

Retraso del enverdecimiento en las hojas nuevas de *Pernettya prostrata* (ericaceae): posibles funciones adaptativas

Óscar M. Chaves¹

Recepción: 28 de octubre de 2006. Aprobación: 19 de marzo de 2007

Resumen

El retraso del enverdecimiento de las hojas nuevas es un fenómeno común en muchas especies de plantas tropicales. Así, en diferentes bosques lluviosos y de páramo de Costa Rica es frecuente observar una coloración rojiza en las hojas nuevas de diferentes especies de árboles y arbustos. Sin embargo, hasta la fecha no se conoce con certeza la función que desempeña este carácter. Con el fin de evaluar el posible significado adaptativo de la coloración rojiza en las hojas nuevas del arbusto rastrero *P. prostrata* en un ecosistema de páramo del Cerro de la Muerte. Sometí a prueba dos hipótesis principales: (1) la coloración rojiza de las hojas nuevas reduce los daños por herbivoría y, (2) esta coloración representa un mecanismo de fotoprotección. Para esto, establecí 20 parcelas de 15 x 15 m en un bosque de páramo del Cerro de la Muerte, en Costa Rica. En cada parcela diferencié tres diferentes microhábitas lumínicos (sombra, sombra intermedia y sol). En cada uno de estos microhábitas determiné la proporción de hojas rojizas y hojas verdes que presentaban daños por herbivoría, así como la proporción de hojas rojizas asociada a cada microhábita lumínico. La herbivoría en hojas nuevas rojizas y verdes fue semejante. Sin embargo, la proporción de hojas rojizas por rama se incrementó con la exposición a la luz. Estos resultados sugieren que la pigmentación rojiza de las hojas nuevas de *P. prostrata* podría representar una adaptación fisiológica contra el exceso de radiación solar que reciben las plantas de ambientes de páramo.

Palabras claves: *Pernettya prostrata*, folivoría, hojas rojizas, fotoprotección, vegetación de páramo, Costa Rica.

Abstract

During February and March of 2002, I study the adaptive significance of the reddish coloration in the new leaves of the shrub *P. prostrata*. I evaluated two main hypotheses: (1) the reddish coloration of the new leaves reduces the damages for herbivory and, (2) this coloration represents a photoprotection mechanism. For this, I established twenty plots of 15 x 15 m in an elfin forest of the Cerro de la Muerte, Costa Rica. In each plot, I differentiate three different light microhabitats (shade, intermediate shade and sun). In each one these microhabitats I determine the proportion of reddish leaves and green leaves that presented herbivory damages, as well as the proportion of reddish leaves associated to each light microhabitat. The herbivory in reddish new leaves and greens was similar. However, the proportion of reddish leaves for branch was increased with the light exposition. These results suggest that the reddish pigmentation of the new leaves of *P. prostrata* could represent a physiologic adaptation against the excess of solar radiation that receives the plants of the Tropical Montane Cloud Forest.

Key words: *Pernettya prostrata*, folivory, reddish leaves, photoprotection, elfin forest, Costa Rica.

INTRODUCCIÓN

La herbivoría es uno de los principales factores que afecta el crecimiento de las comunidades vegetales alrededor del los trópicos (Coley & Barone 1996, Maron 1998). Aún en aquellos casos en que el daño por herbivoría se considere moderado, aunado a otros factores adversos, como la competencia

interespecífica o el estrés hídrico podría tener importantes repercusiones sobre valor adaptativo de la planta (Brown *et al.* 1987). Las complejas interacciones evolutivas entre herbívoros y plantas han favorecido la aparición de una amplia variedad de defensas químicas, mecánicas y fenológicas, que

1. Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Instituto para la Conservación y el Desarrollo Sostenible (INCODESO), San José, Costa Rica. [ochaba@oikos.unam.mx]

limitan la acción de los herbívoros (Coley & Barone 1996). Así, en la mayoría de plantas tropicales se presentan diferentes concentraciones de compuestos químicos como (p.ej. fenoles, alcaloides, taninos y clicósidos) que resultan tóxicos para muchos herbívoros (Janzen 1981, Coley & Barone 1996). Adicionalmente, muchas plantas presentan en hojas y en otros órganos defensas estructurales, como abundante pubescencia (Lieberman & Lieberman 1984), alto contenido de fibra, esclerénquima y lignina (Medina 1984, Barone & Coley 2002), espinas y cubiertas seminales duras y gruesas (Herrera 1982, Grubb 1992).

