

JCH-FC  
MAD-B  
084  
C.1

**SELECCIÓN MEDIADA POR FRUGÍVOROS EN UN SISTEMA MUTUALISTA  
ESTRECHO**

Tesis presentada a la Universidad de Chile  
en cumplimiento parcial de los requisitos  
para optar al grado de  
Magister en Ciencias Biológicas con mención en  
Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por  
Carmen Gloria Ossa  
Enero 2003



Director de Tesis: Dr. Rodrigo Medel Contreras

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN  
TESIS DE MAGISTER

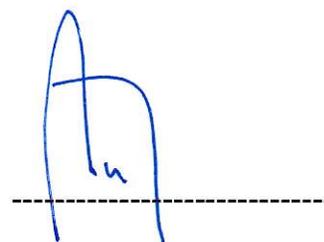
Se informa a la Comisión de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por la candidata

CARMEN GLORIA OSSA BARRIENTOS

ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de Tesis como requisito para otorgar el grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 25 de Noviembre de 2002.

Director de Tesis

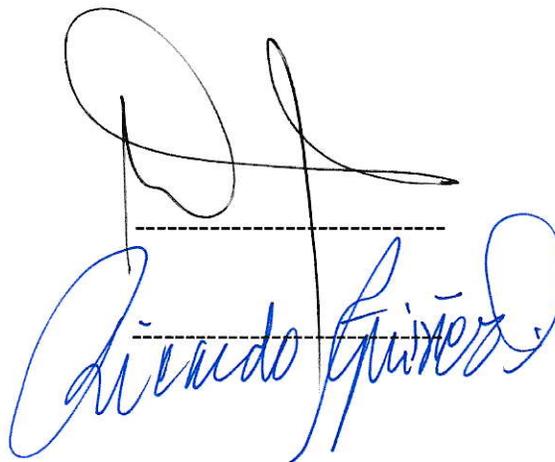
Dr. Rodrigo Medel Contreras



Comisión de Evaluación de Tesis

Dr. Mauricio Canals

Dr. Ricardo Guíñez



## **A mi familia**

Mis padres...

Mis hermanos...

Mi Vichito...

Mi Eliser...

## AGRADECIMIENTOS

Brindo mis más sinceros agradecimientos a mi tutor, Rodrigo Medel, quien me acogió en los momentos difíciles y me dio la posibilidad de trabajar en este sistema. A Carezza por ser la organizadora oficial, por hacerlo bien y con cariño.

Agradezco especialmente a mis amigos Paula, Willy, Gastón, Nely y Alejandra, por leer todo lo que les pedí, por ser críticos con mi trabajo, por tenerme paciencia, por escucharme y por su constante apoyo.

Agradezco a todos los que pacientemente me acompañaron a contar y pintar frutos, Rodrigo, Mildred, Paula y Gastón.

Agradezco de corazón a mi comisión, Mauricio, Lafayette y Ricardo, por sus críticas y consejos, y por ser tan considerados y amables conmigo.

Agradezco a los guarda parques de la Reserva Nacional Las Chinchillas por su buena disposición y colaboración durante el desarrollo de esta tesis.

Agradezco al Depto. de Postgrado y Postítulo Universidad de Chile: Beca PG/39/2001, a los proyectos Fondecyt N° 1010660, Milenio P99-103F-ICM y DID TNAC 16-02/01, que permitieron que esta tesis se realizara.

Le doy las gracias a mi familia por quererme y apoyarme incondicionalmente, a pesar de no entender nada de lo que hago, a Vincent por lograr aterrizarme con las cosas importantes de la vida, a Eliser por estar siempre a mi lado, a las Marcelas por su ayuda inglesa.

# INDICE

	Páginas
Dedicatoria.....	i
Agradecimientos.....	ii
Índice.....	iii
Lista de Tablas.....	iv
Lista de Figuras.....	v
Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción.....	3
Hipótesis.....	6
Objetivos Generales.....	6
Objetivos Específicos.....	7
Materiales y Métodos.....	8
Sitio de Estudio e Historia Natural.....	8
Procedimiento de Campo.....	9
Procedimiento Estadístico.....	12
Resultados.....	15
Estadística Descriptiva de los Caracteres.....	15
Coeficientes de Selección.....	15
Discusión.....	22
Bibliografía.....	25

## LISTA DE TABLAS

<p>Tabla 1. Resumen de los períodos en que se midió la dispersión para cada año de tratamiento, especificando el número de infrutescencias usada en cada estación reproductiva.....</p>	10
<p>Tabla 2. Número de observaciones (N), promedio y error estándar (EE) de los caracteres y la adecuación biológica, medidos durante cuatro años consecutivos en una población de <i>T aphyllus</i>. Los promedios de los caracteres con diferentes letras como superíndices nos señala diferencias significativas (<math>p &gt; 0.05</math>) entre años después de un análisis de varianza (ANOVA) o una prueba de Tukey studentizado. Además se indica la oportunidad de selección para cada año de estudio.....</p>	17
<p>Tabla 3. Coeficientes de selección sobre tres caracteres de <i>Tristerix aphyllus</i> asociados a la dispersión de semillas. Análisis de selección genotípica. Se indica el diferencial de selección estandarizado (<math>S_i'</math>), los gradientes de selección direccional (<math>\beta_i</math>), cuadrática (<math>\gamma_{ii}</math>) y correlacional (<math>\gamma_{ij}</math>). Entre paréntesis se indica el error estándar. Todos los caracteres fueron estandarizados a promedio cero y varianza unitaria. Los valores en negrita fueron significativos después de una prueba secuencial de Bonferroni.....</p>	18
<p>Tabla 4. ANCOVA de impacto del carácter en la adecuación biológica de una población de <i>Tristerix aphyllus</i>. Se muestra los grados de libertad (df), cuadrados medios (MS), valores de F y valores de significancia (P). Las relaciones lineales fueron analizadas separadamente de las no lineales. Los valores de F en negritas fueron significativos después de una prueba secuencial de Bonferroni.....</p>	19
<p>Tabla 5. Selección fenotípica sobre caracteres de <i>T. aphyllus</i> agrupando datos de 4 años de estudio. Se indica el diferencial estandarizado de selección (<math>S_i'</math>), los gradientes estandarizados de selección direccional (<math>\beta_i</math>), cuadrática (<math>\gamma_{ii}</math>) y correlacional (<math>\gamma_{ij}</math>). Entre paréntesis se indica el error estándar. Todos los caracteres fueron estandarizados a promedio cero y varianza unitaria. Los valores en negrita fueron significativos después de una prueba secuencial de Bonferroni.....</p>	20

## LISTA DE FIGURAS

Figura1. Superficie de selección de la adecuación biológica en respuesta al peso de semillas y pulpa, para los datos agrupados de cuatro años de estudio en una población de *Tristerix aphyllus*. Cada color corresponde a un valor de adecuación biológica señalado en la tabla..... 21

