

# Autocompatibilidad y selección mediada por polinizadores sobre el despliegue floral en una población de *Psychotria carthagenensis* (Rubiaceae)

Benavidez, Analía<sup>1\*</sup>; Mariano Ordano<sup>1,2</sup>; Mariana Valoy<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Ecología, Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, (T4000JFE) San Miguel de Tucumán, Argentina.

<sup>2</sup> Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

\* Correspondencia: analiab87@gmail.com

► **Resumen** — Benavidez, Analía; Mariano Ordano; Mariana Valoy. 2013. "Autocompatibilidad y selección mediada por polinizadores sobre el despliegue floral en una población de *Psychotria carthagenensis* (Rubiaceae)". *Lilloa* 50 (1). El sistema reproductivo de *Psychotria carthagenensis* varía entre poblaciones. Estudios realizados en Brasil indican que esta especie presenta polimorfismo floral con un sistema heterostílico y es autocompatible. En este trabajo estudiamos una población de las Yungas de la Provincia de Tucumán, Argentina. Nuestros objetivos fueron (1) determinar si las plantas producen frutos por autogamia espontánea, (2) evaluar el papel de los polinizadores en la producción de frutos y como agentes de selección sobre el despliegue floral. Los individuos de la población estudiada son autocompatibles y aparentemente monomórficos. En 23 plantas, la proporción de frutos producidos por autogamia espontánea (inflorescencias clausuradas a los polinizadores) varió entre 0,06 y 0,74 ( $\bar{x}$  = 0,36; d.e. = 0,17). En inflorescencias libres de las mismas plantas, la proporción de frutos producidos varió entre 0,23 y 0,92 ( $\bar{x}$  = 0,56; d.e. = 0,22), y difirió significativamente de la autogamia espontánea. Esto sugiere que los polinizadores juegan un papel importante en la producción de frutos. Análisis de selección indicaron que el número de inflorescencias ( $\beta_{ii}$  = 0,379; e.e. = 0,091;  $p < 0,001$ ) y el número de flores por inflorescencia podrían ser sujetos («blancos») de selección mediada por polinizadores ( $\beta_{ii}$  = 0,515; e.e. = 0,091;  $p < 0,001$ ). En conjunto, la autocompatibilidad y el papel de los polinizadores sugieren que *P. carthagenensis* presenta un sistema de reproducción mixto. Se discute si esta condición estaría asociada a la selección mediada por polinizadores y frugívoros sobre el despliegue de flores y frutos, en relación con la hipótesis de garantía reproductiva ligada a la autofecundación.

**Palabras clave:** Polinización, biología reproductiva, selección natural.

► **Abstract** — Benavidez, Analía; Mariano Ordano; Mariana Valoy. 2013. "Self-compatibility and pollinator-mediated selection on the floral display in a population of *Psychotria carthagenensis* (Rubiaceae)". *Lilloa* 50 (1). The reproductive system of *Psychotria carthagenensis* varies among populations. Studies carried out in Brazil indicate that this species shows floral polymorphism with a heterostylic system, and is self-compatible. In this work, we studied a population of Yungas in the Tucumán province, Argentina. Our goals were (1) to determine if plants produce fruits by spontaneous autogamy, (2) to evaluate the role of pollinators in fruit production and as selection agents on floral display. The individuals of the studied population are self-compatible and apparently monomorphic. In 23 plants, the proportion of fruits produced by spontaneous autogamy (inflorescences closed to pollinators) varied between 0,06 and 0,74 ( $\bar{x}$  = 0,36; s.d. = 0,17). In open inflorescences of the same plants, the proportion of produced fruits varied between 0,23 and 0,92 ( $\bar{x}$  = 0,56; s.d. = 0,22), and differed significantly from spontaneous autogamy. This suggests that pollinators play an important role in fruit production. Selection analyses indicate that the number of inflorescences ( $\beta_{ii}$  = 0,379; s.e. = 0,091;  $p < 0,001$ ) and the number of flower per inflorescence might be targets of pollinator-mediated selection ( $\beta_{ii}$  = 0,515; s.e. = 0,091;  $p < 0,001$ ). Altogether, the self-compatibility and the role of pollinators suggest that *P. carthagenensis* keeps a mixed reproductive system. It is discussed if this condition might be associated with pollinator-me-

diated and frugivore-mediated selection on floral and fruit display, in relation with the reproductive assurance hypothesis linked to self-fecundation.

