispersión de semillas. Las interacciones mutualistas son especialmente vulnerables a ser afectadas por el cambio climático debido a su alta sensibilidad al desacople fenológico si las especies que interactúan no responden de manera similar a los cambios ambientales. En interacciones planta-polinizador y planta-dispersor de semilla, el desacople fenológico puede afectar a las plantas causando una reproducción reducida, mientras que los polinizadores y dispersores de semilla se ven afectados por una menor disponibilidad de alimento. La declinación de polinizadores y dispersores de semilla puede conducir a la pérdida de interacciones en las comunidades, lo cual puede a su vez conducir al colapso de las funciones y servicios ecosistémicos que mantienen. Estas consecuencias podrían ser particularmente severas en los trópicos, donde existe una alta dependencia de la polinización y dispersión de semilla por medio de animales.

Palabras clave: Cambio climático, Funciones ecosistémicas, Interacciones planta-animal, Mutualismo, Servicios ecosistémicos.

ABSTRACT

Ecological communities are organized in complex ecological networks where species relate to each other through different types of interactions. The mutually beneficial interactions between plants and their animal pollinators and seed dispersers can contribute to generate and maintain species diversity within communities and ecosystems. In addition, plant-animal mutualistic interactions are crucial in providing ecosystem functions and services. Climate change is a significant threat to species and their interactions in ecological communities, with the potential to modify key ecosystem functions and services, such as pollination and seed dispersal. Mutualistic interactions may be especially vulnerable to climate change because of the high sensitivity to phenological mismatch if the interacting species do not respond similarly to environmental changes. In plant-pollinator and plant-seed dispersal interactions, phenological mismatch may affect plants by reduced reproduction, while pollinators and seed dispersers experience reduced food availability. Pollinator and seed disperser declines may ultimately lead to the

* Escuela de Ciencias Exactas y Naturales, Vicerrectoría de Investigación, Universidad Estatal a Distancia. mmaglianesi@uned.ac.cr

** Escuela de Ciencias Exactas y Naturales/Laboratorio de Ecología Urbana. Universidad Estatal a Distancia. gjones@uned.ac.cr

disruption of plant communities, which in turn leads to the collapse of the ecosystem functions and services they maintain. These consequences may be particularly severe in the tropics, where dependence on animal pollination is higher than in temperate regions.

Key words: Climate change, Ecosystem functions, Plant-animal interactions, Mutualism, Ecosystem services.

INTRODUCCIÓN

Prácticamente ningún organismo es capaz de sobrevivir y reproducirse sin interactuar con otros organismos, ya sean de su misma especie o de especies diferentes. Por lo tanto, los seres vivos no son entidades aisladas, sino que interactúan unos con otros formando redes ecológicas de alta complejidad. Las interacciones bióticas entre especies diferentes pueden clasificarse en dos tipos generales: antagónicas y mutualistas. Las interacciones antagónicas son relaciones entre organismos donde uno se beneficia y el otro se perjudica, como por ejemplo las relaciones depredador-presa, donde el depredador obtiene materia y energía de su presa (Figura 1). Los mutualismos en cambio, son un tipo de interacción donde ambas especies se ven mutuamente beneficiadas (Bascompte & Jordano, 2014), como por

ejemplo las interacciones planta-dispersores de semillas y planta-polinizador (Figura 2).

Las interacciones depredador-presa más clásicas tienen una dirección lineal ya que normalmente una de las especies se ve beneficiada y la otra perjudicada, este es el caso de los carnívoros que al cazar diversas presas (por ejemplo herbívoros) mantienen sus poblaciones saludables, otros organismos invertebrados y vertebrados mantienen controladas las poblaciones de organismos plagas de cultivos o que son perjudiciales para la salud humana. No obstante, otro tipo de interacciones inicialmente consideradas unidireccionales resultan ser más complejas como es el caso de la granivoría (animales que se alimentan de semillas) por parte de mamíferos, aves u hormigas. Lo interesante de este caso es que algunas de estas especies animales que buscan semillas para alimentarse pueden, de forma secundaria, contribuir con su dispersión ya que al almacenarlas, sea enterrándolas en el suelo, bajo la hojarasca o en oquedades (para luego consumirlas) suelen “olvidarlas” favoreciendo de esta forma que estas semillas puedan germinar. De esta manera, muchos



Figura 1. Las especies depredadoras contribuyen a regular las poblaciones de organismos, tal es el caso de aves insectívoras que consumen tanto larvas como insectos adultos. Fotos: María Alejandra Maglianesi.