Aparte del efecto de los metabolitos secundarios y las defensas físicas, los daños por herbivoría se reducen en muchas plantas de zonas tropicales y templadas mediante diferentes estrategias fenológicas (Mooper & Simberloff 1995). Se ha observado que las especies que concentran la producción de hojas, flores y frutos durante la estación seca sufren un daño por insectos fitófagos significativamente menor que las especies que lo hacen durante la estación lluviosa (Aide 1988, 1993).

Otra estrategia mencionada por algunos autores, es el retraso del enverdecimiento de las hojas hasta que se complete la expansión foliar. En la mayoría de los casos este fenómeno va acompañado de la presencia de antocianinas y otros pigmentos como carotenoides, flavonoles epidérmicos, dihidroflavonoles y ácidos hidroxicinámicos, que les dan a las hojas una coloración rojiza característica (Gould *et al.* 2000, 2002, Lee 2001). Entre estos pigmentos, las antocianinas son los más evidentes por su coloración rojiza y están presentes tanto en angiospermas, como en gimnospermas y en helechos (Winkel-Shirley 2002, Schaefer & Rolshausen 2006).

Aproximadamente una tercera parte de las especies de plantas tropicales producen hojas nuevas rojizas (Coley & Kursar 1996), lo cual es resultado del retraso en la producción de clorofila o del retraso en el desarrollo de los cloroplastos (Juniper 1993). Por ejemplo, el porcentaje de especies de plantas vasculares que producen hojas jóvenes rojizas es de 7% en el bosque de Chamela (Opler *et al.* 1980), de 16% en la Estación Biológica La Selva (Opler *et al.* 1980), de 24% en Marengo (Quesada *et al.* 1997) y de 36% en Barro Colorado (Coley & Kursar 1996). Algunos autores sostienen que el retraso del enverdecimiento podría ser selectivamente favorable para muchas especies de plantas, pues las hojas nuevas ya no serían tan atractivas para los insectos fitófagos

(p. ej., Coley & Barone 1996, Coley & Kursar 1996). Por tanto, se esperaría que aquellas especies que presenten esta característica, sufran menos herbivoría que las especies que no la presenten. Sin embargo, otros autores sostienen que el color rojizo que presenta las hojas nuevas de muchas especies de plantas tiene que ver más con protección contra radiación ultravioleta o fotoprotección que contra herbivoría (Lee *et al.* 1987). Esta segunda hipótesis sería especialmente favorable en aquellas especies de bosques alpinos o bosque de páramos (Veit *et al.* 1996, Körner 1999), las cuales están más expuestas a la radiación solar que las especies de los bosques de menor elevación.

En los bosques de páramo de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica, la coloración rojiza en las hojas y tallos jóvenes es común en muchas especies de plantas. Este es el caso del arbusto rastrero *Pernettya prostrata*, el cual tiene la particularidad de que algunos individuos producen hojas nuevas rojizas, mientras que otros producen hojas nuevas verdes (*obs. pers.*). Esta característica hace que sea una especie idónea para evaluar el significado adaptativo de la coloración rojiza de las hojas en plantas de páramo. Sin embargo, hasta la fecha en esta especie no se ha realizado ningún estudio relacionado con el tema.

La finalidad de esta investigación fue evaluar la validez de la hipótesis de defensa contra herbivoría y de fotoprotección en las hojas rojizas de *Pernettya prostrata*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo durante los meses febrero y marzo de 2002 en un bosque de páramo del Cerro de la Muerte, Cordillera de Talamanca (Costa Rica), ubicado a una altitud de aproximadamente de 3200 msnm. Como en la mayoría de bosques montanos o de páramos de Costa Rica, son zonas muy húmedas, con una estación lluviosa de casi ocho meses (Kappelle 2001). La temperatura anual promedio es de alrededor de 11 °C y la precipitación promedio anual es de 2812 mm (Instituto Meteorológico Nacional 1988). Enero es el mes más frío del año con temperaturas que pueden llegar a 3 °C bajo cero durante las noches. La humedad relativa oscila entre 35 y 95% durante la época seca y entre 70 y 90% durante la época lluviosa (Kappelle 1996). La mayoría de los suelos de la parte alta de la Cordillera de Talamanca se han desarrollado

sobre las cenizas emanadas por los volcanes de la Cordillera Volcánica Central, por lo que son suelos oscuros, profundos, ricos en material orgánico, con baja fertilidad y un drenaje excesivo (Vásquez 1983). Los robledales constituidos por diferentes especies de *Quercus* son la comunidad vegetal dominante en el lugar. En el dosel predominan especies como *Q. costarricensis*, *Q. copeyensis*, *Q. seemannii*, *Miconia lauriformis*, *Alfaroa costarricensis*; mientras que en el sotobosque son comunes diferentes especies de *Fuchsia*, *Miconia*, *Piper*, *Chusquea* y *Geonoma*. En el suelo se presentan diferentes especies herbáceas y arbustivas de las familias Gesneriaceae, Acanthaceae, Asteraceae, Campanulaceae y Ericaceae.