**Keywords:** Pollination, reproductive biology, natural selection.

## INTRODUCCIÓN

La polinización es uno de los procesos de mayor relevancia dentro del ciclo vital de las plantas superiores y del cual depende la producción de frutos y semillas (Real, 1983). La gran diversidad actual de atributos florales de las Angiospermas se concibe como una respuesta a la selección natural ejercida por los polinizadores (Cresswell, 1998; Medel y Nattero, 2009). A escala microevolutiva, además de la propia acción de los polinizadores, las características del sistema de reproducción de la planta pueden afectar la intensidad de la selección mediada por polinizadores sobre los rasgos florales. Por ejemplo, en especies autocompatibles con altas tasas de autofecundación («selfing»), la intensidad de la selección mediada por polinizadores sobre el despliegue floral se espera que sea menor que en especies autocompatibles con altas tasas de polinización cruzada («outcrossing»), o que en especies auto-incompatibles, las cuales de manera obligada dependen de vectores animales (Pellmyr, 2002; Anderson y Busch, 2006; Harder y Johnson, 2009; Medel y Nattero, 2009).

La polinización cruzada entre individuos de una población («outcrossing», de aquí en adelante referido como entrecruzamiento por simplicidad) es considerada ventajosa respecto de la autofecundación («selfing»), porque produce una progenie genéticamente mas variable y evita la depresión por endogamia (Barrett, 2003; Raduski *et al.* 2012). Se estima que la mitad de las especies de plantas presenta algún mecanismo para evitar la autofecundación (Igiæ y Kohn, 2006; Igiæ y Busch 2013). Este patrón sostiene la idea de que el entrecruzamiento presenta ventajas sobre la autofecundación. Sin embargo, aproximadamente un 40 % de las especies de plantas expresarían sistemas de apareamiento mixtos, que funcionan tanto

por entrecruzamiento como por autofecundación (Goodwillie *et al.*, 2005; Winn *et al.*, 2011). La autofecundación podría haber evolucionado como una forma de asegurar la reproducción en aquellos escenarios desfavorables para el entrecruzamiento, tales como el aislamiento geográfico y/o una limitada disponibilidad de polinizadores (revisado en Harder y Aizen, 2010; Sicard y Lenhard 2011; Winn *et al.*, 2011; Busch y Delph, 2012; Ferrer y Good 2012; Raduski *et al.* 2012; Igiæ y Busch 2013).

Como corolario, una aproximación para el estudio de la relación entre el sistema reproductivo y la acción de la selección natural mediada por polinizadores, es investigar aquellos sistemas que varían en la expresión sexual y función de género entre poblaciones y dentro de poblaciones, lo cual permite comparar distintos escenarios históricos y ecológicos. En este trabajo proponemos explorar la relación entre el papel de los polinizadores y aspectos reproductivos de una población de *P. carthagenensis*, una especie con sistema reproductivo polimórfico. Estudios llevados a cabo en Brasil determinaron que *P. carthagenensis* es heterostílica, con algunas poblaciones distílicas y otras monomórficas (Koch *et al.*, 2010; Consolaro *et al.*, 2011; Faria *et al.*, 2012). Sin embargo, en poblaciones de Argentina no es conocido el sistema reproductivo de *P. carthagenensis*, el rol de los polinizadores en la biología reproductiva y su papel como agentes de selección. Como un primer paso para explorar estas ideas, en este trabajo específicamente propusimos (1) determinar si plantas de una población de las Yungas en la provincia de Tucumán producen frutos por autogamia espontánea, (2) evaluar el papel de los polinizadores como agentes de selección sobre el despliegue floral.

## MATERIALES Y MÉTODOS

*Área de estudio.*— El trabajo de campo fue llevado a cabo en el Parque Sierra de San Javier (26°25'S, 65°23'W; Tucumán, Argentina). Fitogeográficamente, el área se encuentra clasificada dentro del Distrito de la Selva Montana de la Provincia de las Yungas (Cabrera, 1976). Específicamente, el trabajo de campo se desarrolló en el sendero Anta Yacu. Más referencias sobre características del área son reportadas en Valoy *et al.* (2012).

*Sistema de estudio.*— *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae) es un arbusto (a veces árbol), predominante del sotobosque de ambientes tropicales y subtropicales húmedos, su distribución geográfica abarca desde Argentina hasta México. En Argentina se distribuye en bosques del noreste (hasta el Río de la Plata) y noroeste. El sistema reproductivo de *P. carthagenensis* varía entre poblaciones. Presenta un polimorfismo floral con un sistema heterostílico con dos morfos (distilia), algunas poblaciones son distílicas y otras monomórficas, y la hercogamia recíproca no está vinculada al sistema de incompatibilidad; es polinizada por abejas y auto-compatible (Consolaro *et al.*, 2011; Faria *et al.*, 2012). Las flores son tubulares, de aproximadamente 5-6 mm, blancas, dispuestas en inflorescencias cimosas terminales (Hamilton, 1985, 1989). La producción de flores ocurre en primavera y verano (mayormente de noviembre a febrero), en un único evento anual. En un período reproductivo, el número de inflorescencias de una planta es fijo y el número de flores de una inflorescencia es mayormente producido al inicio de la floración, por lo que representa la producción de flores de la temporada. En el área de estudio el periodo de fructificación ocurre aproximadamente desde abril a noviembre, y los frutos comienzan a madurar a principios del invierno (Pacheco y Grau, 1997; Benavidez, 2011). Produce drupas esféricas a elipsoidales de color rojo intenso a la madurez que típicamente contienen dos semillas (en menor proporción una semilla y excepcionalmente tres), que son dispersadas prin-

