

Herbivoría foliar y autonomía de ramas en *Psychotria carthagenensis* (Rubiaceae)

Valoy, Mariana¹; Mariano Ordano^{1,2*}; Analía Benavídez^{1,2}

¹ Instituto de Ecología, Área Botánica, Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, (T4000JFE) San Miguel de Tucumán, Argentina.

² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

* Autor para Correspondencia: mariano.ordano@gmail.com

► **Resumen** — Valoy, Mariana; Mariano Ordano; Analía Benavídez. 2012. "Herbivoría foliar y autonomía de ramas en *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae)". *Lilloa* 49 (1). El principio de asignación establece que los recursos asignados a la defensa contra los herbívoros comprometen la asignación de recursos a la reproducción. Esta disyuntiva diferirá bajo distintas circunstancias de autonomía en el uso de recursos a nivel intra-planta. Asumiendo autonomía, esperaríamos encontrar mayores niveles de herbivoría en ramas con frutos. Asumiendo autonomía parcial o nula, las plantas resolverían el conflicto transportando asimilados entre ramas. Además, en plantas perennes, la disyuntiva de asignación dependerá de la prevalencia en la portación de frutos por rama en años consecutivos. Evaluamos estas predicciones en una población de *Psychotria carthagenensis*, un arbusto productor de frutos carnosos dispuestos en infrutescencias solitarias en ramas apicales. Los resultados indicaron que la proporción de área foliar removida (pAFR) no difirió entre ramas con frutos (media = 3,4 % ± desvío estándar = 3,5) y sin frutos (3,4 ± 3,7). La prevalencia fue en promedio del 14 %, e independiente de la pAFR por planta. Estos resultados sugieren que: (1) los niveles de herbivoría observados no comprometieron la asignación a la reproducción y/o el uso y transporte de asimilados, (2) la autonomía es parcial o nula a nivel de rama apical. Esto permitiría resolver la disyuntiva entre asignar recursos a la defensa sin comprometer la asignación a la fructificación.

Palabras clave: Asignación, costo de reproducción, interacciones planta-animal, ecología evolutiva.

► **Abstract** — Valoy, Mariana; Mariano Ordano; Analía Benavídez. 2012. "Leaf herbivory and branch autonomy in *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae)". *Lilloa* 49 (1). The principle of allocation establishes that resources assigned to defense against herbivores compromises resource allocation to reproduction. This trade-off will differ under different circumstances of autonomy in the use of resources at intra-plant level. Assuming autonomy, we might expect to find greater levels of herbivory in branches with fruits. Assuming partial or null autonomy, the plants might resolve the conflict transporting assimilates among branches. Also in perennial plants, the allocation trade-off will depend on the prevalence in fruit bearing by a branch in consecutive years. We evaluated these predictions in a population of *Psychotria carthagenensis*, a shrub that produces fleshy fruits arranged in single infrutescences in apical branches. The results indicated that the proportion of leaf area removed (pAFR) did not differ among branches with fruits (average = 3.4% ± standard deviation = 3.5) and without fruits (3.4 ± 3.7). The prevalence was on average 14%, and independent of the pAFR by plant. These results suggest that: (1) the levels of herbivory observed did not compromise allocation to reproduction and/or the use and transportation of assimilates, (2) the autonomy is partial or null at the apical branch level. This might permit resolve the trade-off among allocate resources to defense without compromises allocation to fructification.

Keywords: Allocation, cost of reproduction, plant-animal interaction, evolutionary ecology.

INTRODUCCIÓN

La herbivoría es generalmente considerada perjudicial para las plantas, porque decrece la tasa de asimilación de energía. El proceso produce un desbalance energético entre la demanda reproductiva y la disponibilidad de energía, y consecuentemente impacta sobre la reproducción (Stephenson, 1980; Obeso, 2002; Wang *et al.*, 2008). La producción de defensas anti-herbívoro es costosa, y las plantas asignan parte de sus asimilados, que podrían ser asignados al crecimiento o a la reproducción, para la defensa (Herms & Mattson, 1992; Karban, 2011). En consecuencia, se esperaría que la asignación de recursos a la defensa comprometa la asignación a la reproducción, y viceversa (Levins, 1968; Alpert & Simms, 2002; Lambers *et al.*, 2008).

Como una respuesta a la disyuntiva entre asignación a la defensa y asignación a la reproducción, la selección natural debería promover la evolución de estrategias que permitan resolver el conflicto entre la asignación a la defensa y la asignación a la producción de frutos. A nivel intra-planta, los recursos asignados a la producción de frutos y a la defensa pueden provenir de hojas adyacentes, dependiendo del grado de autonomía en el uso, almacenamiento y transporte de asimilados (Marquis, 1992; García & Ehr-lén, 2002; Sprugel, 2002; Pratt *et al.*, 2005; Kawamura, 2010; Oitate *et al.*, 2011). Algunas especies pueden transportar asimilados entre ramas dañadas por herbívoros y ramas vecinas no dañadas (Obeso, 1998; Maurer & Zedler, 2002; Orians *et al.*, 2002). Por lo tanto, se esperaría que la magnitud de las consecuencias de la disyuntiva entre la asignación a la defensa y la asignación a la reproducción disminuya, y que la respuesta de asignación dependa de la capacidad de autonomía de la rama (Hoch, 2005; de Kroon *et al.*, 2005; Kawamura, 2010).