Especie estudiada

El género *Pernettya* está constituido por un total de 20 especies, 15 de ellas distribuidas en América y las otras cinco en Nueva Zelanda y están restringidas principalmente a bosques nubosos de altura (Gentry 1995). En Costa Rica, este género es monoespecífico y está representado por el bejuco muela, arrayán o reventadera, *Pernettya prostrata* (Cav.) DC. Es común en zonas altas de la vertiente del Pacífico y la vertiente del Caribe, desde los 1000 a los 3820 msnm (Instituto Nacional de Biodiversidad 1997).

Como muchas de las especies que comprende la familia Ericaceae, presenta pequeñas hojas simples, alternas y de consistencia coriácea. Produce flores solitarias en la parte superior de las ramitas, las cuales presenta los lóbulos del cáliz secos. En la parte apical de las ramitas produce pequeñas hojas nuevas (de 0.3 a 0.5 cm²) que en algunos casos son rojizas y en otros son verdes (obs. pers.).

Establecimiento de tratamientos lumínicos

En forma aleatoria se establecieron 20 cuadrículas de 15m X 15 m en cada una de las cuales seleccionamos diez individuos de *Pernettya prostrata* (*P. prostrata* de aquí en adelante) creciendo en cada una de las siguientes condiciones de exposición a la luz: sombra (de 0 a 25% de exposición), sombra intermedia (de 50 a 75 % de exposición) y sol (> 75% de exposición). La cantidad de luz que llegaba a cada uno de los tres microhábitats se midió utilizando un luxímetro (EXTECH Instruments).

Medición de herbivoría

En cada cuadrícula, se eligió 10 individuos por microhábitat lumínico, en cada uno de los cuales seleccioné en forma aleatoria tres ramas en las cuales

conté la cantidad total de hojas rojas y hojas verdes. Debido al reducido tamaño de las hojas de *P. prostrata*, estimamos la herbivoría *in situ* utilizando una filmína de 4 x 4 cm, cuadrículada cada 0,2 cm. Además se anotó la proporción de hojas dañadas con respecto al total de hojas. El mismo procedimiento anterior se aplicó para determinar la herbivoría en 24 individuos con hojas nuevas rojas y 22 individuos con hojas nuevas verdes pertenecientes al tratamiento de sol.

Análisis de la filotaxia

En forma aleatoria seleccioné cuatro ramas de 25 individuos de *P. prostrata*, en cada una de las cuales realicé un análisis descriptivo de la disposición de las hojas con respecto al eje central. En cada individuo seleccioné aleatoriamente tres hojas nuevas y tres hojas maduras las cuales marqué con un marcador indeleble. En estas hojas determiné el ángulo de inclinación de con respecto al eje central de cada rama, para lo cual utilicé un transportador plástico. Finalmente colecté las hojas nuevas y las hojas maduras marcadas para determinar el área foliar con un medidor de área foliar (Li-Cor Inc., modelo Li-3100 Lincoln, Nebraska).

Análisis estadísticos

Para comparar la proporción de hojas rojas en cada uno de los microhábitats lumínicos, realicé un ANDEVA no paramétrico (prueba de Kruskal-Wallis, Zar 1999). Para comparar la herbivoría entre hojas rojas y hojas verdes por individuo, realicé una prueba de Wilcoxon, debido a que las hojas se encontraban dentro de una misma rama. Además, comparé la cantidad de herbivoría en hojas jóvenes rojas y verdes expuestas al sol mediante una U de Mann-Whitney (Zar 1999). Para comparar el ángulo de inclinación entre hojas nuevas y hojas maduras realicé una prueba de t-Student. La misma prueba se aplicó para comparar el área foliar entre ambos tipos de hoja. En todos los casos, se utilizó el paquete estadístico SYSTAT 9.0 (SYSTAT 1999).

RESULTADOS

Efecto de la herbivoría

La coloración rojiza se presentó principalmente en las hojas jóvenes cercanas al meristema apical de la planta, pero también en algunas hojas maduras, ramas jóvenes y yemas axilares. En promedio, el daño causado por los herbívoros en los diferentes tipos de hojas fue de $4,4 \pm 0,4$ % del área foliar.

La proporción de hojas con herbivoría fue superior en las verdes maduras que en hojas jóvenes rojizas (Wilcoxon=196,5, $p=0,002$; Fig. 1). Pero al considerar sólo las hojas jóvenes expuestas a la luz, esta proporción fue similar en ambos tipos de hojas (36% vs 27%, $U=309,5$, $n=120$, $p=0,93$).