cialmente por aves (referencias en Ordano *et al.* (2011)). Las 23 plantas estudiadas (véase sección «Trabajo de campo») presentaron flores de estilos largos, morfo «pin», por lo que se considera que la población aquí estudiada es monomórfica. No obstante, la longitud del estilo respecto de la posición de las anteras podría ser variable (Faria *et al.*, 2012). Para más detalles sobre el sistema reproductivo de *P. carthagenensis* véase Koch *et al.* (2010), Consolaro *et al.* (2011) y Faria *et al.* (2012).

*Trabajo de campo.*— El estudio se realizó entre Febrero y Noviembre de 2010, en un conjunto de 23 plantas distribuidas en aproximadamente un km<sup>2</sup> en el interior del bosque (distancia al vecino reproductivo más cercano =  $0,84 \pm 0,34$  m; se indica promedio ( $\bar{E}$ )  $\pm$  desvío estándar (d.e.), N = 21; altura de la planta =  $2,47 \pm 0,60$  m, N = 16). Los análisis de selección fenotípica requieren un mayor tamaño muestral. Sin embargo, el número de plantas marcadas al inicio del estudio fue drásticamente reducido por nevadas extraordinarias ocurridas en Julio de 2010 (Lamelas *et al.*, 2011), que aplastaron plantas marcadas y en las cuales no se pudo estimar el éxito reproductivo.

En cada planta se contó el número de inflorescencias, y se marcaron dos inflorescencias por planta, a las cuales se les contó el número de botones florales al inicio de la floración. Una de las inflorescencias se embolsó con bolsa de tela de tul (tamaño de malla = 0.024 mm) para mantener las flores aisladas de los polinizadores. La clausura de inflorescencias con bolsas de tul asume que la polinización por viento es irrelevante en el ambiente del área de estudio. La otra inflorescencia quedó disponible a los polinizadores. Este experimento permitió determinar si las plantas producían frutos por autogamia mediante polinización espontánea (con excepción de apomixis), y si la producción de frutos era mayor en las inflorescencias disponibles a los polinizadores que en las inflorescencias clausuradas.

El número de flores por planta se estimó como el promedio de flores por inflorescencia.

cia multiplicado por el número de inflorescencias producidas. Una vez formados los frutos, se calculó el número de frutos producidos en relación al número de flores iniciales (proporción de frutos producidos, «fruit set»). El número de frutos por planta se estimó como el promedio de frutos por infrutescencia (a partir de la infrutescencia libre y de la infrutescencia embolsada) multiplicado por el número de infrutescencias. Esto es, la adecuación estimada por número de frutos incluye los frutos producidos por autogamia en ausencia de polinizadores, y los frutos producidos en presencia de polinizadores. Finalmente, para estimar la influencia del tamaño de la planta sobre los atributos del despliegue, se registró el diámetro basal de cada planta a 20 cm sobre el nivel del suelo. Esta medida es generalmente usada como un estimador de tamaño de la planta (Ordano *et al.*, 2008).

*Análisis de datos.*— Para estimar el grado de asociación entre los atributos de las plantas, se hicieron pruebas de correlación de Pearson. Para comparar la producción de frutos entre inflorescencias disponibles a los polinizadores e inflorescencias clausuradas, se aplicó una prueba de t pareada. Para evaluar la magnitud de la acción de la selección natural mediada por polinizadores sobre el despliegue floral, se usó el modelo de selección propuesto por Lande y Arnold (1983). Dado que el tamaño de muestra es relativamente bajo, sólo se reportan las estimaciones de diferenciales de selección y de gradientes de selección direccionales. Como estimadores de adecuación se usaron el número de frutos por planta y la proporción de frutos producidos respecto del número de flores a partir de las inflorescencias libres («fruit set»), descritos en la sección anterior. En este sentido, el estimador de adecuación sólo involucra el componente femenino. Los estimadores de adecuación se relativizaron al promedio de la población de plantas, y los atributos que se consideraron sujetos a la acción de la selección (referidos como «blancos» de la selección) (número de inflorescencias, número de flores por inflorescencia)

fuieron estandarizados como es indicado en Lande y Arnold (1983). Se estimó además el potencial de selección (Brodie *et al.*, 1995). La influencia del tamaño de la planta se exploró mediante la incorporación del diámetro basal en los modelos multivariados de selección (como variable estandarizada), debido a que la producción de frutos podría variar en función del tamaño de la planta. Los análisis fueron realizados con el programa R versión 2.15.0 (R Development Core Team, 2012).