## RESUMEN

La selección mediada por frugívoros indaga sobre el valor adaptativo del fenotipo de los frutos con respecto a la adecuación biológica, en condiciones en que las presiones selectivas son ejercidas por uno o varios dispersores. Los estudios sobre este tipo de selección se han realizado en sistemas de mutualismo difuso en los que una especie de planta cuenta con un grupo de dispersores, lo que favorecería la aparición de fenotipos frutales generalizados. En esta tesis se estudia cómo la selección mediada por frugívoros afecta a un sistema de mutualismo estrecho entre una especie de planta y un solo dispersor, planteando como hipótesis de trabajo que en sistemas más estrechos la intensidad de selección ejercida por el dispersor sobre los caracteres frutales debiera ser más fuerte y consistente en el tiempo que en sistemas donde el mutualismo es difuso. Se cuantificó la selección fenotípica impuesta por el dispersor *Mimus thenca* sobre una serie de caracteres frutales incluyendo el peso de la pulpa y semillas y la exhibición de frutos de la planta holoparásita *Tristerix aphyllus* durante cuatro años consecutivos. Los resultados revelaron que el impacto selectivo de *M. thenca* se expresó en selección direccional sobre infrutescencias con un alto número de frutos y semillas pequeñas. El peso de la pulpa y semillas se seleccionaron correlacionalmente, con pesos intermedios de pulpa y semillas pequeñas o grandes. El efecto selectivo del ave fue consistente en el tiempo, lo cual permitió analizar los datos de los cuatro años de estudios en forma agrupada. El análisis combinado de la información reveló la existencia de un compromiso adaptativo entre los caracteres asociados a la dispersión (peso de la pulpa) y aquellos relacionados con el establecimiento de las semillas (peso de las semillas). Los resultados de este estudio proporcionan la primera evidencia de selección correlacional sobre caracteres asociados a dispersión y establecimiento de semillas.

## ABSTRACT

The frugivory mediated selection explores about the adaptive value of the fruit phenotype traits in conditions where the selective pressures are produced for one or many dispersers. The studies about this kind of selection have being explored on diffuse mutualism systems, in which plant specie counts on a dispersers group; this would give rise to generalized fruit phenotype. However, scarce evidence of natural system involving a plant with a unique disperser agent has been reported. In this thesis, it was studied how the frugivorous mediate selection affects the stretch mutualism system, between one plant specie and an unique disperser. I hypothesized that in more stretch systems the intensity of selection applied to the disperser over the fruit characters should be stronger and more consistent over the time, than in systems where mutualism is diffuse. It was quantified the phenotypic selection imposed by the disperser *Mimus thenca* over fruit traits including the pulp and seeds weight, and the exhibition of the holoparasite plant *Tristerix aphyllus* fruits over four consecutive years. Results showed that the selective impact of *M. thenca* was expressed on directional selection upon infructescences with a high number of fruits and small seeds. The pulp and seeds weight showed correlational selection, with intermediate weight of pulp and small or long seeds. The bird's selective effect was consistent over the time, allowing to analyze the information of four years of studies in a group way. The combined analysis revealed the existence of an adaptative trade-off between the characters related with the dispersion (pulp weight) and those related to the establishment of seeds (seeds weight). The results of this analysis provide the first evidence of correlational selection over characters associated to dispersion and seeds establishment.

## INTRODUCCIÓN

Muchas especies de plantas producen frutos carnosos como recompensa por la diseminación de sus semillas, siendo las aves quienes se asocian con mayor frecuencia en esta interacción (Herrera y Jordano, 1981; Sargent, 1990). La dispersión de semillas se ha considerado como una interacción mutualista, en la que el dispersor aumenta la probabilidad de germinación de las semillas dispersadas respecto a las semillas que no son transportadas (Englund 1993). Por su parte, la planta proporciona alimento a los dispersores, quienes ingieren la cubierta de las semillas o estructuras accesorias del ovario (Herrera 1982; Larson, 1996). Los beneficios de esta interacción pueden estar asociados a costos tanto para la planta, debido al aumento en la inversión energética y nutritiva en la formación de frutos, como para el dispersor, el que consume semillas irrelevantes para su alimentación, las cuales incrementan su peso corporal, aumentando de este modo la energía necesaria para locomoción (Herrera y Jordano, 1981).

Se ha sugerido que la frugivoría posee potencial para generar cambios coevolutivos a través de la evolución recíproca de adaptaciones morfológicas, anatómicas, conductuales y fisiológicas especializadas en las aves (Wheelwright, 1985; Levey, 1987), así como de rasgos asociados a la calidad nutritiva de los frutos (Herrera, 1982; Debussche e Isenmann, 1989) y exhibición de los mismos (Murray, 1987; Willson y Whelan, 1993) en la planta. Se ha sugerido que caracteres de los frutos tales como su color, forma, tamaño, fenología, y producción así como la arquitectura de la infrutescencia representan rasgos sujetos a selección por parte de las aves frugívoras ((Janson, 1983; Wheelwright, 1985; Murray, 1987; Debussche e Isenmann, 1989; Sargent, 1990; Willson *et al.*, 1990; Thébaud y Debussche, 1992; Murphy *et al.*, 1993; Willson y Whelan, 1993). De hecho, existe evidencia de estudios de campo y laboratorio de que los frugívoros exhiben preferencias por cierto

tipo de rasgos frutales (Herrera, 1992; Piper, 1986; Levey, 1987, Debussche y Isenmann, 1989; Foster, 1990; Willson *et al.* 1990; Sallabanks, 1993; Whelan y Willson, 1994). En algunos casos tal preferencia se traduce en diferencias en la remoción de frutos y semillas y en la eficacia de la dispersión (porción de semillas removidas de la planta madre) (Sallabanks, 1992; Willson y Whelan, 1993). No obstante lo anterior, muchos autores señalan que la interacción entre aves frugívoras y plantas es difusa, debido a que ningún participante de la interacción exhibiría una alta especificidad en la asociación. De este modo, los cambios evolutivos no resultarían de la interacción entre pares de especies, sino entre grupos de especies, originando fenotipos frutales generalizados más que específicos para una única especie dispersora (Janson, 1983; Herrera, 1984; 1985; Piper, 1986; Levey 1987; Malmborg y Willson 1988). Pese a que esta postura ha sido avalada a través de numerosos estudios, existen sistemas naturales en que interacciones estrechas entre frugívoros y plantas son probables. En estos sistemas sería posible verificar la evolución de caracteres frutales más específicos. Un ejemplo de esto son las plantas parásitas de la familia Loranthaceae, quienes en muchas ocasiones dependen de un único dispersor para sus semillas (e.g. Martínez del Río *et al.*, 1996; López-de Buen, 1999; ver revisiones en Reid, 1989,1991).

Para evaluar el potencial evolutivo de la selección mediada por frugívoros es necesario examinar los coeficientes de selección sobre los caracteres frutales de la planta. Este tipo de análisis permite determinar si existe selección sobre caracteres de la planta asociados a la dispersión de sus semillas, producto de las decisiones de forrajeo del dispersor. Esta metodología ha sido utilizada sólo una vez en la literatura. Jordano (1995), durante dos años, evaluó los caracteres frutales sujetos a selección por 33 especies de dispersores en *Prunus mahaleb*, concluyendo que mientras los caracteres frutales fueron irrelevantes para dar cuenta de la variación de la adecuación biológica, tamaños pequeños de semillas fueron seleccionados consistentemente en los dos años de estudio. Este resultado fue obtenido en un sistema en que la selección es impuesta por un conjunto difuso de

dispersores, ignorándose la importancia de la selección mediada por frugívoros en sistemas más estrechos, con un menor número y diversidad de especies interactuantes. En esta tesis se examinará la variación temporal de la selección impuesta por *Mimus thenca* sobre los fenotipos frutales del muérdago holoparásito *Tristerix aphyllus*, planta endémica de Chile árido y semiárido. La planta es dispersada solamente por *Mimus thenca*, por lo que el sistema es adecuado para indagar el impacto selectivo de los frugívoros en un sistema estrecho.