La hipótesis de autonomía predice que los niveles de herbivoría en las ramas con frutos serán más altos que en las ramas sin frutos, dado que el costo reproductivo reduciría la asignación a la defensa (Obeso,

1997; Marsal *et al.*, 2003; Kawamura, 2010). Por el contrario, si la autonomía es parcial o nula (Sprugel, 2002), las ramas que no son portadoras de frutos pueden compensar parte del costo asumido por las ramas con frutos (Obeso, 1997; Obeso, 2004; Kawamura, 2010). Además, en las plantas perennes, la relación entre el nivel de herbivoría y la condición de portación de frutos dependerá de si la condición de portar frutos de una rama prevalece o no en el tiempo (Obeso, 1997). En consecuencia, cuando la prevalencia en portación de frutos sea baja, esperaríamos que se relacione significativamente con los niveles de herbivoría foliar. Con base en un estudio observacional de campo, en este trabajo evaluamos estas predicciones en *Psychotria carthagenensis*, una planta perenne productora de frutos carnosos. Específicamente, establecimos los siguientes objetivos: (1) estimar y comparar los niveles de herbivoría foliar en ramas con y sin frutos; (2) estimar la prevalencia en portación de frutos por rama; (3) establecer el grado y significancia de la relación entre la prevalencia y los niveles de herbivoría foliar; (4) discutir sobre la relación entre los niveles de herbivoría foliar y la hipótesis de autonomía.

MATERIAL Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo fue desarrollado en el Parque Biológico Sierra de San Javier ($26^{\circ}25' S$, $65^{\circ}23' O$), provincia de Tucumán, Argentina. La caracterización climática del área está descrita en Hunzinger (1995); y la vegetación en Grau & Brown (1998) y Easdale *et al.* (2007). Dentro del Parque, el trabajo se realizó en el Sendero Anta Yacu, una zona de bosque secundario que fuera un sitio de cultivo, con aproximadamente tres décadas de abandono (Rougés & Blake, 2001; Ara-gón & Morales, 2003).

SISTEMA DE ESTUDIO

Psychotria (= *Uragoga*) *carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae), es un arbusto o arbolito, predominante en el sotobosque de ambientes

húmedos hasta los 1400 m snm, desde México hasta la zona del Río de la Plata (Hamilton, 1989). *P. carthagenensis* produce frutos carnosos dispersados por aves.

Los frutos se disponen en infrutescencias solitarias en la punta de una rama apical. La producción de hojas es mayormente estacional, ocurre generalmente en la primavera, al final de la fructificación y antes de la floración, y los brotes o renuevos de futuras hojas nuevas se desarrollan en ramas apicales sin frutos o en ramas apicales que han dejado de producir frutos en la misma temporada. Las ramas portadoras de frutos no producen hojas nuevas durante el período de fructificación. Por lo tanto, al momento de la madurez de los frutos, las ramas portadoras y no portadoras de frutos pueden considerarse como unidades modulares distinguibles a nivel sub-individual.

La producción, identidad y función de metabolitos secundarios en *P. carthagenensis* ha sido poco estudiada. Mediante análisis químico de hojas, Leal & Elisabetsky (1996) no detectaron alcaloides. Lopes *et al.* (2000) reportan la detección de triterpenos (sitosterol y ácido ursólico) e indican que no detectaron alcaloides ni iridoídes. Bertucci *et al.* (2008) detectaron triterpenos/esteroides, flavonoides, terpenos de bajo peso molecular, saponinas, glucósidos, antocianinas y taninos.

Otras características biológicas y de historia de vida, referencias y detalles del sistema de estudio se describen en Hamilton (1985; 1989), Arias & Parrado (1996), Pacheco & Grau (1997), Rougés & Blake (2001), Blendinger & Gianinni (2010), Benavídez (2011), Cardozo (2011), Consolaro (2011) y Faria *et al.* (2012).

MUESTREO DE CAMPO Y MEDICIONES

En Agosto de 2010, al inicio de la maduración de los frutos, se seleccionaron 57 plantas de *P. carthagenensis*. Las plantas se ubican en un área de aproximadamente 12 ha situadas en el interior del bosque. Respecto del tamaño de las plantas y la densidad focal de plantas, se indican a continuación los estimadores observados (promedio

\pm desvío estándar, N = 52 en todos los casos): área basal (medida a 20 cm del suelo) = $12,7 \pm 8,7 \text{ cm}^2$, altura = $2,7 \pm 0,6 \text{ m}$, número de infrutescencias = $39,5 \pm 36,4$, distancia al vecino reproductivo más cercano = $0,74 \pm 0,35 \text{ m}$. En cada planta se colectaron 16 a 30 hojas provenientes de nudos basales de ramas con frutos (N = 4 a 15 hojas) y sin frutos (N = 9 a 15 hojas), dependiendo del número de hojas disponibles por nudo. Las hojas fueron colectadas en un rango de altura de 1 a 2,5 m, y se asume que la variación en herbivoría foliar debido a la altura de colecta es despreciable. Se colectaron solamente hojas basales (de mayor longevidad) con el objeto de controlar el potencial efecto de la edad de la hoja.