## RESULTADOS

*Atributos de las plantas.*— Las plantas produjeron entre 7 y 93 inflorescencias ( $\bar{x} = 31,65$ ; d.e. = 23,84), entre 13,5 y 155,5 flores por inflorescencia ( $\bar{x} = 52,35$ ; d.e. = 36,31), y el número de flores estimado por planta varió entre 196 y 11196 ( $\bar{x} = 1701,7$ ; d.e. = 2228,1). El tamaño de las plantas en términos de diámetro basal varió entre 2,22 y 6,25 cm ( $\bar{x} = 3,97$ ; d.e. = 1,10). Las relaciones entre variables se describen en la Tabla 1.

*Autocompatibilidad y papel de los polinizadores.*— La proporción de frutos producidos por autogamia mediante polinización autónoma (inflorescencias clausuradas a los polinizadores) varió entre 0,06 y 0,74 ( $\bar{x} =$

**Tabla 1.** Matriz de correlaciones de Pearson entre atributos de las plantas en una población de *Psychotria carthagenensis*. Se indican el valor de correlación y el nivel de significación [\*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$ ; ns, no significativo]. Ver sección Materiales y métodos para una descripción de los atributos.

	Flores por inflorescencia	número de flores	Diámetro basal
número de inflorescencias	0,054 ns	0,571 **	0,095 ns
flores por inflorescencia		0,72 ***	-0,509 *
número de flores			-0,165 ns

0,36; d.e. = 0,17), lo cual indica que todas las plantas fueron autocompatibles y que todas las plantas produjeron frutos en ausencia de polinizadores. En inflorescencias libres de las mismas plantas, la proporción de frutos producidos varió entre 0,23 y 0,92 ( $\bar{X}$  = 0,56; d.e. = 0,22), y difirió significativamente de la proporción de frutos producidos por autogamia mediante polinización autónoma ( $t = 4,50$ ;  $p = 0,00018$ ). Esto sugiere que la acción de los polinizadores está asociada a un incremento en la producción de frutos.

*Selección sobre el despliegue floral.*— La oportunidad de selección ( $I$ , varianza de la adecuación) para el número de frutos por planta fue  $I = 0,59 \pm 0,09$  (error estándar como  $I/(\llcorner 2 \cdot N)$ ), y para la proporción de frutos producidos respecto del número de flores iniciales fue  $I = 0,15 \pm 0,02$ . Los resultados del análisis de selección univariada con base en el número de frutos como medida de adecuación, sugieren que el número de flores por inflorescencia y el número de inflorescencias podrían ser blancos de selección directa positiva (Tabla 2).

El análisis de selección multivariada considerando los gradientes direccionales indica que el número de inflorescencias y el número de flores por inflorescencia serían blancos de la selección. Para el número de frutos como medida de adecuación, la selección direccional mediada por polinizadores promovería un

incremento en el número de inflorescencias ( $\beta_{ii} = 0,379$ , e.e. = 0,091,  $p < 0,001$ ); y en el número de flores por inflorescencias ( $\beta_{ii} = 0,515$ , e.e. = 0,091,  $p < 0,001$ ; Figura 1).

Para la proporción de frutos como estimador de adecuación, no se detectó selección significativa sobre el número de inflorescencias ( $\beta_{ij} = -0,092$ , e.e. = 0,085,  $p > 0,2$ ), ni sobre el número de flores por inflorescencia ( $\beta_{ij} = -0,001$ , e.e. = 0,085,  $p > 0,9$ ). El diámetro basal fue una covariable no significativa al ser incorporada en los modelos multivariados (número de frutos,  $\beta_{ij} = -0,081$ , e.e. = 0,110,  $p > 0,4$ ; proporción de frutos,  $\beta_{ij} = -0,117$ , e.e. = 0,078,  $p > 0,1$ ) y fue omitida en la estimación de los gradientes de selección arriba reportados.