Globalmente la eficacia de un dispersor corresponde a la contribución específica que éste hace a la adecuación biológica de la planta (Herrera y Jordano, 1981; Jordano y Schupp, 2000), y depende de dos componentes, uno cuantitativo, relacionado con el número de semillas que el dispersor es capaz de remover de la planta y uno cualitativo que se asocia a la probabilidad de que la semilla removida sea depositada en un lugar apropiado para su establecimiento y germinación (Herrera y Jordano, 1981; Chávez-Ramírez, 1994; Loiselle y Blake, 1999; Jordano y Schupp, 2000). El componente cualitativo de la eficacia del dispersor es difícil de medir en estudios ecológicos, por lo que muchos investigadores optan por considerar el número de frutos removidos como un estimador satisfactorio de la adecuación biológica de la planta (e.g. Murray, 1987; Herrera, 1988; Sallabanks, 1992). El uso de este estimador se basa en el supuesto que a partir del esfuerzo reproductivo realizado, la selección favorecería la eficiencia en la reproducción, maximizando la tasa de sobrevivencia de la descendencia (Murray, 1987). En el sistema estudiado existe un solo agente dispersor, por lo que la adecuación biológica de la planta depende principalmente de él en esta etapa del ciclo de vida.

Esta tesis se centra en determinar qué atributos morfológicos de la planta parásita, *Tristerix aphyllus*, son seleccionados por su dispersor, *Mimus thenca*. Considerando que la selección natural tiene la capacidad de modificar el promedio (selección direccional), la varianza (selección disruptiva o estabilizadora) y la covarianza entre caracteres (selección correlacional) (Lande y

Arnold, 1983; Phillips y Arnold 1989), y que las presiones selectivas pueden variar en el tiempo, se estimó la intensidad, forma y dirección de la selección mediada por el ave frugívora durante cuatro estaciones reproductivas.

### ***Hipótesis***

1. Debido a que la relación entre *Mimus thenca* y *Tristerix aphyllus* es de mutualismo estrecho, se espera que el dispersor ejerza fuertes presiones selectivas sobre los caracteres frutales asociados a la dispersión de semillas.
2. Debido a que los caracteres frutales participan en distintas etapas del ciclo de vida de las plantas tales como dispersión (pulpa del fruto) y germinación o establecimiento (tamaño de las semillas), se espera que tales caracteres evolucionen en forma concertada.

### ***Objetivo general***

Determinar la selección mediada por frugívoros en un sistema de mutualismo estrecho, a través del análisis comparativo de los coeficientes de selección impuesta por el frugívoro, *M. Thenca* sobre distintos caracteres de los frutos de una población de *T. aphyllus*.

### *Objetivos específicos*

- 1.- Determinar qué caracteres de la planta parásita son favorecidos por selección mediada por frugívoros.
- 2.- Determinar la intensidad, dirección y forma de la selección fenotípica sobre caracteres asociados a la dispersión y establecimiento de *T. aphyllus*.
- 3.- Determinar si existe variación interanual en la selección fenotípica de caracteres asociados a la dispersión de semillas en *T. aphyllus*.

## MATERIALES Y METODOS

### *Sitio de estudio e historia natural*

El estudio de campo fue realizado en la Reserva Nacional Las Chinchillas, (31°30'S; 71°06'W, IV Región) 17 Km. al norte de Illapel y 300 Km. al norte de Santiago. La Reserva está constituida por 4229 ha de clima en semi-árido con lluvias invernales, las que en promedio alcanzan los 200mm anuales. Sin embargo, las precipitaciones presentan una fuerte variación interanual, con años inusualmente lluviosos, intercalados por años de intensa sequía (Fuentes *et al.*, 1988; di Castri y Hajek, 1976).

En la Reserva se distribuyen en forma entre mezclada dos especies de cactus columnares, *Echinopsis chilensis* y *Euychnia acida*. Ambas especies son parasitadas por *Tristerix aphyllus*. La vegetación arbustiva está dominada principalmente por *Fluorensia thurifera*, *Bahia abrosoides* y *Porlieria chilensis* (Medel, 2001).

*Tristerix aphyllus* (Loranthaceae), es un muérdago holoparásito, sin hojas, endémico de la región árida y semiárida de Chile, que infecta sólo a plantas de la familia Cactaceae (Follman & Mahú, 1964; Kuijt, 1969, 1988; Mauseth *et al.*, 1985). El parásito existe como un sistema haustorial endófito embebido en el tejido del cactus, sin producir raíces, hojas o tallos vegetativos (Mauseth *et al.*, 1984, 1985; Mauseth *et al.*, 1990). La inflorescencia es la única parte de la planta que emerge del hospedero, la cual está formada por una gran cantidad de flores tubulares, con cuatro tépalos rojos, estilo y estambres amarillos (Smith-Ramírez, 1999; Medel et al. 2002).

*Tristerix aphyllus* es una especie parcialmente autocompatible (50%) y tiene una baja porción de apomixis (15%) (Smith-Ramírez, 1999; Medel et al. 2002). Las flores se abren secuencialmente durante el período de floración que se extiende de Marzo a Agosto, sin embargo, se observa un máximo de flores abiertas entre Abril a Junio. La polinización ocurre exclusivamente

a través de *Sephanoides sephaniodes*, picaflor migratorio que se alimenta de las flores del parásito durante los meses de otoño e invierno (Mayo- Julio) (Smith-Ramírez, 1999; Medel et al. 2002).

La fructificación del parásito se extiende desde fines de Marzo a fines de Noviembre, ocurriendo la máxima producción de frutos entre Julio y Septiembre (Medel 2000). Los frutos son pseudo bayas de color verde-rojo opaco cuando están inmaduras tornándose rosa pálido a blanco traslúcido al madurar. Cada fruto contiene una única semilla, recubierta por una viscosa mucilaginosa, que les permite adherirse a la cutícula o a las espinas del cactus después de ser defecadas por su dispersor *Mimus thenca* (Martínez del Río *et al.*, 1995, 1996; Medel, 2000; Medel et al. 2002).

*Mimus thenca* (Mimidae), es un ave endémica de Chile que se distribuye desde Copiapó a Valdivia (Araya y Millie, 1986). Es omnívora, y se alimenta preferentemente de los frutos de *T. aphyllus* en los meses de invierno y primavera (Julio- Octubre) (Martínez Del Río *et al.*, 1995). El ave tiene un comportamiento territorial, defendiendo sus sitios de forrajeo y favoreciendo algunos cactus como perchas, principalmente en individuos ya parasitados o muertos, lo que da como resultado una distribución altamente agregada de *T. aphyllus* sobre los cactus (Martínez Del Río *et al.*, 1995, Medel *et al.*, en prensa).

#### *Procedimientos de campo*

Durante los cuatro años de estudio (1998-2001), se estimó la dispersión individual del parásito, determinando la tasa de remoción de sus frutos (semillas). En cada año se seleccionaron alrededor de 50 inflorescencias discretas lo más comparable posible en cuanto a altura y edad, siempre presentes sobre las columnas de *Echinopsis chilensis*. Previo inicio del período de dispersión de *T. aphyllus* (Junio-Agosto) se marcaron al menos 100 frutos inmaduros con una gota de colorante inerte en cada una de las inflorescencias. Posteriormente se contabilizó el número de frutos

remanentes al final del período de dispersión del parásito (Septiembre-Octubre) (Tabla 1). Con el objetivo de no sobre estimar la transmisión, producto de eventuales abortos o pérdida de frutos por razones ajenas a la dispersión, se dispuso de un recipiente colector de 20 cm. de diámetro a 50 cm por debajo de las inflorescencias marcadas.