Figura 2. Las interacciones planta-dispersor de semilla (A) y planta-polinizador (B) son ejemplos de relaciones mutualistas entre organismos en donde dos especies se benefician mutuamente. Como consecuencia de estas interacciones los animales proveen importantes funciones y servicios en los ecosistemas.
Fotos: María Alejandra Maglianesi.

granívoros son tanto depredadores como dispersores de semillas (Hulme & Benkman, 2002).

En las interacciones planta-dispersor de semilla, la planta aumenta la probabilidad de supervivencia al ser su semilla transportada más allá de la planta madre, ya que reduce la posibilidad de morir por el ataque de patógenos, la competencia con otros individuos de su misma especie o el encuentro por parte de un herbívoro debido a las altas concentraciones de semillas/plántulas que podrían encontrarse bajo la planta madre (Howe & Smallwood, 1982; Herrera, 2002). Este tipo de mutualismo suele ser mediado por aves, mamíferos, reptiles y hormigas (conocidos como dispersores secundarios) quienes a su vez se ven beneficiados debido a que el fruto que contiene las semillas se convierte en una “recompensa” nutritiva para el agente dispersor. En otros casos, no es el fruto el que ofrece la recompensa sino la semilla, que posee algún tipo de apéndice nutritivo rico en lípidos. Este es el caso de los eleosomas (Figura 3), unos apéndices blancos o amarillos que contienen algunas semillas que son comidas de forma selectiva por ciertas especies de hormigas sin infringir ningún daño a las semillas (Gómez & Espadaler, 1998).

En las interacciones planta-polinizador, la planta se beneficia al ser visitada por un organismo que actúa como agente polinizador, es decir, que se

encarga de transportar polen hasta otra flor para fertilizarla, contribuyendo por lo tanto con su reproducción. A su vez, los polinizadores obtienen de la flor su alimento como néctar en el caso de los colibríes y murciélagos o polen en el caso de las abejas (Inouye & Pyke, 1988).

A pesar de conocerse claramente la importancia de las interacciones entre diversos organismos, no está del todo claro cuáles serían los efectos en las cadenas tróficas al modificarse estas interacciones. Cada uno de sus componentes es importante, inclusive algunas especies que operan de forma indirecta actúan de manera sinérgica para incrementar la persistencia de interacciones de estas redes, haciendo más compleja la predicción de lo que podría ocurrir si alguna de las especies que actúan de forma indirecta llegara a faltar. Lo que sí está claro es que actualmente la diversidad global de especies está declinando a una velocidad sin precedentes, revelando que la pérdida de especies y la consecuente alteración de las redes de interacción podría tener efectos impredecibles en relación a la estabilidad y persistencia de las comunidades (Hammill *et al.*, 2015).

El cambio climático mediante el incremento de las temperaturas podría favorecer las extinciones locales de especies, cambiar la tasa de invasiones, reducir las posibilidades de recuperación de

las especies que interactúan en las redes de interacción e impedir que las especies puedan reintroducirse en las comunidades (Seifert *et al.*, 2015).

Funciones y servicios que proveen los organismos

Las interacciones entre organismos contribuyen con el mantenimiento de las funciones y servicios de los ecosistemas (Bronstein, 2008). Las funciones ecosistémicas son todos aquellos procesos biológicos, geoquímicos y físicos que tienen lugar dentro de un ecosistema. El mantenimiento de las funciones ecosistémicas es fundamental para conservar a su vez la capacidad de una región para proveer servicios ecosistémicos. Se considera como servicios ecosistémicos, todos aquellos beneficios que las sociedades humanas obtienen de los ecosistemas. Estos beneficios pueden ser de dos tipos: directos e indirectos. Entre los directos se encuentran la producción de materiales, agua y alimentos (servicios productivos) o la regulación de ciclos como las inundaciones, degradación de los suelos, desecación y salinización, control de plagas y enfermedades (servicios de regulación). A su vez, existen servicios de protección como a los suelos contra la erosión,

conservación de la humedad y la constitución de hábitat natural para los seres vivos (Figura 4).