Para estimar el área foliar, las hojas se fotografiaron sobre un fondo plano junto a una escala milimétrica con una cámara Lumix Panasonic DE-A60. Las imágenes fueron procesadas con el programa ImageJ versión 1.4g (Rasband, 1997). En cada hoja (dañada o no) se obtuvo el área del limbo (cm^2) mediante la herramienta «varita mágica» («wand tracing tool») de ImageJ, la cual mide el área de la hoja a partir del contorno observado. Para estimar el área foliar removida (AFR) en aquellas hojas dañadas, usando ImageJ, primero se trazó a mano un polígono por el contorno esperado del limbo de acuerdo con el tamaño de la hoja. Luego, el área de este polígono fue asumida como el área original del limbo, a la cual se le restó el área foliar medida con la «varita mágica» de ImageJ.

Con el propósito de corregir el efecto del tamaño de la hoja, se calculó la proporción de área foliar removida (pAFR) como = AFR / área del limbo. Un 9,8 % de las hojas presentaron roturas presumiblemente por golpe de ramas caídas o choque por viento, mientras que 18,8 % de las hojas presentaron AFR que podría ser tipificada como daño por hormigas y 12,4 % de las hojas presentaron daño que podría ser debido a lepidópteros enrolladores. No se observó daño por herbívoros minadores.

En el invierno de 2011, en ramas marcadas en donde no se colectaron hojas para la

estimación de herbivoría foliar, se registró si una rama que produjo frutos en 2010 también produjo frutos en 2011 ($n = 47$ plantas, 5 a 10 infrutescencias marcadas por planta). Este proceso se denominó prevalencia en la fructificación por rama (también denominado «alternancia»; Monselise & Goldschmidt, 1982). Luego, obtuvimos la proporción de la prevalencia por planta, como el número de ramas que produjeron frutos en 2011 / número de ramas que produjeron frutos en 2010.

ANÁLISIS DE DATOS

Para determinar las diferencias entre ramas con y sin frutos en términos del área de la hoja, el AFR y la pAFR, se aplicó una prueba t pareada sobre el promedio por rama y por planta de cada variable de respuesta ($N = 1476$ hojas, 55 plantas). Para determinar la relación entre herbivoría foliar y prevalencia, se realizó una regresión entre la pAFR (variable explicatoria) y la prevalencia (variable de respuesta), utilizando el promedio por planta ($N = 47$ plantas). Todos los análisis fueron realizados con el programa R versión 2.14.1 (R Development Core Team, 2011).

RESULTADOS

El área del limbo en hojas sin daño varió entre 0,6 y 98,2 cm^2 (promedio = 18,1; desvío estándar = 11,2; $N = 966$). Las hojas sin daño de las ramas con frutos tendieron a ser más grandes que las ramas sin frutos; sin embargo, estas diferencias fueron no significativas (Tabla 1). El daño foliar absoluto por planta fue en promedio de 0,65 cm^2

(desvío estándar = 1,7; $N = 1472$), y varió entre daño nulo (65,9 % de las hojas observadas) y 17,0 cm^2 . El máximo valor observado de pAFR fue 0,59 (promedio = 0,03; desvío estándar = 0,08). El AFR y la pAFR no difirieron entre ramas con frutos y ramas sin frutos (Tabla 1).

La mayoría de las ramas que produjeron frutos en 2010, no produjeron frutos al año siguiente. En promedio para la población estudiada, 13,9 % de las ramas produjeron frutos consecutivamente (mínimo = 0, máximo = 71,0 %; desvío estándar = 17,5 %). La variación entre plantas en términos de la prevalencia no dependió del promedio de la pAFR por planta (R^2 ajustado = -0,017; $F = 0,226$, g.l. = 1,45; $P = 0,637$).

DISCUSIÓN

Los niveles de herbivoría foliar observados en la población estudiada de *P. carthagenensis* no parecieron generar una disyuntiva entre la asignación a reproducción y la asignación a defensa. En una situación en que el costo reproductivo compromete la asignación a la defensa esperaríamos que los niveles de herbivoría en las ramas con frutos fueran más altos que en las ramas sin frutos (Obeso, 1997). Sin embargo, no encontramos diferencias en los niveles de herbivoría entre ramas con frutos y sin frutos. Este resultado sugiere que (1) la autonomía en el uso, transporte y asignación de asimilados podría ser despreciable o nula, (2) se expresa a tal grado que resulta no detectable mediante el uso del nivel de herbivoría como indicador del uso de recursos a nivel sub-individual, (3) o la autonomía sería una res-

Tabla 1. Resumen estadístico del área de la hoja (hojas sin daño por herbivoría, cm^2), el área foliar removida (AFR, cm^2) y la proporción de área foliar removida (pAFR) en ramas con y sin frutos (se indica media \pm desvío estándar por planta) en una población de *P. carthagenensis*; y resultados de la prueba de t pareada ($N = 55$ plantas).