Tabla 1. Resumen de los períodos en que se midió la dispersión para cada año de tratamiento, especificando el número de infrutescencias usada en cada estación reproductiva

Año	N° infrutescencias	Fecha marcaje	Fecha recuento	$\Delta t$ (días)
1998	115	11 - agosto	23 - septiembre	43
1999	44	24 - agosto	06 - octubre	43
2000	58	18 - agosto	24 - septiembre	37
2001	60	16 - junio	16 - agosto	51

Se calculo como medida de la adecuación biológica la tasa diaria de transmisión (T), que se calculó mediante,

$$T = 0.1 \left[ \frac{M_1 - (M_2 + R)}{\Delta_t} \right]$$

en que  $M_1$  es el número de frutos marcados al inicio del periodo de dispersión,  $M_2$  es el número de frutos marcados al final del período de dispersión, R es el número de frutos recolectados en el

recipiente,  $\Delta t$  es el número de días transcurridos entre el marcaje y la evaluación de la dispersión de la planta y 0.1 es una constante que da cuenta de la proporción de semillas que son depositadas sobre brazos vivos de *E. chilensis* respecto al total de semillas dispersadas (Medel, datos no publicados).

La literatura señala que características de la infrutescencia tales como su tamaño, arquitectura y posición de los frutos pueden ser importantes para el ave (Sargent, 1990; Thèbaud y Debussche, 1992), así como características intrínsecas del fruto tales como su tamaño y forma (Wheelwright, 1985; Jordano, 1987; Levey, 1987; Foster, 1990; Sallabanks, 1993). Tomando en cuenta tales antecedentes, se cuantificaron los siguientes rasgos en las infrutescencias de *T.*

*aphyllus*:

1. Número total de frutos: Mediante el conteo directo de todos los frutos de la infrutescencia.
2. Largo de los frutos (cm): Mediante un vernier digital (0.01 mm de precisión).
3. Ancho de los frutos (cm): Mediante un vernier digital (0.01 mm de precisión).
4. Peso seco pulpa (g): Mediante la recolección de cinco frutos maduros de cada individuo de *T. aphyllus*, los que se secaron durante 24 h, en una estufa a 60° C, período tras el cual se pesó el fruto completo y su semilla en una balanza digital (0.01 g de precisión). El peso de la pulpa se determinó restando al peso seco de cada fruto recolectado el peso seco de sus correspondientes semillas.
5. Largo de las semillas (cm): Mediante un vernier digital (0.01 mm de precisión)
6. Ancho de las semillas (cm): Mediante un vernier digital (0.01 mm de precisión)
7. Peso seco de las semillas (g): Mediante la recolección de cinco frutos maduros de cada individuo de *T. aphyllus*, los que se secaron durante 24 h, en una estufa a 60° C, período tras el cual se pesó el fruto completo y su semilla en una balanza digital (0.01 g de precisión).

### *Procedimiento estadístico*

Para cada año se estimó el valor promedio y el error estándar de cada uno de los caracteres medidos. Una vez normalizados los datos, se efectuaron contrastes interanuales mediante ANOVA. Contrastes múltiples se efectuaron mediante la prueba de Tukey. Como el propósito de establecer el límite superior de intensidad de selección que puede actuar sobre cualquier carácter, se estimó la oportunidad para selección (I), mediante la varianza en la adecuación biológica relativa (Arnold y Wade, 1984). Cuanto más se aleje la varianza de cero mayor será la oportunidad para que ocurra selección. Por el contrario, cuando la varianza es cercana a cero, no puede haber selección fenotípica (Arnold y Wade, 1984).

Con anterioridad a la estimación de los coeficientes de selección, los valores del fenotipo fueron transformados y estandarizados a un promedio = 0 y varianza = 1, lo cual posibilita efectuar contrastes de la intensidad de selección entre años. La adecuación relativa individual ( $w_i$ ) (estandarizada a 1) fue calculada mediante,

$$w = \frac{W_i}{\bar{W}}$$

en que  $W_i$  es la adecuación biológica absoluta del individuo  $i$ , y  $\bar{W}$  es el promedio poblacional de  $W_i$ . Se cuantificó el diferencial de selección lineal estandarizado,  $S'_i$ , que refleja además de la selección total (directa + indirecta) sobre el carácter  $i$ , el cambio en el valor promedio del carácter  $i$  producido por selección dentro de una generación (Lande y Arnold 1983), sin tomar en cuenta la intercorrelación de caracteres (Endler, 1986). Este coeficiente fue calculado como,

$$S'_i = COV(z_i, w)$$

en que  $w$  es la adecuación biológica relativa y  $z_i$  corresponde al carácter  $i$ . Para evaluar los caracteres sujetos a selección directa por *Mimus thenca*, se estimaron los coeficientes de selección lineal y no lineal mediante los procedimientos multivariados de selección fenotípica (Lande y Arnold, 1983). El coeficiente de selección direccional se estimó mediante,

$$w = \alpha + \sum_{i=1}^n \beta_i z_i$$

en que  $\beta_i$  representa la pendiente promedio de la superficie de selección en el plano del carácter  $i$ .  $\beta_i$  se calcula a partir del coeficiente de regresión parcial en una regresión lineal por mínimos cuadrados entre la magnitud del carácter  $i$  como variable independiente y el valor de la adecuación relativa ( $w$ ) como variable dependiente. La magnitud de  $\beta_i$  describe el cambio que ocurre en  $w$  al variar el carácter  $i$  en una unidad, manteniendo todos los otros caracteres constantes. El signo de  $\beta_i$  indica la dirección del cambio ocasionado por la selección actuando directamente sobre el carácter  $i$ , descartando cualquier cambio atribuible a selección sobre caracteres correlacionados con el carácter  $i$  (Lande y Arnold 1983).

Los coeficientes para selección no lineal (estabilizadora o disruptiva) fueron estimados mediante,

$$w = \alpha + \sum_{i=1}^n \beta_i z_i + 1/2 \sum_{i=1}^n \gamma_{ii} z_i^2 + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} z_i z_j$$

en que el signo de  $\gamma_{ii}$  indica la curvatura de la relación entre el carácter  $i$  y la adecuación relativa ( $w$ ). Cuando el signo es negativo, la curva es convexa e indica que selección de tipo estabilizadora afecta la evolución del carácter  $i$ . Cuando el signo es positivo, la curva es cóncava, indicando la presencia de selección disruptiva sobre el carácter. Los valores de  $\gamma$  se calculan directamente de los coeficientes cuadráticos de la regresión polinomial de los caracteres (Lande, 1980; Lande y Arnold, 1983). Los coeficientes para selección correlacional se estimaron mediante  $\gamma_{ij}$  en que los subíndices  $ij$  corresponden a los caracteres  $i, j$  sobre los cuales se estima la selección. Este coeficiente proporciona información de la importancia de la selección sobre la correlación entre pares de caracteres más que sobre los caracteres en forma independiente.