Los beneficios indirectos se relacionan con el funcionamiento de procesos del ecosistema que genera los servicios directos, como por ejemplo, el proceso de fotosíntesis así como la formación y almacenamiento de materia orgánica, el ciclo de nutrientes, la formación y asimilación del suelo y la neutralización de desechos tóxicos. Los ecosistemas también ofrecen beneficios intangibles, como los valores estéticos, culturales y espirituales (Figura 5) o las oportunidades de recreación (servicios culturales). Existe por lo tanto, una amplia gama de servicios que proveen los ecosistemas a las sociedades humanas, algunos de los cuales benefician a las poblaciones de manera directa y otros de manera indirecta.

Globalmente, los animales proveen servicios de polinización a aproximadamente el 75% de las especies de cultivo y contribuyen con la reproducción de hasta un 78% y un 94% de las plantas con flores en ecosistemas templados y tropicales, respectivamente (Ollerton *et al.*, 2011; Vanbergen, 2013). En el caso de los bosques húmedos neotropicales más del 50% de las plantas son dispersadas por animales frugívoros (Howe & Smallwood, 1982) y más de un 80% de los árboles requieren de vertebrados para su dispersión (Herrera, 2002).

Importancia de las interacciones planta-animal

La biodiversidad puede ser visualizada como el resultado del número de especies que habitan en el planeta, las funciones y el rol ecológico de cada una de ellas, las interacciones entre las diversas especies, la estructura de las redes que

Figura 3. Las hormigas actúan como dispersores secundarios al transportar semillas que han sido liberadas por dispersores primarios (por ejemplo aves) a otros sitios que pueden estar más alejados aún de la planta madre que originó tales semillas, favoreciendo por tanto la supervivencia de las plántulas. Foto: María Alejandra Maglianesi.



conforman y los mecanismos evolutivos que resultan de la interacción de todo este engranaje (Price, 2002). A nivel de comunidad se han descrito diversos ejemplos de la naturaleza expansiva de las interacciones, tal es el caso de los bosques del neotrópico costarricense, donde Gilbert (1980) describe la estructura de la red de interacción planta-animal basada en especies de plantas con similitudes químico-ecológicas y grupos similares de herbívoros y mutualistas. Entre los polinizadores de estas plantas destacan abejas, polillas, aves y murciélagos y entre los dispersores hay aves, murciélagos y hormigas. Las hormigas que visitan los nectarios extraflorales, actúan como “guardaespaldas” para las plantas (Figura 6). Este mismo autor menciona a las plantas como mutualistas claves que proveen soporte a grandes y complejos “enlaces móviles” entre ellos los insectos, aves y murciélagos. Otro caso de interacciones complejas ocurre en la Estación Biológica La Selva, donde el árbol *Casearia corymbosa* (Salicaceae) provee de alimento a 22 especies de aves frugívoras, mientras que diversas especies de *Heliconia* (Figura 7) brindan néctar a la mayoría de colibríes de este bosque (Price, 2002).

La ausencia de movimiento de las plantas adultas ha generado la necesidad del “traslado” hacia sitios más favorables en términos de recursos. De esta manera la necesidad de moverse ha sido asociada con el proceso reproductivo generándose diversos mecanismos para usar a los animales como vectores de su polen y semillas, dando esto como resultado, la enorme diversificación y éxito ecológico de las plantas con flores (Herrera, 2002). Se considera que la co-evolución entre

plantas y sus polinizadores ha contribuido considerablemente con la gran diversidad de este grupo de plantas, las cuales representan aproximadamente 300 000 especies en la actualidad (Van der Niet *et al.*, 2014). Así, la interdependencia que se presenta entre los organismos que mantienen interacciones mutualistas, contribuye a generar y mantener la diversidad de especies en las comunidades ecológicas (Terborgh *et al.*, 2002; Bronstein, 2008; Bastolla, *et al.*, 2009).