	N	Ramas con frutos	Ramas sin frutos	t	P
Área de la hoja	55	19,16 \pm 6,93	16,98 \pm 9,44	1,680	0,099
AFR	57	0,63 \pm 0,71	0,64 \pm 0,73	-0,097	0,923
pAFR	57	0,034 \pm 0,035	0,034 \pm 0,037	0,044	0,965

puesta plástica que depende del nivel de daño y los niveles de herbivoría no fueron lo suficientemente severos como para inducir autonomía.

Futuros trabajos de carácter experimental (por ejemplo, Obeso, 1998; Sprugel, 2002), y que consideren la variación en disponibilidad de recursos, la productividad, la longevidad foliar, y el desempeño reproductivo, podrían ayudar a dilucidar la magnitud y dirección de las relaciones entre asignación y uso de recursos, y los niveles de herbivoría foliar. En este sentido, otros sistemas podrían ser más adecuados para explorar la hipótesis de autonomía, tales como especies con sistemas reproductivos polimórficos (e.g., Obeso, 1998). Aunque los resultados obtenidos no permiten discernir las relaciones subyacentes entre asignación, autonomía y herbivoría en *P. carthagenensis*, discutiremos en general cómo podrían vincularse estos procesos en relación a lo observado en este trabajo.

La asignación de recursos a la defensa no necesariamente compromete la asignación de recursos a la reproducción (Gianoli & Neimeyer, 1997). Esta disyuntiva se basa en una condición de disponibilidad limitada de recursos (Levins, 1968). Por el contrario, si la disponibilidad de los recursos no es limitada, esperaríamos que no exista tal disyuntiva, y se esperaría que este patrón se refleje en la prevalencia en la portación de frutos. Las ramas podrían producir frutos en años consecutivos bajo una condición de alta disponibilidad de recursos. Sin embargo, como mostramos en este estudio, los bajos niveles de prevalencia en la portación de frutos no apoyan esa hipótesis alternativa, ya que sólo una séptima parte de las ramas observadas mantuvieron frutos entre un año y el siguiente, mientras que el resto de las ramas alternaron la producción de frutos con la producción de hojas.

Por otro lado, las defensas constitutivas se encuentran presentes en la planta independientemente del daño causado por los herbívoros (Strauss *et al.*, 2002). Esto sugiere que la asignación de recursos a la producción de defensas constitutivas podría ser independiente de la asignación de recursos a la fructificación.

Complementariamente, habría que explorar si la producción de defensas inducidas podría comprometer la asignación de recursos a la fructificación. Entre los compuestos con potencial función anti-herbívoro que se han detectado en hojas de *P. carthagenensis* (ver sección «Sistema de estudio»), algunos tipos de terpenos y triterpenos, algunos glucósidos (glucosinolatos) y taninos podrían funcionar como compuestos de defensa anti-herbívoro (Berenbaum, 1983; Hagerman & Butler, 1991; Sagers & Coley 1995; Strauss *et al.*, 2002; Xiao *et al.*, 2007; Schaller, 2008), y entre ellos los glucosinolatos y los taninos podrían funcionar también como defensas inducidas (Karban & Myers, 1989; Agrawal, 1998; Karban, 2008). La asignación de recursos para la producción de defensas inducidas o constitutivas dependería además de la estrategia de defensa expresada por la planta (van der Meijden *et al.*, 1988; Boege & Marquis, 2005; Núñez-Farfán *et al.*, 2007). La asignación de recursos a los distintos tipos de defensas y estrategias anti-herbívoro y su relación con la asignación diferencial de recursos (Hare, 2012) representa una ruta de investigación promisoria y ha sido raramente abordada en sistemas de la región, y mucho menos si se considera su relación con la autonomía en el uso y asignación de recursos a nivel sub-individual.

La autonomía parcial o nula implicaría que las ramas no portadoras podrían compensar parte del costo asumido por las ramas con frutos en un año dado (Obeso, 1997; Avila-Sakar *et al.*, 2003). En consecuencia, se esperaría que una baja prevalencia sea un mecanismo para resolver la presión impuesta por los herbívoros en la asignación de recursos a defensa (Marquis *et al.*, 1997). En este estudio no encontramos una relación entre los niveles de herbivoría y la prevalencia en la portación de frutos, un resultado que puede ser tanto una respuesta proximal a la variación en condiciones bióticas y abióticas, como una respuesta derivada de presiones de selección impuestas por los herbívoros en el pasado. En cualquiera de estos escenarios, la autonomía podría ser

más importante a mayores niveles de organización, como las ramas principales derivadas del tronco. Se ha documentado para otras tres especies del género *Psychotria*, que los recursos son almacenados a nivel de tallo (Tissue & Wright, 1995), por lo cual y dependiendo del grado de integración entre niveles modulares (Bañuelos & Obeso, 2004; Kawamura, 2010), los asimilados podrían haber sido transportados desde las ramas basales hacia las ramas apicales, aportando los recursos necesarios para la defensa y/o la fructificación.