Debido a que la mayoría de las mediciones de frutos fueron hechas incluyendo las semillas en su interior y para prevenir efectos de multicolinealidad entre las variables se optó por usar solo la masa de la pulpa y de las semillas para los análisis de selección. El número de frutos producido por la inflorescencia (tamaño de la cosecha desde aquí en adelante) se usó como covariable en todos los análisis. Con el propósito de controlar la probabilidad de rechazar erróneamente una o más hipótesis nulas y simultáneamente mantener el poder en la detección de una o más hipótesis falsas se usó una prueba secuencial de Bonferroni (Rice, 1989) a una significancia tabular de 0.05 tanto para los diferenciales y gradientes de selección. Los niveles de probabilidad fueron corregidos separadamente tanto en cada año como en el análisis de los datos agrupados. Para determinar las tendencias generales de la selección en la población de *Tristerix aphyllus*, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para los cuatro años consecutivos. Las relaciones lineales y sus respectivas interacciones con los años fueron determinadas separadamente de las relaciones cuadráticas.

## RESULTADOS

### *Estadística descriptiva de los caracteres*

La Tabla 2 presenta los estadígrafos de tendencia central y dispersión para los caracteres de *T. aphyllus* durante los cuatro años de estudio. La longitud y ancho de los frutos así como el peso seco de la pulpa fueron en promedio más bajos durante los dos primeros años de estudio (1998, 1999). La longitud de las semillas no varió dramáticamente durante el período de estudio. Sin embargo, durante el año 1998 las semillas fueron más cortas y más livianas que en las otras estaciones reproductivas estudiadas. El número promedio de frutos producidos fue equivalente entre años, con excepción del año 2000, en que la cosecha fue significativamente mayor al de otros años. La oportunidad para la selección (I) también varió entre años, siendo mayor en los años 1998 y 2000 y más baja en los años 1999 y 2001, aunque la tendencia general fue a valores bajos de I (< 0.2).

### *Coefficientes de selección*

El diferencial de selección (S') (Tabla 3), fue positivo y significativo para el tamaño de la cosecha durante tres años (1998, 2000 y 2001), lo que indica una mejor adecuación en las infrutescencias que produjeron una mayor cantidad de frutos. Los diferenciales de selección fueron negativos, aunque no significativos, para el peso de la pulpa y semillas, a excepción del peso de las semillas en el año 1998 en que el diferencial resultó ser negativo y significativo, lo que sugiere una tendencia a la disminución del tamaño de semillas ese año. El tamaño de la cosecha estuvo sujeto a una intensa

selección direccional positiva para todos los años, a excepción del año 1999, tal como ocurrió con el diferencial de selección. Los gradientes cuadráticos muestran una tendencia a experimentar selección estabilizadora para el número de frutos producidos durante los años 1999 y 2001, mientras que para el año 1998 muestra fuerte selección disruptiva. El peso de las semillas fue blanco de una fuerte selección cuadrática durante los años 1998 (selección disruptiva), 2000 y 2001 (selección estabilizadora) (Tabla 3), mientras que el peso de la pulpa estuvo sujeto a selección disruptiva durante el año 1999 y selección estabilizadora durante el año 2001. No se detectó diferencias significativas en los gradientes lineales y cuadráticos entre años (Tabla 4), exceptuando la relación lineal del número de frutos producido que fue significativa entre años, efecto que desapareció después de una prueba secuencial de Bonferroni. En consecuencia, fue posible reunir los datos de los cuatro años de estudio en un análisis conjunto.

El tamaño de la cosecha y el peso de las semillas mostraron diferenciales y gradientes lineales significativos y de signo opuesto (Tabla 5). Los gradientes cuadráticos, por su parte, revelaron selección disruptiva para el tamaño de la cosecha y el peso de las semillas, mientras que el peso de la pulpa se seleccionó en forma estabilizadora durante los 4 años de estudio (Tabla 5). Se observó una intensa selección sobre la correlación entre el peso de la pulpa y el peso de la semilla, favoreciéndose semillas grandes y pequeñas en frutos con oferta intermedia de pulpa (Tabla 5 y Figura 1).

Tabla 2. Número de observaciones (N), promedio y error estándar (EE) de los caracteres y la adecuación biológica, medidos durante cuatro años consecutivos en una población de *T. aphyllus*. Los promedios de los caracteres con diferentes letras como superíndices nos señala diferencias significativas ( $p > 0.05$ ) entre años después de un análisis de varianza (ANOVA) o una prueba de Tukey studentizado. Además se indica la oportunidad de selección para cada año de estudio.

Caracteres	1988			1999			2000			2001		
	N	promedio	EE									
<b>Largo de fruto (mm)</b>	115	9.158 <sup>a</sup>	0.063	44	9.569 <sup>a</sup>	0.106	55	9.732 <sup>b</sup>	0.102	57	9.835 <sup>b</sup>	0.079
<b>Ancho fruto (mm)</b>	115	7.845 <sup>a</sup>	0.106	44	7.700 <sup>a</sup>	0.083	55	8.412 <sup>b</sup>	0.107	57	8.360 <sup>b</sup>	0.072
<b>Peso pulpa (g)</b>	109	0.045 <sup>a</sup>	0.001	44	0.046 <sup>a</sup>	0.002	55	0.057 <sup>b</sup>	0.002	57	0.049 <sup>a</sup>	0.001
<b>Longitud semilla (mm)</b>	109	6.302 <sup>a</sup>	0.060	44	7.075 <sup>b</sup>	0.095	55	7.218 <sup>b</sup>	0.089	57	7.308 <sup>b</sup>	0.069
<b>Ancho semilla (mm)</b>	109	2.829 <sup>bc</sup>	0.037	44	2.578 <sup>a</sup>	0.052	55	2.689 <sup>ab</sup>	0.039	57	2.905 <sup>c</sup>	0.042
<b>Peso semillas (g)</b>	109	0.021 <sup>a</sup>	0.001	44	0.031 <sup>b</sup>	0.001	55	0.042 <sup>c</sup>	0.001	57	0.038 <sup>c</sup>	0.001
<b>Tamaño cosecha</b>	94	265.52 <sup>a</sup>	14.80	44	205.25 <sup>a</sup>	12.13	58	483.3 <sup>b</sup>	35.14	60	292.12 <sup>a</sup>	26.53
<b>Tasa diaria de dispersión</b>	150	0.215 <sup>a</sup>	0.009	44	0.194 <sup>a</sup>	0.006	58	0.196 <sup>ab</sup>	0.009	60	0.144 <sup>b</sup>	0.004
<b>Oportunidad de selección</b>	150	0.269		44	0.041		58	0.118		58	0.051	

Tabla 3. Coeficientes de selección sobre tres caracteres de *Tristerix aphyllus* asociados a la dispersión de semillas. Análisis de selección fenotípica. Se indica el diferencial de selección estandarizado ( $S_i'$ ), los gradientes de selección direccional ( $\beta_i$ ), cuadrática ( $\gamma_{ii}$ ) y correlacional ( $\gamma_{ij}$ ). Entre paréntesis se indica el error estándar. Todos los caracteres fueron estandarizados a promedio cero y varianza unitaria. Los valores en negrita fueron significativos después de una prueba secuencial de Bonferroni.