Efecto del cambio climático sobre las interacciones planta-animal

El cambio climático representa una amenaza para las especies y sus interacciones en las comunidades ecológicas con el potencial de afectar las funciones fundamentales que proveen los organismos a los ecosistemas, como dispersión de semillas y polinización (Tylianakis *et al.*, 2008; Burkle *et al.*, 2013). Las interacciones mutualistas son particularmente vulnerables al cambio climático debido a la posibilidad de que se presente un desacople en la actividad de las especies que interactúan si éstas no responden de manera similar a los cambios ambientales (Visser & Both, 2005). Este fenómeno recibe el nombre de desacople fenológico y consiste generalmente, en un adelanto en la actividad de las especies que interactúan de

Figura 4. Los ecosistemas naturales brindan innumerables funciones y servicios ecosistémicos como por ejemplo la producción de oxígeno, agua y materiales para el ser humano, además de constituir hábitat para una gran variedad de especies. Fotos: María Alejandra Maglianesi.





Figura 5. La belleza escénica es uno de los servicios que los ecosistemas proveen a las sociedades humanas, ofreciendo valores estéticos, culturales y espirituales. Fotos: (A) Gabriela Jones; (B) María Alejandra Maglianesi.

tal forma que las especies ya no co-ocurren temporalmente. Así por ejemplo, algunas plantas florecen anticipadamente, algunas especies de insectos emergen también de manera anticipada y ciertas especies de aves migratorias retornan a sus áreas de reproducción más tempranamente en el año. Como consecuencia del desacople fenológico, las especies podrían verse afectadas en su supervivencia, su reproducción o en ambas. En las interacciones de polinización por ejemplo, el desacople fenológico podría reducir la fertilización y reproducción de las plantas por falta de polinizadores con una disminución en sus poblaciones, mientras que los polinizadores podrían enfrentarse a una escasez de recursos alimenticios si las plantas que utilizan regularmente no se encuentran en floración (Kjøhl *et al.*, 2011).

Actualmente, están aumentando las evidencias que relacionan los cambios en la frecuencia y la

severidad de eventos climáticos extremos con cambios en la fenología de floración, la producción de néctar y polen, así como la producción de frutos en especies de árboles de los bosques subtropicales y tropicales (Butt *et al.*, 2015). En el caso de las relaciones mutualistas, por ejemplo, se ha encontrado que la fenología y la productividad de las plantas se ve modificada por el momento en que inician las lluvias, la duración de los períodos de lluvia o sequía (Ramírez & Kallarackal, 2015) y la cantidad de precipitación recibida en un determinado momento (Hänel & Tielbörger, 2015), situaciones que podrían incidir en variaciones en la producción de frutos. La baja productividad de una determinada especie de planta podría no sopesar por parte de las especies dispersoras la presión natural de depredación y esto podría desbalancear la relación mutualista. Se ha demostrado, para *Quercus suber*

Figura 6. La relación mutualista que se da entre los árboles del género *Acacia* y las hormigas en el bosque seco de Guanacaste es ampliamente conocida. Las hormigas obtienen una sustancia azucarada producida por nectarios extraflorales a la vez que actúan de “guardaespalda” protegiendo a los árboles con agresivos ataques ante cualquier intento de los herbívoros por alimentarse de las hojas de las acacias. Fotos: (A) Gabriela Jones; (B) María Alejandra Maglianesi.



(Fagaceae) que ante una sobreproducción de bellotas, los insectos depredadores se ven saciados (Pérez-Ramos *et al.*, 2014) y esto, en consecuencia, induce a la disponibilidad de semillas para especies granívoras y dispersoras. Otro aspecto de la variabilidad climática que podría contribuir con un desbalance en la dispersión de semillas tiene que ver con su viabilidad, ya que se ha encontrado ante situaciones de estrés hídrico, un aumento de embriones abortados (Ayari & Khouja, 2014). Se ha visto para diferentes especies de plantas que los dispersores rechazan las semillas inviables y suelen dispersar sólo aquellas semillas que poseen embriones sanos. Por tanto, la efectiva dispersión de semillas de una determinada especie de planta está en función también de la viabilidad de sus propágulos.