DISCUSIÓN

Los individuos de la población estudiada de *P. carthagenensis* son autocompatibles y producen frutos por autogamia espontánea. Los resultados de este trabajo sugieren además que los polinizadores son relevantes en la producción de frutos. La proporción de frutos producidos respecto del número de flores («fruit set») fue 1,6 veces mayor en las inflorescencias disponibles a los polinizadores, que en las inflorescencias embolsadas. Este patrón podría ser un indicio de depresión por endogamia, ya que una menor producción de frutos en las infrutescencias clausuradas a los polinizadores podrían deberse

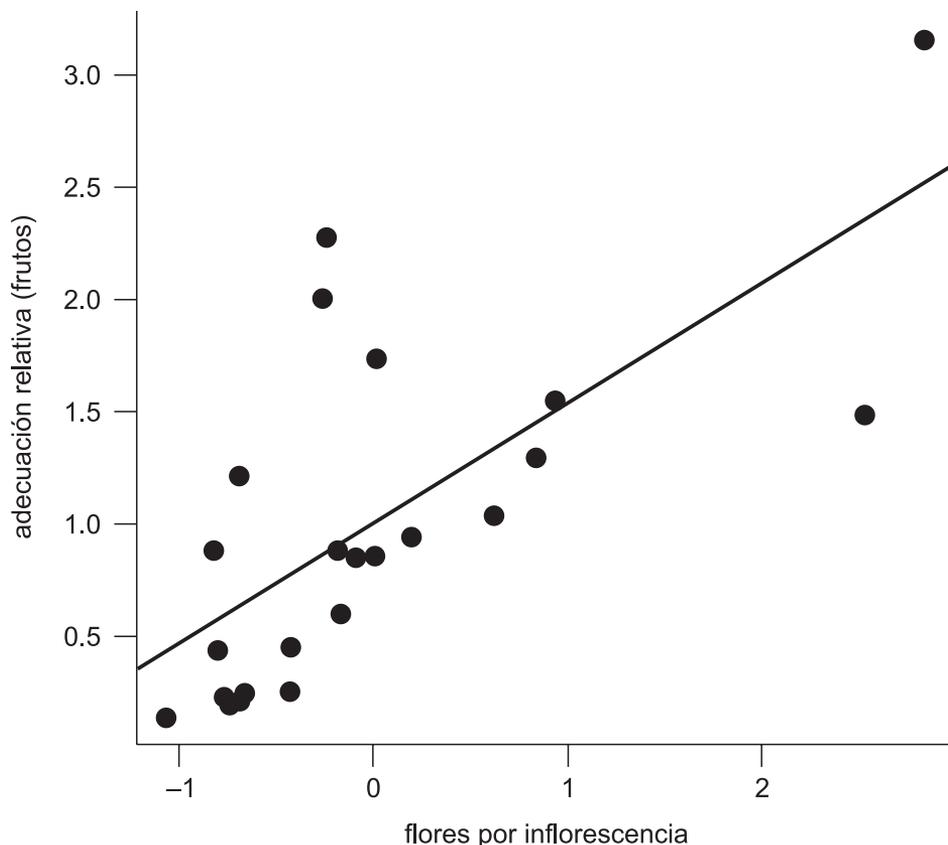
**Tabla 2.** Diferenciales de selección sobre el despliegue floral en una población de *Psychotria carthagenensis*. Se indican valores de coeficientes de selección (lineal = si; no lineal = cii), entre paréntesis el error estándar (e.e.) y el nivel de significación [\*\*\*  $P < 0,001$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*  $P < 0,05$ ; §  $P < 0,1$ ; ns, no significativo]. Ver sección Materiales y métodos para una descripción de las medidas de adecuación.

Rasgos	Medidas de adecuación			
	Frutos		Proporción de frutos ("fruit set")	
	s <sub>i</sub> (e.e.)	c <sub>ii</sub> (e.e.)	s <sub>i</sub> (e.e.)	c <sub>ii</sub> (e.e.)
Número de inflorescencias	0.406 (0.143) **	0.190 (0.230) ns	-0.092 (0.082) ns	-0.136 (0.114) ns
Flores por inflorescencia	0.535 (0.121) ***	0.405 (0.140) **	-0.006 (0.085) ns	-0.144 (0.078) §

a una menor calidad del polen del mismo individuo (Wilcock y Neiland, 2002). Otra explicación no excluyente es que la limitación por polen condicione la producción de frutos. La limitación por polen ocurre cuando las plantas producen menos frutos y/o semillas que lo que deberían producir en condiciones de una adecuada recepción de polen en términos de cantidad y calidad (Knight *et al.*, 2005; Aizen y Harder, 2007). Bajo limitación por polen, el éxito femenino y masculino es limitado por oportunidades de apareamiento, de manera que el ambiente de polinización determinaría las caracte-

rísticas de la selección sobre los rasgos florales (Harder y Aizen, 2010). Como resultado, al menos en teoría, la limitación por polen podría reducir el umbral de depresión por endogamia que permite la evolución de la autofecundación y restringir estados iniciales en la evolución de la heterostilia (Harder y Aizen, 2010). Consecuentemente, podría interpretarse que la población estudiada de *P. carthagenensis* podría haber sido afectada por limitación por polen y depresión por endogamia.