Año	Carácter i	N <sub>1</sub>	S <sub>i</sub> '	N <sub>2</sub>	$\beta_i$ (SE)	$\gamma_{ii}$ (SE)	Carácter j	
							Peso pulpa $\gamma_{ij}$ (SE)	Peso semilla $\gamma_{ij}$ (SE)
1998	Tamaño cosecha	93	<b>0.201***</b>	65	<b>0.370 (0.117)**</b>	<b>0.589 (0.150)***</b>	0.301(0.205)	- 0.398 (0.138)
	Peso pulpa	109	- 0.050	65	- 0.052 (0.117)	-0.900 (0.403)*		0.033 (0.227)
	Peso semilla	109	- 0.148*	65	<b>- 0.295 (0.113)*</b>	<b>0.581 (0.157)***</b>		
1999	Tamaño cosecha	44	0.001	44	0.015 (0.157)	<b>-0.396 (0.173)*</b>	- 0.366 (0.223)	0.193 (0.205)
	Peso pulpa	44	- 0.029	44	- 0.187 (0.197)	<b>0.779 (0.264)**</b>		- 0.130 (0.181)
	Peso semilla	44	- 0.008	44	0.073 (0.196)	-0.184 (0.306)		
2000	Tamaño cosecha	58	<b>0.205***</b>	55	<b>0.544 (0.112)***</b>	-0.490 (0.193)*	0.032 (0.218)	- 0.088 (0.198)
	Peso pulpa	55	- 0.054	55	- 0.014 (0.147)	-0.424 (0.223)		<b>- 0.697 (0.253)**</b>
	Peso semilla	55	<b>- 0.121**</b>	55	- 0.248 (0.149)	<b>-1.221 (0.330)***</b>		
2001	Tamaño cosecha	60	<b>0.132***</b>	57	<b>0.401 (0.128)***</b>	<b>-0.662 (0.168)***</b>	- 0.343 (0.170)*	0.308 (0.162)
	Peso pulpa	57	- 0.001	57	0.120 (0.174)	<b>-0.708 (0.262)**</b>		<b>- 0.722 (0.251)**</b>
	Peso semilla	57	- 0.037	57	- 0.109 (0.178)	<b>-0.927 (0.249)***</b>		

Nota: La significancia estadística de los diferenciales de selección fueron calculados mediante una correlación producto-momento de Pearson. \* P < 0.05; \*\* P < 0.01; \*\*\*P < 0.001

Tabla 4. ANCOVA del impacto del carácter en la adecuación biológica de una población de *Tristerix aphyllus*. Se muestran los grados de libertad (df), cuadrados medios (MS), valores de F y valores de significancia (P). Las relaciones lineales fueron analizadas separadamente de las no lineales. Los valores de F en negrita fueron significativos después de una prueba secuencial de Bonferroni.

Fuente de variación	df	MS	F	P
<b>Relaciones lineales:</b>				
Año	3	0.001	1.530	0.209
Número frutos producidos	1	0.003	4.385*	0.038
Peso pulpa	1	0.000	0.203	0.653
Peso semilla	1	0.000	0.528	0.469
Año* tamaño cosecha	3	0.002	2.677*	0.049
Año* peso pulpa	3	0.000	0.129	0.942
Año* peso semilla	3	0.001	1.216	0.306
Residuo	140	0.001		
<b>Relaciones cuadráticas:</b>				
Año	3	0.001	1.510	0.215
Número frutos producidos <sup>2</sup>	1	0.003	3.384	0.068
Peso pulpa <sup>2</sup>	1	0.000	0.208	0.649
Peso semilla <sup>2</sup>	1	0.000	0.546	0.461
Año* tamaño cosecha <sup>2</sup>	3	0.002	2.552	0.058
Año* peso pulpa <sup>2</sup>	3	0.000	0.187	0.905
Año* peso semilla <sup>2</sup>	3	0.001	0.938	0.424
Residuo	140	0.001		

Tabla 5. Selección fenotípica sobre caracteres de *T. aphyllus* agrupando datos de 4 años de estudio. Se indica el diferencial estandarizado de selección ( $S_i'$ ), los gradientes estandarizados de selección direccional ( $\beta_i$ ), cuadrática ( $\gamma_{ii}$ ) y correlacional ( $\gamma_{ij}$ ). Entre paréntesis se indica el error estándar. Todos los caracteres fueron estandarizados a promedio cero y varianza unitaria. Los valores en negrita fueron significativos después de una prueba secuencial de Bonferroni.

Carácter i	N <sub>1</sub>	S <sub>i</sub> '	N <sub>2</sub>	$\beta_i$ (SE)	$\gamma_{ii}$ (SE)	Carácter j	
						Peso pulpa $\gamma_{ij}$ (SE)	Peso semilla $\gamma_{ij}$ (SE)
Tamaño cosecha	187	<b>0.136***</b>	156	<b>0.342 (0.074)***</b>	<b>0.452 (0.078)***</b>	0.136 (0.068)*	-0.105 (0.072)
Peso pulpa	200	-0.060	156	-0.001 (0.077)	<b>-0.430 (0.108)***</b>		<b>-0.270 (0.068)***</b>
Peso semilla	200	<b>-0.136***</b>	156	<b>-0.349 (0.077)***</b>	<b>0.708 (0.095)***</b>		

La significancia estadística de los diferenciales de selección fueron calculados mediante una correlación producto-momento de Pearson. \* P < 0.05; \*\* P < 0.01; \*\*\*P < 0.001

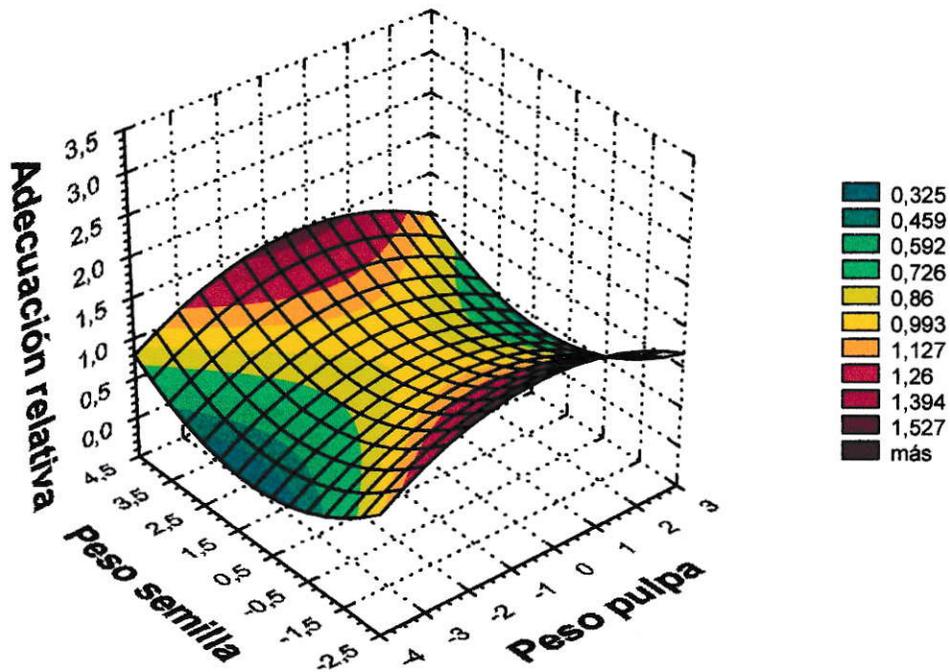


Figura1. Superficie de selección de la adecuación biológica en respuesta al peso de semillas y pulpa, para los datos agrupados de cuatro años de estudio en una población de *Tristerix aphyllus*. Cada color corresponde a un valor de adecuación biológica señalado en la tabla.