De esta manera, una productividad de frutos deficiente, en conjunto con un aumento en la depredación de semillas y una disminución en la viabilidad de las mismas influye directamente en el servicio de dispersión de semillas y en consecuencia, podría alterar la composición y estructura de los ecosistemas de mediano a largo plazo.

Por otra parte, el incremento de temperatura que se ha venido dando en las últimas décadas como consecuencia del cambio climático, también está afectando la distribución espacial de algunas especies. Especialmente en ecosistemas de montaña, donde se espera que los efectos del

cambio climático sean particularmente severos, se han encontrado evidencias de que ciertas especies de polinizadores se están desplazando a mayores altitudes (Fogden & Fogden, 2005). En este caso, ocurre un desacople espacial debido a que plantas y polinizadores ya no co-ocurren en las mismas áreas. Existen numerosos estudios demostrando que el desacople fenológico y espacial están ocurriendo y que se deben a las alteraciones inducidas por el cambio climático (Parmesan & Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Dunn, 2004; Bartomeus *et al.*, 2011). El desacople espacial al igual que el fenológico puede traer como consecuencia, reducciones en las poblaciones de organismos con una disminución en las funciones y servicios que proveen.

En el caso de los dispersores de semillas, el principal enfoque que parece prevalecer en cuanto a la afectación de los organismos que brindan este servicio ecológico, tiene que ver con la reducción o extinción de sus poblaciones. Esta situación podría ser más crítica para las poblaciones

Figura 7. Las platanillas son plantas herbáceas del género *Heliconia* que presentan un gran despliegue de tamaño y color. Estas plantas, muy abundantes en los estratos inferiores de los bosques neotropicales, constituyen el alimento principal para muchas especies de colibríes, quienes las visitan constantemente para obtener el abundante néctar de sus flores.



de vertebrados para las cuales ya se conoce una afectación por otro tipo de perturbaciones, entre ellas la pérdida de hábitat y la cacería.

Adicionalmente, las poblaciones de dispersores que podrían ser más vulnerables al cambio climático son aquellas que habitan los ecosistemas de mayor riesgo de afectación por este fenómeno (que produce principalmente modificaciones en la temperatura o el régimen hídrico) tales como los ecosistemas de montaña y el ecosistema de bosque tropical seco. A pesar que el nivel de importancia de los vertebrados dispersores de semillas en este tipo de ecosistemas es menor a lo que ocurre en bosques húmedos tropicales es importante dirigir esfuerzos hacia un mayor conocimiento de este servicio en ese tipo de ecosistemas ya que por ejemplo, en estadios tardíos de la sucesión del bosque tropical seco, la relevancia de las especies dispersoras (aves y mamíferos) aumenta ya que incrementa la cantidad de especies de árboles que dependen de fauna para su dispersión (Hilje *et al.*, 2015).

Consecuencias

Debido a las alteraciones inducidas por el cambio climático, una variedad de especies que interactúan se encuentran actualmente en disminución, lo cual tiene importantes repercusiones para los ecosistemas. Así por ejemplo, se ha

estimado que las colonias de abejas han disminuido aproximadamente en un 25% en Estados Unidos, desde la década de los noventa y globalmente cerca de 200 especies de vertebrados polinizadores podrían estar próximos a la extinción (Allen-Wardell *et al.*, 1998). La declinación de las poblaciones de organismos polinizadores en todas partes del mundo y las repercusiones que ello pueda tener sobre los servicios que brindan, es causa de una gran preocupación debido a la reducción en la productividad en ecosistemas agrícolas y a la pérdida de biodiversidad en ecosistemas naturales (Buchmann & Nabhan, 1996; Kevan & Viana, 2003).

La dispersión de semillas podría verse principalmente afectada por la reducción o extinción de agentes dispersores, la baja disponibilidad de semillas viables y condiciones ambientales desfavorables para el establecimiento de las semillas una vez que son transportadas por los agentes

Figure 8. En el ecosistema de páramo, los roedores son considerados los principales depredadores de semillas pero también podrían actuar como importantes dispersores de éstas. Foto: María Alejandra Maglianesi.



dispersores. Esto en consecuencia afectaría en algún momento la regeneración de los bosques y la diversidad de plantas.