La respuesta reproductiva de las plantas ante la defoliación depende de la capacidad de autonomía de la rama (van der Wal, 1985; Sprugel *et al.*, 1991). Este mecanismo involucra factores como la capacidad de distribución de asimilados y la arquitectura vascular de la planta (Gifford & Evans, 1981; Obeso, 1998; Sprugel, 2002; Kawamura, 2010; Oitate *et al.*, 2011). La autonomía en el uso, almacenamiento y transporte de asimilados (Watson & Casper, 1984; Sprugel, 2002; Kawamura, 2010) es un atributo particular de la población y de la especie (Obeso, 1998). La autonomía puede ser trivial, parcial, o constituir la principal contribución de recursos para la fructificación (Janzen, 1976; Stephenson, 1980; Tuomi *et al.*, 1988a, 1988b; Sprugel, 2002; Volpe *et al.*, 2008; Kawamura, 2010; Oitate *et al.*, 2011).

Estudios que evaluaron la respuesta al daño en ramas individuales, encontraron que las ramas dañadas crecen menos y producen menos semillas (Marquis, 1988; Wisdom *et al.*, 1989; Haukioja *et al.*, 1990). Este efecto negativo del daño foliar sobre la reproducción puede tener lugar aún cuando operen vías compensatorias (McNaughton, 1983; Watson & Casper, 1984; Belsky, 1986; Sprugel, 2002), tales como el movimiento de recursos desde las partes no dañadas (Jonsdottir & Callaghan, 1989; Shea & Watson, 1989), la contribución de asimilados producidos por frutos inmaduros (Bazzaz *et al.*, 1979) o el incremento en la tasa fotosintética de hojas en ramas no dañadas (Painter & Detling, 1981; Heichel & Turner, 1983). Esto

sugiere que la existencia de mecanismos de compensación no necesariamente declinará la disyuntiva de asignación de recursos, por lo que el perjuicio sobre las plantas derivado del daño por herbívoros dependería de la tasa de movimientos de recursos y defensas químicas entre y dentro de los sectores de la planta (Zangerl *et al.*, 2002; Avila-Sakar *et al.*, 2003; Oitate *et al.*, 2011). Estudios que usaron marcadores de C¹³ para reconocer el uso y transporte de fotoasimilados, sugieren que el transporte entre ramas o entre brotes depende del gradiente de concentración de asimilados entre el sector fuente y el sector sumidero (Volpe *et al.*, 2008; Oitate *et al.*, 2011).

La evaluación de los costos de reproducción en las plantas que incluyen los costos ecológicos mediados por herbívoros ha sido una aproximación poco explorada (Sánchez-Humanes *et al.*, 2011). Esta perspectiva es potencialmente estimulante, debido a que la variación en abundancia de herbívoros en el tiempo y en el espacio puede ser explicada por cambios en los patrones de distribución de recursos en las plantas (Miller *et al.*, 2006) y porque el grado de integración entre niveles modulares debería reflejarse en los niveles de herbivoría (Kawamura, 2010). Sin embargo, es una tarea difícil de resolver en la práctica. En conjunto, el grado de interacción e integración dentro de módulos y entre módulos dentro de una planta podría jugar un rol fundamental para determinar la magnitud de las disyuntivas de asignación, por lo que no necesariamente la disyuntiva de asignación se verá reflejada en los niveles de herbivoría foliar.

Una avenida de investigación alternativa es preguntarse si los patrones de prevalencia observados en *P. carthagenensis* son el resultado de presiones impuestas por la heterogeneidad ambiental (de Kroon *et al.*, 2005; Kawamura, 2010), y si esas presiones podrían ser más importantes que las presiones de los herbívoros foliares. Como una futura vía de investigación, queda por determinar si mecanismos de interacción entre módulos vinculados a la alternancia sub-individual en el despliegue de flores y frutos son un

blanco de la selección mediada por animales, o un producto cruzado con respuestas a la interacción con el medio abiótico. Debido a que la mayoría (si no todos) los caracteres de las plantas de importancia primaria para la reproducción son expresados a nivel modular (de Kroon *et al.*, 2005; Herrera, 2009), la selección natural probablemente favorecerá aquellos genotipos con respuesta modular y reglas de interacción entre módulos que mejor ajusten con las condiciones dominantes en el ambiente natural de la planta (de Kroon *et al.*, 2005; Kawamura, 2010). En otros términos, la integración funcional de mecanismos fisiológicos y de «comportamiento» modular, pueden ser blancos de la selección natural. La idea de optimización que subyace en las investigaciones sobre las respuestas de las plantas a condiciones bióticas y abióticas (Farnsworth & Niklas, 1995), contradice la propia característica de modularidad de las plantas, característica que combinada con la plasticidad a nivel individual y sub-individual (de Kroon *et al.*, 2005; Kawamura, 2010), sugiere que las plantas no caminan una sola ruta evolutiva en la resolución de conflictos derivados de la disponibilidad de recursos.