## DISCUSIÓN

Los resultados revelaron que la selección lineal sobre el tamaño de la cosecha fue consistente en signo y significativa en la mayor parte de los años (1998, 2000 y 2001), así como en el análisis de los datos agrupados. Los otros caracteres estudiados (peso de la pulpa y peso de la semilla) también presentaron consistencia en la tendencia de la selección lineal entre años, a pesar que en algunos años no se observó gradientes significativos. Sin embargo, al observar la selección no lineal para los años por separado, se observó que a excepción del año 1999 en que el peso de la pulpa presentó selección disruptiva, hubo consistencia en la selección estabilizadora sobre aquel carácter. Los otros dos caracteres, tamaño de la cosecha y peso de la semilla, presentaron una tendencia hacia selección estabilizadora. En concordancia con lo anterior, el análisis de covarianza para coeficientes lineales y no lineales no reveló heterogeneidad significativa en la selección interanual. Este hecho sugiere que el agente dispersor, *M. thenca*, selecciona consistentemente el fenotipo frutal de *T. aphyllus* a lo largo del tiempo, y que la relación de mutualismo estrecho entre ambos componentes provocaría regímenes de selección más fuertes y duraderos que en casos de mutualismo difuso (eg., Janson 1983; Herrera 1984; 1985; Piper, 1986; Levey 1987; Malmberg y Willson, 1988; Jordano, 1995). La consistencia en la selección lineal y no lineal en el caso del peso de las semillas, a pesar de las fluctuaciones del ambiente, sugiere que la variación del fenotipo frutal es influenciada en una baja proporción por el componente ambiental. Sin embargo, la selección no lineal para el peso de la semilla y el tamaño de la cosecha parece estar sujeto a variaciones ambientales, indicando un menor aporte genético a la variación de los fenotipos. De hecho, el componente lineal del tamaño de la cosecha reveló una mayor sensibilidad a la variación interanual en el análisis de covarianza, la que perdió significancia después de un análisis secuencial de Bonferroni.

La tendencia general de la selección para los cuatro años de estudio mostró selección direccional para infrutescencias con una gran producción de frutos, durante casi todos los años de estudio (1998, 2000 y 2001) y para los datos agrupados, probablemente por constituir un carácter asociado a la atracción del dispersor (Thèbaud y Debussche, 1992; Laska y Stiles, 1994; Ortiz-Pulido y Rico-Gray, 2000). Este resultado no es nuevo. Varios otros estudios han revelado una mayor remoción en infrutescencias en plantas con mayor disponibilidad de frutos (Murray, 1987; Willson y Whelan 1993; Herrera *et al.*, 1994; Ortiz-Pulido y Rico-Gray, 2000).

La fuerte selección correlacional entre el peso de la pulpa y el peso de la semilla durante los años 2000 y 2001 (Tabla 3), y en el análisis agrupado de los datos (Tabla 5), sugiere que la selección actúa sobre distintos segmentos de la historia de vida de la planta. El tamaño de las semillas se relaciona generalmente con infección exitosa (semillas grandes) y mayor movilidad en la dispersión (semillas pequeñas). Las semillas de mayor tamaño asegurarían una mayor disponibilidad de recursos para el propágulo y por lo tanto mejores posibilidades para el establecimiento sobre sus cactus hospederos (Foster, 1986; Winn, 1988; Parciak, 2002a). Las semillas pequeñas se asociarían a una mayor disponibilidad de propágulos susceptibles a ser dispersados y a una mayor movilidad de estos en la dispersión (Baker, 1972; Stamp 1990; Ganeshiah y Shaanker, 1991, Parciak, 2002a). Sobre la base de estos resultados es posible postular la existencia de un compromiso adaptativo entre dispersión y establecimiento de las semillas (Parciak, 2002b). Si la selección direccional indicó que infrutescencias con gran número de frutos con semillas pequeñas serían seleccionadas, la selección correlacional nos indica que estas semillas estarían siendo seleccionadas junto con una oferta intermedia de pulpa. Así, el consumo de frutos con semillas pequeñas debiera ser beneficioso para el dispersor porque consumiría proporcionalmente una mayor cantidad de pulpa, siendo menos afectado por el peso de las semillas en el vuelo. La combinación pulpa intermedia/semillas extremas podría también ser beneficioso

para la planta si sus semillas, más livianas, son depositadas proporcionalmente más lejos de la planta madre que semillas grandes. La selección de frutos con semillas grandes debiera ser menor y podría estar respondiendo una suerte de engaño de la planta al dispersor, ya que la planta presentaría frutos grandes en apariencia, los que podrían ser consumidos por el frugívoro esperando una mayor ganancia alimenticia. Sin embargo, las semillas grandes consumidas dificultarían el vuelo proporcionando una menor ganancia alimenticia que frutos de menos tamaño. Estudios previos no han detectado selección correlacional entre peso de pulpa y semillas, selección que se espera ocurra entre caracteres cuya efectividad funcional se asocie directamente con la adecuación biológica del individuo (Herrera 2001) en desmedro de otras combinaciones (Endler, 1986, 1995). **En el sistema de estudio la combinación entre peso de la pulpa y semillas está directamente relacionada con la eficiencia de la dispersión y en consecuencia, se encuentra sujeta estrechamente a la elección que efectúe *M. thenca* sobre los frutos de *T. aphyllus*.**

## BIBLIOGRAFÍA

Araya, M.B. y G.H. Millie. 1986. Guía de Campo de las Aves de Chile, Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

Beker, H.G., 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53: 997-1010.

Chávez-Ramírez, F. y S. D. Slack. 1994. Effects of avian foraging and post-foraging behavior on seed dispersal patterns of *Ashe juniper*. *Oikos* 71: 40-46.

di Castri, F. y E.R. Hajek, 1976. Bioclimatología de Chile. Ediciones de la Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Debussche, M. y P. Isenmann. 1989. Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos* 56: 327-338.

Endler J. A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton.

Endler J. A. 1995. Multiple trait coevolution and environmental gradients in guppies. *Trends Ecological Evolution*. 10: 22-29.

Englund R. 1993. Fruit removal in *Viburnum opulus*: copious seed predation and sporadic massive seed dispersal in a temperate shrub. *Oikos* 67: 503-510.

Follman, G. y M. Mahú. 1964. Las plantas huésped de "*Phrygilanthus aphyllus*" (Miers) Eich. *Boletín de la Universidad de Chile, Ciencias* 7: 39-41.

Foster, S.A. 1986. On the adaptive value of large seed for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *The Botanical Review* 52: 260-299.

- Foster, M.S. 1990. Factors influencing bird foraging preferences among conspecific fruit trees. *Condor* 92: 844-854.
- Fuentes, E.R., E.R. Hajek y G. Espinoza. 1988. Some consequences of rainfall variability for Mediterranean type ecosystems. In: *Mediterranean Ecosystems: Time Scales and Water Stress* (eds. F di Castri, F. Floret, S. Rambal y J. Roy) pp. 347-360. Proceedings of the 5th International Conference of the International Union of Biological Sciences, Paris.
- Ganeshiah, K.N. y R. Uma Shaanker. 1991. Seed size optimisation in a wind dispersed tree *Butea monosperma*. A trade-off between seedling establishment and pod dispersal efficiency. *Oikos* 60: 3-6.
- Herrera, C.M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: 773-785.
- Herrera, C.M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54: 1-24.
- Herrera, C.M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seed by vertebrates. *Oikos* 44: 132-141.
- Herrera, C.M. 1988. The fruiting ecology of *Osyris quadripartita*: individual variation and evolutionary potential. *Ecology* 69: 233-249.
- Herrera, C.M. 1992. Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology* 73: 1832-1841.
- Herrera, C.M. 2001. Deconstructing a floral phenotype: do pollinators select for corolla integration in *Lavandula latifolia*? *Journal in Evolutional Biology* 14: 574-584.