Es necesario ahondar más en el papel que están jugando otros gremios o agentes dispersores (por ejemplo, mamíferos y reptiles) en el proceso, ya que la mayoría de los estudios están sesgados hacia las aves. Se conoce poco, por ejemplo, del papel cuantitativo que juegan mamíferos “carnívoros” terrestres (por ejemplo canidos y mustélidos) como dispersores de semillas en áreas poco alteradas donde aún estos grupos no han sido extirpados (Herrera, 2002). Este podría ser el caso de los ecosistemas de alta montaña, sitios en los que los resultados de los estudios han dado un papel preponderante a las aves en este proceso ecológico (Barrantes, 2005). En el páramo costarricense se menciona a los roedores como los principales depredadores de semillas, no obstante también podrían estar dispersando semillas, como ocurre con diversas especies de roedores en bosques húmedos de bajura (Figura 8). Igual de interesante sería conocer si a raíz de las modificaciones en las condiciones de humedad y temperatura asociadas al cambio climático ocurre de mediano a largo plazo, una ampliación de la distribución de especies (como es el caso de palomas y hormigas) que puedan estar depredando/dispersando semillas en los límites de los ecosistemas de alta montaña.

CONCLUSIONES

La mayoría de los organismos interactúan unos con otros dando lugar a sistemas complejos que conforman la biodiversidad. Las interacciones mutualistas como las que se dan en los sistemas planta-polinizador y planta-dispersor de semilla son especialmente importantes ya que contribuyen a generar y mantener la diversidad de especies en los ecosistemas. A su vez, en dichas interacciones los organismos proveen funciones y servicios ecosistémicos claves para el mantenimiento y la estabilidad de los ecosistemas naturales y para las sociedades humanas. El cambio climático constituye actualmente uno de los retos más importantes a los cuales nos enfrentamos, ya que afecta a las especies y sus interacciones y consecuentemente, amenaza con una

reducción en las funciones y servicios que brindan los organismos.

REFERENCIAS

- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P. A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, C. E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellín, R., Medellín-Morales, S., Nabhan, G. P., Pavlik, B., Tepedino, V., Torchio, P., Walker, S. (1998). The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*, 12:8-17.
- Ayari, A. & Khouja, M. L. (2014). Ecophysiological variables influencing Aleppo pine seed and cone production: a review. *Tree Physiology* 34, 426-437 doi:10.1093/treephys/tpu022.
- Barrantes, G. (2005). Aves de los páramos de Costa Rica. En M. Kappelle and Horn, S. P. (Eds.), *Páramos de Costa Rica* (pp. 521-532). Editorial INBio, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Bartomeus, I., Ascher, J. S., Wagner, D., Danforth, B. N., Colla, S. R., S. Kornbluth, and R. Winfree (2011). Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 108:20645-20649.
- Bascompte, J. and Jordano, P. (2014). *Mutualistic Networks. Monographs in Population Biology Series*, N° 53. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Bastolla, U., Fortuna, M., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B. and Bascompte, J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458:1018-1020.
- Bronstein, J. L. (2008). Mutualism, diversity, and diversification. *Smithsonian Botanical Symposium. Botany Profile. The plant press. Department of Botany and the U.S. National Herbarium.*
- Buchmann, S. L. and Nabhan, G. P. (1996). *The forgotten pollinators.* Island Press, Washington, DC, USA.
- Kevan, P. G., and Viana, B. F. (2003). The global decline of pollination services. *Conservation Ecology*, 4:3-8.
- Burkle, L. A., Marlin, J. C. and Knight, T. M. (2013). Plant-pollinator interactions over 120 years: loss of species, co-occurrence, and function. *Science*, 339:1611-1615.
- Butt, N., Seabrook, L., Maron, M., Law, B. S, Dawson, T. P., Syktus, J. and McAlpine, C. A. (2015).

- Cascading effects of climate extremes on vertebrate fauna through changes to low latitude tree flowering and fruiting phenology. *Global Change Biology*. doi: 10.1111/gcb.12869
- Dunn, P. (2004). Breeding dates and reproductive performance. *Advances in Ecological Research*, 35:67-86.
- Fogden, M. and Fodgen, P. (2005). Hummingbirds of Costa Rica. Zona Tropical, Miami. USA.
- Gilbert, L. E. (1980). Food web organization and the conservations of neotropical diversity. In: Soulé, M.E. and Wilcox, B. A. (Eds.) *Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective*, pp 11-33. Sinauer, Sunderland, U.K.
- Gómez, C. and Espadaler, X. (1998). Myrmecochorous dispersal distances: a world survey. *Journal of Biogeography*, 25:573-580, doi: 10.1046/j.1365-2699.1998.2530573.x
- Hänel, S. and Tielbörger, K. (2015). Phenotypic response of plants to simulated climate change in a long-term rain-manipulation experiment: a multi-species study. *Oecologia*, 177:1015-1024.
- Hammill, E., Kratina, P., Vos, M., Petchey, O. L. and Anholt, B. R. (2015). Food web persistence is enhanced by non-trophic interactions. *Oecologia*, 178:549-556. doi 10.1007/s00442-015-3244-3
- Herrera, C. M., (2002). Seed dispersal by vertebrates. In: Herrera, C.M. and Pellmyr, O. (Eds.), *Plant-Animal Interactions. An Evolutionary Approach*. pp. 132-154. Blackwell Science, England.
- Hilje, B., Calvo-Alvarado, J., Jiménez-Rodríguez, S. and Sánchez-Azofeifa, A. (2015). Tree species composition, breeding systems, and pollination and dispersal syndromes in three forest successional stages in a tropical dry forest in Mesoamerica. *Tropical Conservation Science*, 8:76-94.
- Howe, H. F. and Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 13:201-228.
- Hulme, P. E. and Benkman, C. W. (2002). Granivory. In: Herrera, C. M. and Pellmyr, O. (Eds.), *Plant-Animal Interactions. An Evolutionary Approach*. pp. 185-208. Blackwell Science, England.
- Inouye, D. W. and Pyke, G. H. (1988). Pollination biology in the Snowy Mountains of Australia: comparisons with montane Colorado, U.S.A. *Australian Journal of Ecology*, 13:191-205.
- Kjøhl, M., Nielsen, A. and Stenseth, N. C. (2011). Potential effects of climate change on crop pollination. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Ollerton, J., Winfree, R. and Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120:321-326.
- Parmesan, C. and Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421:37-42.
- Pérez-Ramos, I. M., Aponte, C., García, L. V., Pá-dilla-Díaz, C. M and Marañón, T. (2014). Why is seed production so variable among individuals? A ten-year study with Oaks reveals the importance of soil environment. *PLoS ONE* 9(12): e115371, doi:10.1371/journal.pone.0115371.
- Price, P. W. (2002). Species interactions and the evolution of biodiversity. In: Herrera, C.M. and Pellmyr, O. (Eds.), *Plant-Animal Interactions. An Evolutionary Approach*. pp. 132-154. Blackwell Science, England.
- Ramírez, F. and Kallarackal, J. (2015). Responses of fruit trees to global climate change. Chapter 10: Precipitation. 35-36 p. Springer.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C. and Pounds, J. A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421:57-60.
- Seifert, L. I., Weithoff, G., Gaedke, U. and Vos, M. (2015). Warming induced changes in predation, extinction and invasion in an ectotherm food web. *Oecologia*, 178:485-496. doi 10.1007/s00442-014-3211-4.
- Terborgh, J., Pitman, N., Silman, M. R., Schlichter, H. and Núñez, V. P. (2002). Maintenance of tree diversity in tropical forests. Pages 1-18 in Levey, D. J., et al. (editors). *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* CAB International, Wallingford, UK.
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J. and Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11:1351-1363.
- Van der Niet T., Peakall, R. and Johnson, S. D. (2014). Pollinator-driven ecological speciation in plants: new evidence and future perspectives. *Annals of Botany*, 113:199-211.
- Vanbergen. A. J. (2013). Frontiers in Ecology and the Environment. Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, doi:10.1890/120126
- Visser, M. E. and Both, C. (2005). Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272:2561-2569.