Efecto de la radiación solar

La proporción de hojas rojizas fue mayor en los microhábitas más expuestos a la luz (Kruskal Wallis =103,9, g.l.=2, $p<0.0001$; Fig. 2). En todos los casos, la proporción de hojas rojizas tendió a incrementarse siguiendo un gradiente lumínico (Fig. 2).

Filotaxia

Las ramas analizadas, estuvieron constituidas por hojas fuertemente coriáceas, distribuidas helicoidalmente con torno al eje central. El ángulo de inclinación fue mayor en las hojas nuevas que en las hojas maduras ($55,6^\circ \pm 6,2^\circ$ vs $37,3^\circ \pm 4,4^\circ$, $t=6,5$, g.l. = 168, $p=0,01$). El área foliar fue mayor en las hojas maduras que en las hojas nuevas ($0,56 \pm 0,07$ cm² vs $0,26 \pm 0,02$ cm², $t=8,5$, g.l. = 150, $p=0,001$).

DISCUSIÓN

Efecto de la herbivoría

P. prostrata mostró una folivoría inferior al 5%, lo cual es bastante bajo en comparación a otros tipos de bosque tropicales. Así por ejemplo, en las plantas leñosas de los bosques tropicales secos la pérdida promedio de área foliar por año es de 14,2%, mientras que en las especies tolerantes a la sombra de los bosques húmedos es de 11,1% (Barone & Coley 2002). En el Parque Nacional Palo Verde, Dirzo & Domínguez (1995) midieron el porcentaje de daño durante la estación lluviosa en una muestra de 45 plantas provenientes de 33 especies de árboles caducifolios y determinaron que la mayoría de especies presentaban una pérdida de área foliar del 1 al 12%. En el bosque caducifolio de Chamela México, Filip et al. (1995) midieron la pérdida de área foliar en 16 especies caducifolias, entre 1983 y 1985; registrando porcentajes de daño similares a través de esos años (6,7, 9,2, y 7,8%, respectivamente). Esto sugiere, entre otras cosas, que en las plantas de zonas altas la presión ejercida por los herbívoros es despreciable en comparación con otros tipos de ecosistemas tropicales (Coley & Barone 1996). Además, en los bosques de altura, los

mamíferos parecen ser herbívoros más importantes que los insectos, por lo cual los daños por folivoría tienden a ser mínimos. Por ejemplo, en un sector cercano a la Estación Biológica Las Alturas, en la Cordillera de Talamanca, Holl & Lulow (1997) compararon la herbivoría producida por insectos y vertebrados, y encontraron en la mayor parte la herbivoría en plántulas y semillas fue ocasionada por roedores. Algo similar también se ha reportado en las zonas alpinas templadas, en donde los mamíferos rumiantes son los principales causantes de la herbivoría (Fisk & Schmidt 1995).

Por otra parte, diferentes estudios sugieren que la coloración rojiza de las hojas nuevas es un mecanismo de defensa contra la herbivoría, debido a que existe una fuerte correlación entre las antocianinas y contenido total de fenoles Karageorgou & Manetas (*en prensa*), Schaefer & Rolshausena (2006). De igual modo, Winkel-Shirley (2002) menciona que las antocianinas y otros flavonoides son sustancias que protegen a la planta contra situaciones de estrés provocadas por herbívoros. Sin embargo, los resultados obtenidos en el presente estudio, no parecen apoyar esta "hipótesis defensiva". Así, pese a que en *P. prostrata* la proporción de hojas con herbivoría fue mayor en las verdes que en las rojas, este resultado podría deberse más al efecto de la edad foliar que a una menor palatabilidad o una mayor cantidad de metabolitos de defensa en las hojas rojas. En *P. prostrata* las hojas verdes generalmente son más viejas que las rojas, por lo que han tenido más tiempo para acumular daños. La mayoría de mediciones de herbivoría basadas en un solo muestreo subestiman los daños (Morrow 1984, Coley & Barone 1996), debido a que no toman en cuenta la acumulación del daño a lo largo de la vida de las hojas. Si realmente la coloración rojiza estuviera relacionada con la reducción de la herbivoría, se esperaría que las hojas nuevas rojizas de *P. prostrata* presentaran una menor proporción de folivoría que las hojas nuevas verdes, lo cual no ocurrió en este estudio.