AGRADECIMIENTOS

A José Ramón Obeso, Ernesto Gianoli y dos revisores anónimos por las críticas y sugerencias. A las autoridades y personal del Parque Sierra de San Javier por el apoyo brindado para realizar esta investigación. A Facundo Bernacki por la ayuda en el campo y a Juan Carlos López Acosta por los comentarios estimulantes. Esta investigación fue parcialmente financiada por la Fundación Miguel Lillo y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) de Argentina.

BIBLIOGRAFÍA

- Agrawal, A. A. 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science* 279: 1201-1202.
- Alpert, P. & E. L. Simms. 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology* 16: 285-297.
- Aragón, R. & J. M. Morales. 2003. Species composition and invasion in NW Argentinian secondary forests: Effects of land use history, environment and landscape. *Journal of Vegetation Science* 14: 195-204.
- Arias, M. E. & M. F. Parrado. 1996. Estudio morfológico de hoja y fruto de *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Parodiiana* 9: 19-24.
- Avila-Sakar, G.; L. L. Leist & A. G. Stephenson. 2003. Effects of the spatial pattern of leaf damage on growth and reproduction: nodes and branches. *Journal of Ecology* 91: 867-879.
- Bañuelos, M. J. & J. R. Obeso. 2004. Resource allocation in the dioecious shrub *Rhamnus alpinus*: the hidden costs of reproduction. *Evolutionary Ecology Research* 6: 1-17.
- Bazzaz, F. A.; R. W. Carlson & J. L. Harper. 1979. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature* 279: 554-555.
- Belsky, A. J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* 127: 870-892.
- Benavídez, A. 2011. El despliegue de frutos de *Psychotria carthagenensis* (Rubiaceae) y su papel en la interacción con vertebrados dispersores, en la sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán.
- Berenbaum, M. R. 1983. Effects of tannins on growth and digestion in two species of papilionoids. *Entomología Experimentalis et Applicata* 34: 245-250.
- Bertucci, A.; F. Haretche; C. Olivaro & A. Vázquez. 2008. Prospección química del bosque de galería del río Uruguay. *Revista Brasileira de Farmacognosia* 18: 21-25.
- Blendering, P. G. & N. P. Giannini. 2010. Interacciones planta-animal en la sierra de San Javier. En: H. R. Grau (editor), *Ecología de una interfase natural-urbana. La sierra de San Javier y el Gran San Miguel de Tucumán*. Editorial Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, pp. 93-117.
- Boege, K. & R. J. Marquis. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 441-448.
- Cardozo, M. L. 2011. Propiedades funcionales de frutos de interés regional. Estabilidad post-cosecha. Tesis Doctoral. Facultad de Bioquímica, Química y Farmacia, Universidad Nacional de Tucumán.
- Consolaro, H. N. 2011. Breakdown of distyly and pin-monomorphism in *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Plant Species Biology* 26: 24-32.
- de Kroon, H.; H. Huber; J. F. Stuefer & J. M. van Groenendael. 2005. A modular concept of phe-

- nototypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166: 73-82.
- Easdale, T. A.; J. R. Healey; H. R. Grau & A. Malizia. 2007. Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. *Journal of Ecology* 95: 1234-1249.
- Faria, R. R.; L. Navarro; V. Ferrero & A. C. Araujo. 2012. Flexible mating system in distyloous populations of *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae) in Brazilian Cerrado. *Plant Systematics and Evolution* 298: 619-627.
- Farnsworth, K. D. & K. J. Niklas. 1995. Theories of optimization, form and function in branching architecture in plants. *Functional Ecology* 9: 355-363.
- García, M. B. & J. Ehrlén J. 2002. Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: fitness components at the individual and population levels. *American Journal of Botany* 89: 1295-1302.
- Gianoli, E. & H. M. Niemeyer. 1997. Lack of costs of herbivory-induced defenses in a wild wheat: integration of physiological and ecological approaches. *Oikos* 80: 269-275.
- Gifford, R. M. & L. T. Evans. 1981. Photosynthesis, carbon partitioning and yield. *Annual Review of Plant Physiology* 32: 485-509.
- Grau, H. R. & A. D. Brown. 1998. Structure, diversity and inferred dynamics of a subtropical montane forest of northwestern Argentina. In: F. Dallmeier & J. Camiskey (editores), *Forest biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: research and monitoring*. Man and Biosphere Series Vol. 22, UNESCO and The Parthenon Publishing Group, Lancashire, pp. 765-778.
- Hagerman, A. E. & L. Butler. 1991. Tannins and lignins. In: G. A. Rosenthal & M. R. Berenbaum (editors). *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites*. Volume 1. The chemical participants. Academic Press, New York, pp. 355-388.
- Hamilton, C. W. 1985. Architecture in Neotropical *Psychotria* L. (Rubiaceae): dynamics of branching and its taxonomic significance. *American Journal of Botany* 72: 1081-1088.
- Hamilton, C. W. 1989. A revision of mesoamerican *Psychotria* Subgenus *Psychotria* (Rubiaceae), Part I: introduction and species 1-16. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 67-111.
- Hare, D. 2012. How insect herbivores drive the evolution of plants. *Science* 338: 50-51.
- Haukioja, E.; K. Ruohomiki; J. Senn; J. Suomela & M. Walls. 1990. Consequences of herbivory in the mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*): importance of the functional organization of the tree. *Oecologia* 82: 238-247.
- Heichel, G. H. & N. C. Turner. 1983. CO₂ assimilation of primary and regrowth foliage of red maple (*Acer rubrum* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.): adaptation to defoliation. *Oecologia* 57: 14-19.
- Herms, D. A. & W. J. Mattson. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.
- Herrera, C. M. 2009. *Multiplicity in unity: plant subindividual variation and interaction with animals*. The University of Chicago Press, Chicago, 437 pp.
- Hoch, G. 2005. Fruit-bearing branchlets are carbon autonomous in mature broad-leaved temperate forest trees. *Plant Cell and Environment* 28: 651-659.
- Hunzinger, H. 1995. La precipitación horizontal: su importancia para el bosque y a nivel de cuencas en la Sierra San Javier, Tucumán, Argentina. En: A. D. Brown & H. R. Grau (editores), *Investigación, conservación y desarrollo en selvas subtropicales de montaña*. Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, pp. 53-58.
- Janzen, D. H. 1976. Effect of defoliation on fruit-bearing branches of the Kentucky coffee tree, *Gymnocladus dioicus* (Leguminosae). *American Midland Naturalist* 5: 474-478.
- Jonsdottir, I. S. & T. V. Callaghan. 1989. Localized defoliation stress and the movement of 14C-photonassimilates between tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos* 54: 211-219.
- Karban, R. 2008. Plant behaviour and communication. *Ecology Letters* 11: 727-739.
- Karban, R. 2011. The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Functional Ecology* 25: 339-347.
- Karban, R. & J. H. Myers. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 331-348.
- Kawamura, K. 2010. A conceptual framework for the study of modular responses to local environmental heterogeneity within the plant crown and a review of related concepts. *Ecological Research* 25: 733-744.
- Lambers, H.; F. Stuart Chapin III & T. L. Pons. 2008. *Plant physiological ecology*. Springer Science + Business Media, New York, 604 pp.
- Leal, M. B. & E. Elisabetsky. 1996. Absence of alkaloids in *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Journal of Ethnopharmacology* 54: 37-40.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, New Jersey, 120 pp.
- Lopes, S. O.; P. R. Moreno & A.T. Henriques. 2000. Growth characteristics and chemical analysis of *Psychotria carthagenensis* cell suspension cultures. *Enzyme Microbial Technology* 26: 259-264.
- Marquis, R. J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology* 69: 1552-1565.