Herrera, C.M., P. Jordano, 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs* 5: 203-218.

Herrera, C.M., P. Jordano, L. López-Soria y J.A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.

Howe, H.F. y W.M. Richter. 1982. Effects of seed size on seedling size in *Viola surinamensis*; a within and between tree analysis. *Oecologia* 53: 347-351.

Janson, C.H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. *Science* 219: 187-189.

Jordano, P., 1987. Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology* 68: 1711-1723.

Jordano, P. 1995. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology* 76: 2627-2639.

Jordano, P. y E. Schupp. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70: 591-615.

Kuijt, J. 1969. The biology of parasitic flowering plants. University of California Press, Berkeley, California, USA.

Kuijt, J. 1988. Revision of *Tristerix* (Loranthaceae). *Systematic Botany Monograph* 19: 1-61.

Lande, R., 1980. The genetic covariance between characters maintained by pleiotropic mutations. *Genetics* 94: 203-215.

- Lande, R., y S.J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.
- Larson, D.L. 1996. Seed dispersal by specialist versus generalist foragers: the plant's perspective. *Oikos* 76: 113-120.
- Laska, M.S. y E.W. Stiles. 1994. Effects of fruit crop size on intensity of fruit removal in *Viburnum prunifolium* (Caprifoliaceae). *Oikos* 69: 199-202.
- Levey, D.J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivore. *American Naturalist* 129: 471-485.
- Loiselle, B.A. y J.G. Blake. 1999. Dispersal of melastome seed by fruit-eating birds of tropical forest understory. *Ecology* 80: 330-336.
- López-de Buen, L., J.F. Ornelas. 1999. Frugivorous birds, host selection and the mistletoe *Psittacanthus achiedeanus*, in central Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 15: 329-340.
- Malmborg, P.K y M.F. Willson. 1988. Foraging ecology of avian frugivores and some consequences for seed dispersal in an Illinois woodlot. *Condor* 90: 173-186.
- Martínez del Río, C., M. Hourdequin, A. Silva y R. Medel. 1995. The influence of cactus size and previous infection on bird deposition of mistletoe seed. *Australian Journal of Ecology* 20: 571-576.
- Martínez del Río, C., A. Silva, R. Medel y M. Hourdequin. 1996. Seed dispersers as disease vectors: bird transmission of mistletoe seeds to plant hosts. *Ecology* 77: 912-921.
- Mauseth, J.D., G. Montenegro, y A.M. Walckowiak. 1984. Studies of the holoparasite *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae) infecting *Trichocereus chilensis* (Cactaceae). *Canadian Journal of Botany* 62: 847-857.

Mauseth, J.D. 1985. Relation between *Trichosereus chilensis* and the holoparasite *Tristerix aphyllus*. *Medio Ambiente* 7: 39-44.

Mauseth, J.D., G. Montenegro, y A.M. Walckowiak. 1985. Host infection and flower formation by the parasite *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae). *Canadian Journal of Botany* 63: 567-581.

Mauseth, J.D. 1990. Morphogenesis in a highly reduced plant: the endophyte of *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae). *Botanical Gazette* 151: 348-353.

Medel, R. 2000. Assessment of parasite-mediated selection in a host-parasite system in plants. *Ecology* 81: 1554-1564.

Medel, R. 2001. Assessment of correlational selection on tolerance and resistance traits in host plant-parasitic plant interaction. *Evolutionary ecology* 15: 37-52.

Medel, R, C. Botto-Mahan, C. Smith-Ramírez, M.A. Méndez, C.G. Ossa, L. Caputo y W.L. Gonzáles. 2002. Historia natural cuantitativa de una relación parásito-hospedero: el sistema *Tristerix*-cactáceas en Chile semiárido. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:127-140.

Medel, R., E. Vergara, A. Silva y M. K. Arroyo. 2002. Vector-mediated parasite aggregation in a host plant - parasitic plant relationship. *Ecology*: en prensa.

Murray, K.G. 1987. Selection for optimal fruit-crop size in bird-dispersed plants. *American Naturalist* 129: 18-31.

Murphy, S.R., N. Reid, Z. Yan, W.N. Venables. 1993. Differential passage time of mistletoe fruits through the gut of honeyeaters and flowerpeckers: effects on seedling establishment. *Oecologia* 93: 171-176.

Ortiz-Pulido, R. y V. Rico-Gray. 2000. The effect of spatio-temporal variation in understanding the fruit crop size hypothesis. *Oikos* 91: 523-527.

- Parciak, W. 2002a. Environmental variation in seed number, size, and dispersal of fleshy-fruited plant Ecology 83: 780-793.
- Parciak, W. 2002b. Seed size, number, and habitat of a fleshy-fruited plant: consequences for seedling establishment. Ecology 83: 794-808.
- Piper, J.K. 1986. Seasonality of fruit characters and seed removal by birds. Oikos 46: 303-310.
- Phillips P.C. y S.J. Arnold. 1989 Visualizing multivariate selection. Evolution. 43: 1209-1222
- Reid, N. 1989. Dispersal of mistletoe by honeyeaters and flower-peckers: components of seed dispersal quality. Ecology 70: 137-145.
- Reid, N. 1991. Co-evolution of mistletoes and frugivorous birds? Australian Journal of Ecology 16: 457-469.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. Evolution 43: 223-225.
- Sallabanks, R. 1992. Fruit fate, frugivory, and fruit characteristics: a study of the hawthorn, *Crataegus monogyna* (Rosaceae). Oecologia 91: 296-304.
- Sallabanks, R. 1993. Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. Ecology 74: 1326-1336
- Sargent, S. 1990. Neighbourhood effects on fruit removal by birds: a field experiment with *Viburnum dentatum* (Caprifoliaceae). Ecology 71: 1289-1298.
- Schluter, D. 1988. Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. Evolution 42: 849-861.

- Simons, A.M. y M.O. Johnston. 2000. Variation in seed traits of *Lobelia inflata* (Campanulaceae): sources and fitness consequences. *American Journal of Botany* 87: 124-132.
- Smith-Ramírez C. 1999. Selección fenotípica secuencial sobre rasgos reproductivos del muérdago *Tristerix aphyllus*. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Stanton, M.L. 1984. Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* 65: 1105-1112.
- Stamp, N.E. 1990. Production and effect of seed size in grassland annual (*Erodium brachycarpum*, Geraniaceae). *American Journal of Botany* 77: 874-882.
- Thébaud, C. y M. Debussche. 1992. A field test of the effects of infructescence size on fruit removal by birds in *Viburnum tinus*. *Oikos* 65: 391-394.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit eating birds. *Ecology* 66: 808-818.
- Whelan, C.J. y M.F. Willson. 1994. Fruit choice in migrating North American birds: field and aviary experiments. *Oikos* 71: 137-151.
- Willson, M.F. y C.J. Whelan. 1993. Variation of dispersal phenology in a bird-dispersed shrub, *Cornus drummondii*. *Ecological Monographs* 63: 151-172
- Willson, M.F., D.A. Graff y C.J Whelan. 1990. Color preferences of frugivorous birds in relation to the colors of fleshy fruits. *Condor* 92: 545-555.
- Winn, A.A. 1988. Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris*. *Ecology* 69: 1537-1544