Dado que los individuos de la población estudiada de *P. carthagenensis* son autocom-



**Fig. 1.** Los polinizadores promueven despliegues florales de mayor tamaño. Considerando el número de frutos como estimador de adecuación, se representa la selección direccional sobre el número de flores por inflorescencia (variable estandarizada) en una población de *Psychotria carthagenensis*. La línea media representa gráficamente la intensidad de la selección [ $s_i = 0.535$ , e.e. = 0.121;  $\beta_{ij} = 0.515$ , e.e. = 0.091,  $p < 0.001$ ]. Ver la sección Materiales y métodos y la sección Resultados para una descripción de las medidas de adecuación y de los análisis realizados.

patibles y producen frutos por autogamia espontánea, la producción de frutos sería tanto un resultado de la polinización por autogamia, como de una adicional acción de los polinizadores, que promoverían una mayor producción de frutos por autogamia (polinización con origen y destino del polen en una misma flor), geitonogamia (polinización con origen y destino del polen en flores de una misma planta) y/o xenogamia (polinización con origen y destino del polen en flores de distintos individuos). En este sentido, la población estudiada de *P. carthagenensis* expresaría un sistema de apareamiento mixto, como ha sido reportado en localidades de Mato Grosso do Sul, Brasil (Faria *et al.*, 2012), lo cual necesita ser verificado para esta y otras poblaciones del amplio rango de distribución de *P. carthagenensis*.

Un mayor entendimiento del sistema de reproducción en *P. carthagenensis* en poblaciones de Argentina, en aspectos morfológicos (expresión sexual de flores individuales, hercogamia) y funcionales (sistema de apareamiento, sistema de incompatibilidad, recompensas a los polinizadores), requeriría de experimentos de polinización que incluyan tratamientos con deposición de polen manipulado, descripción de flujos de polen entre individuos, tasas de producción de néctar y comportamiento de los polinizadores (Kearns y Inouye, 1993), y pruebas de efectos de la calidad y cantidad de polen (Alonso *et al.*, 2012). Estudios en especies de *Psychotria* y otras Rubiaceae se han enfocado en conocer sus sistemas reproductivos (e. g., Sobrevila *et al.*, 1983; Contreras y Ornelas 1999; Castro y Araujo, 2004; Castro *et al.*, 2004; Virillo *et al.*, 2007; Sakai y Wright, 2008; Consolaro *et al.*, 2011; Faria *et al.*, 2012; Hernández-Ramírez, 2012). Aún así, conocemos muy poco sobre los procesos selectivos mediados por polinizadores sobre atributos del despliegue floral.

Los análisis de selección mostraron que los polinizadores promoverían un incremento en el número de inflorescencias y en el número de flores por inflorescencia, cuando se considera el número de frutos como esti-

mador de adecuación. El número de frutos es resultado directo del número de flores, y los polinizadores suelen ser atraídos por despliegues florales de mayor tamaño (Ohashi y Yahara, 2002; Benitez-Vieyra *et al.*, 2006). Sin embargo, un incremento en las tasas de visitas podría traer como consecuencia un incremento de las tasas de autofecundación, lo que representaría un costo en términos de depresión por autogamia y en desperdicio de óvulos y polen (Harder y Barrett, 1995), procesos que no han sido investigados en *P. carthagenensis*. Esto sería explicado porque los polinizadores gastan más tiempo en individuos y/o en inflorescencias con más flores, un comportamiento que optimiza la obtención de recursos florales, ya que obtendrían más recursos por unidad de tiempo (Harder y Barrett 1996; Klinkhamer *et al.*, 2001). Estas ideas no han sido puestas a prueba en *P. carthagenensis*, lo cual aunado al hecho de que a nivel de especie presenta un sistema morfológica y funcionalmente polimórfico (Faria *et al.*, 2012), sugieren que estudios sobre la biología de la polinización, la selección sobre caracteres florales, así como el papel de otros agentes de selección en *P. carthagenensis* (Valoy *et al.*, 2012), son promisorias vías de exploración.

Otro gran desafío lo representa el sistema mixto de polinización, en el sentido de corroborar si se trata de una apuesta a la garantía reproductiva (Busch y Delph, 2012) y de una salida evolutiva a la limitación por polinizadores (Harder y Aizen, 2010). Una ruta de investigación interesante es explorar en qué medida la expresión del sistema de apareamiento y compatibilidad pueden contribuir a la variación en producción y calidad de frutos. Esta relación ha sido sugerida con base en las diferencias esperadas entre plantas auto-compatibles o con sistemas mixtos, en comparación con sistemas auto-incompatibles o de entrecruzamiento obligado (Pellmyr, 2002; Medel y Nattero, 2009). Un mayor tamaño del despliegue en términos de número de frutos producidos podría promover además un mayor éxito de dispersión de semillas, ya que los frugívoros prefieren plantas con mayor número de frutos (Moe-