Efecto del ambiente lumínico

Según la hipótesis de convergencia funcional (Field 1991), en las hojas convergen las diferentes presiones selectivas que afectan a la planta en su totalidad. Por esta razón, las diferentes características estructurales, bioquímicas y fisiológicas de las hojas representan buenos predictores de su funcionamiento y de las presiones ambientales a las que se han visto sometidas las plantas (Field 1991, Kitajima *et al.*

1997, Reich et al. 1997). Así, la disposición de las hojas juega un importante papel en la intercepción de luz y, por tanto, en la tasa fotosintética (Chazdon 1986, Chazdon et al 1996). Para Givnish (1984) el tamaño y la disposición óptima de las hojas en una planta son aquellos que tienden a incrementar la tasa fotosintética y reducir los costos transpiratorios. En plantas sometidas a condiciones de sequía o alta irradiación lumínica, la transpiración se incrementa proporcionalmente al área foliar, por lo que se favorecen las plantas con hojas pequeñas y cutículas gruesas (Givnish 1984, Press et al. 1995). Así, Kappelle (1991), menciona que las especies con hojas nanófilas (0,25-2,25 cm²) son características del subpáramo de Costa Rica, tal y como ocurre en el caso de *P. prostrata*. Adicionalmente, una cutícula gruesa contribuye a disipar o reflejar el exceso de radiación solar, reduciendo así el riesgo de fotoinhibición y fotooxidación (Chiariello 1984, Givnish 1984, 1988, Knapp & Smith 1989). Todo esto parece ser consistente con el tipo de hojas encontradas en *P. prostrata*, lo cual evidencia su adaptación a las condiciones de alta luminosidad. Por otro, generalmente las hojas nuevas tienen un bajo contenido de fibra y no presentan una cutícula bien desarrollada, por lo que son más vulnerables a los daños físicos en comparación con las hojas maduras (Coley & Kursar 1996). Una estrategia para compensar esta mayor vulnerabilidad de las hojas nuevas podría ser a través de un mayor ángulo de inclinación en comparación con las hojas maduras. Así, en el caso de *P. prostrata* la mayor inclinación de las hojas rojiza reduce el grado de exposición de la lámina foliar a la radiación solar, y por tanto, se disminuye el riesgo de fotoinhibición.

La mayor proporción de hojas con pigmentación rojiza en los individuos de *P. prostrata* más expuestas a la luz, apoya la hipótesis de que la función de la coloración rojiza está relacionada con la fotoprotección. Esto concuerda con lo encontrado por Julien (2000) en los tallos nuevos de rosa. De igual manera Gould et al. (1995, 2000) y Pietrini et al. (2002) sostienen que la pigmentación rojiza es de gran importancia en plantas adaptadas a la sombra, ya que las antocianinas protegen el frágil aparato fotosintético de los destellos de alta intensidad que se producen al mediodía. En *Pseudowintera colorata*, Gould et al. (2002) demostraron que las

regiones rojizas de las hojas tenían una alta capacidad antioxidante en comparación con las regiones verdes. Así, la presencia de antocianinas permite a la lámina foliar una rápida recuperación de los daños oxidativos y mantener niveles bajos de H₂O₂. No obstante, otros estudios indican que las antocianinas tienen un pobre papel en la protección contra la radiación ultravioleta (Woodall & Stewart 1998, Dominy et al. 2002). Dominy et al. (2002) aducen que la fotoprotección es una explicación poco probable debido a que en los bosques tropicales son las xantófilas (p.ej. Lambers & Chapin 1998) y no las antocianinas los pigmentos asociados con esa función. Además, estos mismos autores indican que comúnmente las antocianinas se localizan en la epidermis inferior de la hoja, lejos de los tejidos fotosintéticos, por lo que su contribución a la fotoprotección sería ínfima. Sin embargo, tanto en *Pseudowintera colorata* como en *Quintinia serrata* se ha encontrado que las antocianinas se encuentran dentro de los cloroplastos del mesófilo de empalizada y que esos pigmentos *per se* son capaces prevenir la fotooxidación (Gould et al. 2000, 2002, Feild et al. 2001). Además, el trabajo de Dominy et al. (2002) está claramente sesgado a especies de Bosque Tropical Húmedo y de Bosque Tropical Seco, pero no incluye especies de bosques de altura, en donde el efecto fotoprotector de las antocianinas podría ser más evidente. Por otra parte, sería muy simplista esperar que el rol de la coloración rojiza de las hojas sea el mismo para todas las plantas. Lo más probable es que el valor adaptativo de esa característica varíe de una especie a otra y de un ecosistema a otro. Así, al menos para el caso de arbustos de páramo como *P. prostrata*, la presencia de la coloración rojiza de las hojas está asociada con las condiciones de alta irradiación solar, lo que sugiere que las antocianinas están contribuyendo con la fotoprotección del aparato fotosintético en formación.