- Marquis, R. J. 1992. A bite is a bite is a bite? Constraints on response to folivory in *Piper arieranum* (Piperaceae). *Ecology* 73: 143-152.
- Marquis, R. J.; E. A. Newell & A. C. Villegas. 1997. Non structural carbohydrates accumulation and use in an understorey rain forest shrub and relevance for the impact on leaf herbivory. *Functional Ecology* 11: 636-643.
- Marsal, J.; B. Basile; L. Solari & T. M. DeJong. 2003. Influence of branch autonomy on fruit, scaffold, trunk and root growth during Stage III of peach fruit development. *Tree Physiology* 23: 313-323.
- Maurer, D. A. & J. B. Zedler. 2002. Differential invasion of a wetland grass explained by tests of nutrients and light availability on establishment and vegetative growth. *Oecologia* 131: 279-288.
- McNaughton, S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- Miller, T. E; A. J. Tyre & S. M. Louda. 2006. Plant reproductive allocation predicts herbivore dynamics across spatial and temporal scales. *American Naturalist* 168: 608-616.
- Monselise, S. P. & E. E. Goldschmidt. 1982. Alternate bearing in fruit trees. *Horticultural Reviews* 4: 128-173.
- Núñez-Farfán, J.; J. Fornoni & P. L. Valverde. 2007. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38: 541-566.
- Obeso, J. R. 1997. Costs of reproduction in *Ilex aquifolium*: effects at tree, branch and leaf levels. *Journal of Ecology* 85: 159-166.
- Obeso, J. R. 1998. Effects of defoliation and girdling on fruit production in *Ilex aquifolium*. *Functional Ecology* 12: 486-491.
- Obeso, J. R. 2002. The cost of reproduction in plants. *New Phytologist* 155: 321-348.
- Obeso, J. R. 2004. A hierarchical perspective in allocation to reproduction from whole plant to fruit and seed level. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 217-225.
- Oitate, H.; I. Terashima; K. Noguchi; K. Sone & A. A. Suzuki. 2011. Patterns of photoassimilate translocation to reproductive shoots from adjacent shoots in *Camellia sasanqua* by manipulation of sink-source balance between the shoots. *Journal of Plant Research* 124: 131-136.
- Orians, C. M.; M. Ardon & B. A. Mohammad. 2002. Vascular architecture and patchy nutrient availability generate within-plant heterogeneity in plant traits important to herbivores. *American Journal of Botany* 89: 270-278.
- Pacheco, S. & H. R. Grau. 1997. Fenología de un arbusto del sotobosque y ornitocoria en relación a claros en una selva subtropical de montaña del noroeste de Argentina. *Ecología Austral* 7: 35-41.
- Painter, E. L. & J. K. Detling. 1981. Effects of defoliation on net photosynthesis and regrowth of western wheatgrass. *Journal of Range Management* 34: 68-71.
- Pratt, P. D.; M. B. Rayamajhi; T. K. Van; T. D. Center & P.W. Tipping. 2005. Herbivory alters resource allocation and compensation in the invasive tree *Melaleuca quinquenervia*. *Ecological Entomology* 30: 316-326.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rasband, W. 1997. ImageJ. National Institutes of Health, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>
- Rougès, M. & J. G. Blake. 2001. Tasas de captura y dietas de aves del sotobosque en el Parque Biológico Sierra de San Javier, Tucumán. *El Hornero* 16: 7-15.
- Sagers, C. L. & P. D. Coley. 1995. Benefits and costs of defense in a neotropical shrub. *Ecology* 76: 1835-1843.
- Sánchez-Humanes, B.; V. L. Sork & J. M. Espelta. 2011. Trade-offs between vegetative growth and acorn production in *Quercus lobata* during a mast year: the relevance of crop size and hierarchical level within the canopy. *Oecologia* 166: 101-110.
- Schaller, A. 2008. Induced plant resistance to herbivory. Springer Science + Business Media, New York, 462 pp.
- Shea, M. M. & M. A. Watson. 1989. Patterns of leaf and flower removal: their effect on fruit growth in *Chamaenerion angustifolium* (fireweed). *American Journal of Botany* 76: 884-890.
- Sprugel, D. G. 2002. When branch autonomy fails: Milton's Law of resource availability and allocation. *Tree Physiology* 22: 1119-1124.
- Sprugel, D. G.; T. M. Hinckley & W. Schaat. 1991. The theory and practice of branch autonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 309-334.
- Stephenson, A. G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology* 61: 57-64.
- Strauss, S. Y.; J. A. Rudgers; J. A. Lau & R. E. Irwin. 2002. Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 278-285.
- Tissue, D. T. & S. J. Wright. 1995. Effect of seasonal water availability on phenology and the annual shoot carbohydrate cycle of tropical forest shrubs. *Functional Ecology* 9: 518-527.
- Tuomi, J.; P. Niemela; M. Rousi; S. Siren & T. Vuorisalo. 1988.a. Induced accumulation of foliage phenols in Mountain Birch: branch response to defoliation? *American Naturalist* 132: 602-608.
- Tuomi, J., S. Nisula, T. Vuorisalo, P. Niemeli & V. Jormalainen. 1988.b. Reproductive effort of short shoots in silver birch (*Betula pendula* Roth). *Experientia* 44: 540-541.

- van der Meijden, E.; M. Wijn & H. J. Verkaar. 1988. Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos* 51: 355-363.
- van der Wal, D.W. 1985. A proposed concept of branch autonomy and non-ring production in branches of Douglas-fir and grand fir. M.Sc. Thesis, University of Washington.
- Volpe, G.; R. Lo Bianco & M. Rieger. 2008. Carbon autonomy of peach shoots determined by ^{13}C -photoassimilate transport. *Tree Physiology* 28: 1805-1812.
- Wang, Q.; A. Ito; J. Tenhunen & Y. Kakubari. 2008. Annual and seasonal variations in photosynthetic capacity of *Fagus crenata* along an elevation gradient in the Naeba Mountains, Japan. *Tree Physiology* 28: 277-285.
- Watson, M. A. & B. B. Casper. 1984. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 233-258.
- Wisdom, C. S.; C. S. Crawford & E. F. Aldon. 1989. Influence of insect herbivory on photosynthetic area and reproduction in *Gutierrezia* species. *Journal of Ecology* 77: 685-692.
- Xiao, Z.; M. K. Harris & Z. Zhang. 2007. Acorn defenses to herbivory from insects: Implication for the joint evolution of resistance, tolerance and escape. *Forest Ecology and Management* 238: 302-308.
- Zangerl, A. R.; J. G. Hamilton; T. J. Miller; A. R. Crofts; K. Oxborough; M. R. Berenbaum & E. H. DeLucia. 2002. Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99: 1088-1091.