genburg y Levey, 2003; Blendinger y Villegas, 2011). Sin embargo, los frutos producidos por autofecundación en general podrían ser de menor tamaño y de menor calidad en términos de concentración y composición de azúcares totales (Richards, 1986; Jordano, 1995). En este caso, las plantas estarían ante una disyuntiva entre (1) desplegar un mayor número de frutos para incrementar la tasa de visitas de frugívoros y (2) mantener la calidad del despliegue para incrementar la tasa de consumo y la viabilidad de las semillas en sitios seguros; un tema que es poco conocido y que necesita ser atendido. Estas hipótesis sugieren además que el despliegue floral sería blanco de la selección mediada por polinizadores y por frugívoros, lo cual requiere de futuros estudios. Si la intensidad de la selección mediada por frugívoros es suficientemente fuerte sobre el despliegue de frutos, resultado de autofecundación o entrecruzamiento, la autocompatibilidad en *P. carthagenensis* podría ser el resultado de presiones de selección en la polinización y una salida evolutiva para garantizar la dispersión de semillas. Discernir entre los procesos selectivos que determinan la evolución del despliegue floral en *Psychotria carthagenensis* es aún un terreno de investigación inexplorado.

#### AGRADECIMIENTOS

A las autoridades y personal del Parque Sierra de San Javier por el apoyo brindado para realizar esta investigación. A dos revisores anónimos que mejoraron sustancialmente el manuscrito final. Este estudio formó parte de la Tesina de Licenciatura en Ciencias Biológicas desarrollada por Analía Benavidez en la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo (Universidad Nacional de Tucumán), y fue financiado parcialmente por la Fundación Miguel Lillo y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) de Argentina.

#### BIBLIOGRAFÍA

- Aizen, M. A. & L. D. Harder. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology* 88: 271-281.
- Alonso, C.; C. M. Herrera & T.-L. Ashman. 2012. A piece of the puzzle: a method for comparing pollination quality and quantity across multiple species and reproductive events. *New Phytologist* 193: 532-542.
- Anderson I. A. & J. W. Busch. 2006. Relaxed pollinator-mediated selection weakens floral integration in self-compatible taxa of *Leavenworthia* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 93: 860-867.
- Barrett, S. C. H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 358: 991-1004.
- Benavidez, 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.
- Benitez-Vieyra S.; A. M. Medina; E. Glinos & A. A. Cocucci. 2006. Pollinator-mediated selection on floral traits and size of floral display in *Cyclopogon elatus*, a sweat bee-pollinated orchid. *Functional Ecology* 20: 948-957.
- Blendinger, P. G. & M. Villegas. 2011. Crop size is more important than neighborhood fruit availability for fruit removal of *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) by bird seed dispersers. *Plant Ecology* 212: 889-899.
- Brodie III, E. D.; A. J. Moore & F. J. Janzen. 1995. Visualizing and quantifying natural selection. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 313-318.
- Busch, J. W. & L. F. Delph. 2012. The relative importance of reproductive assurance and automatic selection as hypotheses for the evolution of self-fertilization. *Annals of Botany* 109: 553-562.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia de Agricultura, Jardinería y Fruticultura. ACME, Buenos Aires, 85 pp.
- Castro, C. & A. C. Araujo. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 244: 131-139.
- Castro, C. C., P. E. A. M. Oliveira & M. C. Alves. 2004. Breeding system and floral morphometry of distylous *Psychotria* L. species in the Atlantic rain forest, SE Brazil. *Plant Biology* 6: 755-760.
- Consolaro, H. N.; S. C. S. Silva & P. E. Oliveira. 2011. Breakdown of distyly and pin-monomorphism in *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Plant Species Biology* 26: 24-32.