AGRADECIMIENTOS

Mi gratitud a Fabiana de Gois por su cooperación durante los monitoreos de campo. A Alejandro Farji y Gilbert Barrantes por las valiosas observaciones que hicieron durante la primera etapa de esta investigación. A la Organización para Estudios Tropicales (OET) y a la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica por el apoyo logístico brindado.

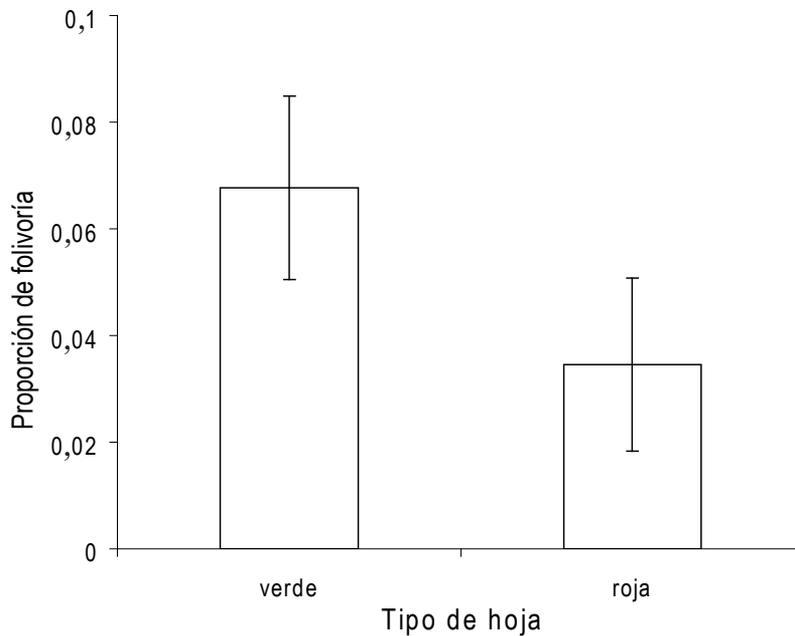


Fig. 1. Promedio de folivoría (± 1 EE) en hojas verdes y rojizas de *P. prostrata* sin tomar en cuenta el estadio ontogenético de la hoja. Los datos provienen de muestreos realizados en un bosque de páramo del Cerro de la Muerte. En cada caso $n = 220$ hojas.

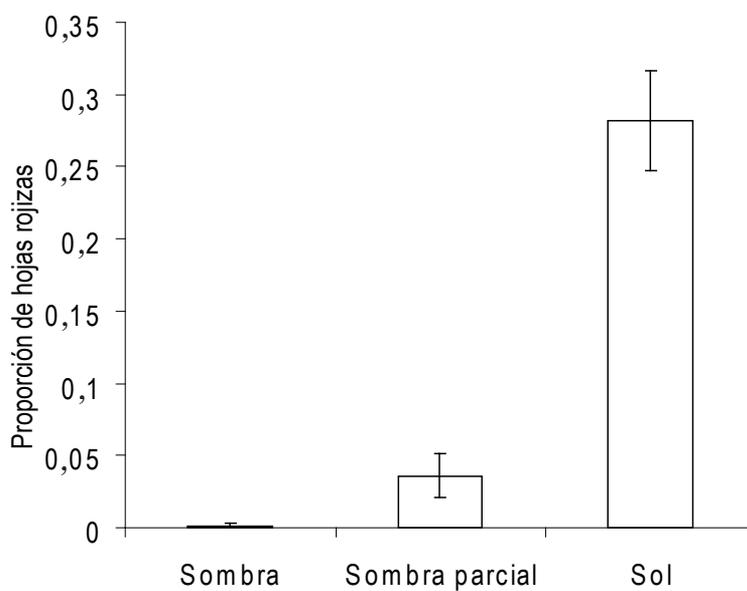


Fig. 2. Proporción promedio (± 1 EE) de hojas rojas según microhábitat lumínico en *P. prostrata*. Los datos provienen de muestreos realizados en un bosque de páramo del Cerro de la Muerte. En cada caso $n = 250$ hojas.