- Contreras, P. S. & J. F. Ornelas. 1999. Reproductive conflicts of *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) a distylous shrub of a tropical cloud forest in Mexico. *Plant Systematics and Evolution* 219: 225-241.
- Cresswell, J. E. 1998. Stabilizing selection and the structural variability of flowers within species. *Annals of Botany* 81: 463-473.
- Faria, R. R.; L. Navarro; V. Ferrero & A. C. Araujo. 2012. Flexible mating system in distylous populations of *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae) in Brazilian Cerrado. *Plant Systematics and Evolution* 298: 619-627.
- Ferrer, M. M. & S. V. Good. 2012. Self-sterility in flowering plants: preventing self-fertilization increases family diversification rates. *Annals of Botany* 110: 535-553.
- Goodwillie, C.; S. Kalisz & C. G. Eckert. 2005. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 47-79.
- 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.
- Harder L. D. & S. C. H. Barrett. 1995. Mating costs of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature* 373: 512-515.
- Harder, L. D. & S. C. H. Barrett. 1996. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In: D. G. Lloyd & S. C. H. Barrett (editors). *Floral biology. Studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman & Hall, New York, pp. 140-190.
- Harder, L. D. & M. A. Aizen. 2010. Floral adaptation and diversification under pollen limitation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 529-543.
- Harder, L. D. & S. D. Johnson. 2009. Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytologist* 183: 530-545.
- Hernández-Ramírez, A. M. 2012. Distyly, floral visitors, and fructification in 2 natural populations of *Psychotria nervosa* (Rubiaceae). *Ecoscience* 19: 133-139.
- Igiæ B. & J. R. Kohn. 2006. The distribution of plant mating systems: study bias against obligately outcrossing species. *Evolution* 60: 1098-1103.
- Igiæ B. & J. W. Busch. 2013. Is self-fertilization an evolutionary dead end? *New Phytologist* 198: 386-397.
- Jordano, P. 1995. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology* 76: 2627-2639.
- Kearns, C. A. & D. W. Inouye. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Niwot, 583 pp.
- Klinkhamer, P. G. L.; T. J. de Jong & L. A. Linnebank. 2001. Small-scale spatial patterns determine ecological relationships: an experimental example using nectar production rates. *Ecology Letters* 4:559-567.
- Knight, T. M.; J. A. Steets; J. C. Vamosi; S. J. Mazer; M. Burd; D. R. Campbell; M. R. Dudash; M. O. Johnston; R. J. Mitchell & T.-L. Ashman. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 467-497.
- Koch, A. K.; P. Campos da Silva & C. A. Silva. 2010. Biología reproductiva de *Psychotria carthagenensis* (Rubiaceae), especie distílica de fragmento forestal de mata ciliar, Centro-Oeste do Brasil. *Rodriguésia* 61:551-558.
- Lamelas, C. M.; J. D. Forciniti & L. Soulé Gómez. 2011. El tiempo y los cultivos en el periodo julio - septiembre 2010. *Avance Agroindustrial* 32:42-47.
- Lande, R. & S. J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.
- Medel, R. & J. Nattero. 2009. Selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral: examinando causas y blancos de selección natural. En: R. Medel, M. A. Aizen & R. Zamora (editores). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria, S.A., Santiago, pp. 77-94.
- Moegenburg, S. M. & D. J. Levey. 2003. Do frugivores respond to fruit harvest? An experimental study of short term responses. *Ecology* 84: 2600-2612.
- Ohashi, K. & T. Yahara. 2002. Visit larger displays but probe proportionally fewer flowers: counterintuitive behaviour of nectar-collecting bumble bees achieves an ideal free distribution. *Functional Ecology* 16:492-503.
- Ordano, M.; J. Fornoni; K. Boege & C. Domínguez. 2008. The adaptive value of phenotypic floral integration. *New Phytologist* 179: 1183-1192.
- Ordano, M.; K. Aguilar Tejada & A. Benavidez. 2011. Caracterización de la variación intra-individual en tamaño y forma del fruto en *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Lilloa* 48: 189-204.
- 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.
- Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. In: C. M. Herrera & O. Pellmyr (editors). *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford, pp. 157-184.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Founda-

- tion for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Raduski, A. R.; E. B. Haney & B. Igiæ. 2012. The expression of self-incompatibility in Angiosperms is bimodal. *Evolution* 66: 1275-1283.
- Real, L. (Editor). 1983. *Pollination biology*. Academic Press, Orlando, 338 pp.
- Richards, A. J. 1986. *Plant breeding systems*. Allen and Unwin, London, 544 p.
- Sakai, S. & S. J. Wright. 2008. Reproductive ecology of 21 coexisting *Psychotria* species (Rubiaceae): when is heterostyly lost? *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 125-134.
- Sicard, A. & M. Lenhard. 2011. The selûng syndrome: a model for studying the genetic and evolutionary basis of morphological adaptation in plants. *Annals of Botany* 107: 1433-1443.
- Sobrevila, C., N. Ramírez & N. Xena de Enrech. 1983. Reproductive Biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolaris* (Rubiaceae), heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. *Biotropica* 15: 161-169.
- Valoy, M.; M. Ordano & A. Benavidez. 2012. Herbivoría foliar y autonomía de ramas en *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Lilloa* 49: 000-000.
- Virillo, C. B.; F. N. Ramos; C. C. de Castro & J. Semir. 2007. Floral biology and breeding system of *Psychotria tenuinervis* Muell. Arg. (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, SE Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 21: 879-884.
- Wilcock, C. & R. Neiland. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science* 7: 270-277.
- Winn, A. A.; E. Elle; S. Kalisz; P.-O. Cheptou; C. G. Eckert; C. Goodwillie; M. O. Johnston; D. A. Moeller; R. H. Ree; R. D. Sargent, & M. Vallejo-Marín. 2011. Analysis of inbreeding depression in mixed-mating plants provides evidence for selective interference and stable mixed mating. *Evolution* 65: 3339-3359.