BIBLIOGRAFÍA

- Aide, T.M. 1988. "Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community". *Nature* 336: 574-575.
- Aide, T.M. 1993. "Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community". *Ecology* 74: 455-66.
- Barone, J.A. & P.D. Coley. 2002. "Herbivorismo y las defensas de las plantas". In: M.R. Guariguata & G.H. Kattan (Eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Costa Rica. Pp. 464-492.
- Brown, V.K., A.C. Gange, I.M. Evans & A.L. Storr. 1987. "The effect of insect herbivory on the growth and reproduction of two annual *Vicia* species at different stages in plant succession". *J. Ecol.* 75: 1173-189.
- Chazdon R.L. 1986. "Light variation and carbon gain in rain forest understory palms". *J. Ecol.* 74: 995-1012.
- Chazdon, R.L., R.W. Pearcy, D.W. Lee & N. Fetcher. 1996. "Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments". In: S. Mulkey, R. Chazdon & A. Smith (Eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York. Pp. 5-55.
- Chiariello, N. 1984. "Leaf balance in wet lowland tropics". In: Medina E, Money HA & Vázquez-Yanes C (Eds.). *Physiological ecology of plants of wet tropics*. Pp. 85-98.
- Coley, P.D. & J.A. Barone. 1996. "Herbivory and plant defenses in tropical forest". *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 305-35.
- Coley, P.D. & T.A. Kursar. 1996. "Anti-herbivore defences of young tropical leaves: physiological constraints and ecological tradeoffs". In: S.S. Mulkey, R.L. Chazdon, & A.P. Smith (Eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. New York Chapman & Hall, USA. Pp. 305-336.
- Dirzo, R. & C.A. Domínguez. 1995. "Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests". In: S.H. Bullock & H.A. Mooney (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Pp. 304-325.
- Dominy, N.J., P.W. Lucas, L.W. Ramsden, P. Riba-Hernandez, K.E. Stoner & I. M. Turner. 2002. "Why are young leaves red?". *Oikos* 98:163-176.
- Feild, T.S., D.W. Lee & N. M. Holbrook. 2001. "Why Leaves Turn Red in Autumn. The Role of Anthocyanins in Senescing Leaves of Red-Osier Dogwood". *Plant Physiology* 127: 566-574.
- Field, C.B. 1991. "Ecological scaling of carbon gain to stress and resource availability." In: Mooney, H.A., W.E. Winney & P.E.J., Pell (Eds.). *Responses of plants to multiple stresses*. Academic Press. Pp. 35-65.
- Filip, V., R. Dirzo, J.M. Maass & J. Sarukhán. 1995. "Within and between year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from Mexican deciduous forest." *Biotropica* 27: 78-86.
- Fisk, M.C. & S.K. Schmidt. 1995. "Nitrogen mineralization and microbial biomass nitrogen dynamics in three alpine tundra communities." *Soil Sci Soc Am J.* 59: 1036-1043.
- Gentry, A. 1995. *A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest of South America (Colombia, Ecuador, Peru)*. University of Chicago Press. 895 p.
- Givnish, T.J. 1984. "Leaf and canopy adaptations in tropical forest". In: E. Medina, H.A. Money & C. Vázquez-Yanes (Eds.). *Physiological ecology of plants of wet tropics*. Dr W Junk, Boston. Pp. 51-84.
- Givnish, T.J. 1988. "Adaptation to Sun and Shade: a whole-plant perspective". *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 63-92.
- Gould, K.S., K.R. Markham, R.H. Smith & J.J. Goris. 2000. "Functional role of anthocyanins in the leaves of *Quintinia serrata* A. Cunn." *J. Exp. Bot.* 51:1107-1115.
- Gould, K.S., D. N. Kuhn., D. W. Lee & S. F. Oberbauer. 1995. "Why leaves are sometimes red". *Nature* 378: 241-242.
- Gould, K.S., J. McKelvie & K. R. Markham. 2002. "Do anthocyanins function as antioxidants in leaves? Imaging of H₂O₂ in red and green leaves after mechanical injury". *Plant, Cell & Environment* 25: 1261-1268.
- Grubb, P.J. 1992. "A positive distrust of simplicity-lessons from plant defences and from competition among plants and animals". *J. Ecol.* 80: 585-610.
- Herrera, C.M. 1982. "Defence of ripe fruits from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions". *Amer. Nat.* 120: 218-241.
- Holl, K & M.E. Lulow. 1997. "Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed

- predation in a tropical rainforest". *Biotropica* 29:459-466.
- Instituto Meteorológico Nacional. 1988. *Catastro de las Series de Precipitaciones Medidas en Costa Rica*. Instituto Meteorológico Nacional, MIRENEM. San José. 363 p.
- Instituto Nacional de Biodiversidad. 1997. "Lista de especímenes de *Pernettya prostrata*". Base de datos Atta, INBio.
- Janzen, D.H. 1981. "Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest". *Biotropica* 13: 271-282.
- Julien, J.D. 2000. "Why Are New Rose Shoots Red?". Website.
- Juniper, B.E. 1993. "Flamboyant flushes: are interpretation of non-green flush colors in leaves". In: Int. Dendrol. Soc. Yrbk. Int. Dendrol. Soc., London. Pp. 49-57.
- Kappelle, M. 1991. "Distribución altitudinal de la vegetación del Parque Nacional Chirripó, Costa Rica". *Brenesia* 36:1-14.
- Kappelle, M. 1996. *Los Bosques de Roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: Biodiversidad, Ecología, Conservación y Desarrollo*. Amsterdam, Heredia, Costa Rica, Universidad de Amsterdam-INBio. 336 p.
- Kappelle, M. 2001. "Costa Rica". In: M. Kappelle & A.D. Brown (Eds.). *Bosques Nublados del Neotrópico*. INBio, Costa Rica. Pp. 301-370.
- Karageorgou P, Manetas Y. *The importance of being red when young: field evidence that anthocyanins in young leaves of Quercus coccifera afford considerable protection against insect consumers in addition to a slight protection against excess light*. *Tree Physiol*. In press.
- Kitajima, K., S. Mulkey & S.S. Wright. 1997. "Seasonal leaf phenotypes in the canopy of tropical dry forest: photosynthetic characteristics and associated traits". *Oecologia* 109: 409-498.
- Knapp, A.K. & W.K. Smith. 1989. "Influence of grown form on ecophysiological responses to variable sunlight in subalpine plants". *Ecology* 70: 1069-82.
- Körner, C. 1999. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer-Verlag, Germany. 338 p.
- Lambers, H. & S. Chapin. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag New York Inc. 661 p.
- Lee, D. W. 2001. "Leaf colour in tropical plants: some progress and much mystery." *Malay. Nat. J.* 55: 117-131.
- Lee, D.W., S. Brammeier & A.P. Smith. 1987. "The selective advantages of anthocyanins in developing leaves of mango and cacao". *Biotropica* 19: 40-49.
- Lieberman, D. & M. Lieberman. 1984. "The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest". *Biotropica* 16: 193-201.
- Maron, J.L. 1998. "Insect herbivory above and belowground: individual and joint effects on plant fitness". *Ecology* 79: 1281-93.
- Medina, E. 1984. "Nutrient balance and physiological processes at the leaf level". In: E. Medina, H.A. Money & C. Vázquez-Yanes (Eds.). Pp. 139-154.
- Mopper, S. & D. Simberloff. 1995. "Differential herbivory in an oak population: the role of plant phenology and insect performance". *Ecology* 76:1233-1241.
- Morrow, P.A. 1984. "Assessing the effects of herbivory". In: E. Medina, H.A. Money & C. Vázquez-Yanes (Eds.). *Physiological ecology of plants of wet tropics*. Dr W. Junk, Boston. Pp. 225-231.
- Opler, P.A., G.W. Frankie & H.G. Baker. 1980. "Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica". *J. Ecol.* 68: 167-188.
- Pietrini F, Iannelli MA, Massacci A. 2002. *Anthocyanin accumulation in the illuminated surface of maize leaves enhances protection from photoinhibitory risks at low temperature, without further limitation to photosynthesis*. *Plant Cell Environ* 25:1251-1259.
- Press, M.C., N.D. Brown, M.G. Barker & S.W. Zipperlen. 1995. "Photosynthetic responses to light in tropical rain forest tree seedlings". In: SH Bullock & Mooney HA (Eds.). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Pp. 41-58.
- Quesada, F. J., Q. Jiménez & N. Zamora. 1997. *Árboles de la Península de Osa*. INBio, Heredia, Costa Rica. 411 p.
- Reich, P.B., M.B. Walters & D.S. Ellsworth. 1997. "From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning". *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94: 13730-13734.
- Schaefer, H.M. & G. Rolshausen. 2006. *Plants on red alert: do insects pay attention?*. *BioEssays* 28:65-71.
- SYSTAT. 1999. *SYSTAT version 9.0 for Windows*. SPSS, Chicago.

- Vásquez, A. 1983. "Soils". In: D.H. Janzen (Ed.). *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press, Chicago. Pp. 63-65.
- Veit, M., W. Bilger, T. Muhlbauer, W. Brummett & K. Winter. 1996. "Diurnal changes in flavonoids". *J. Plant Physiol.* 148: 478-482.
- Winkel-Shirley B. 2002. *Biosynthesis of flavanoids and effects of stress*. *Curr Opin Plant Biol* 5:218-223.
- Woodall, G. & G. Stewart . 1998. "Do anthocyanins play a role in UV protection of the red juvenile leaves of *Syzygium*?" *J. Exp. Bot.* 49: 1447-1450.
- Zar, H. J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey.