

DOC- B

S657

C. A

**SELECCION FENOTIPICA SECUENCIAL SOBRE RASGOS
REPRODUCTIVOS DEL MUERDAGO *Tristerix aphyllus*.**

Tesis presentada a la Universidad de Chile
en cumplimiento parcial
de los requisitos
para optar al grado de
Doctora en Ciencias mención Biología

FACULTAD DE CIENCIAS

Cecilia Smith Ramírez

Julio 1999

Director de Tesis: Dr. Rodrigo Medel



FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE DOCTORADO

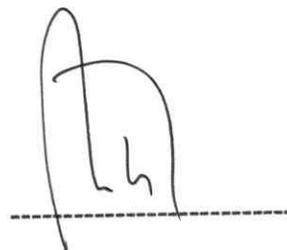
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado en Ciencias, mención Biología presentada por la Candidata

CECILIA SMITH RAMIREZ

ha sido aprobada por la comisión Informante de Tesis como requisito de Tesis para el grado de Doctora en Ciencias mención Biología, en el Examen de Defensa de Tesis rendido el 24 de Junio de 1999.

Director de Tesis

Dr. Rodrigo Medel

A handwritten signature in black ink, appearing to be 'R. Medel', written over a horizontal dashed line.

Comisión Informante de Tesis

Dr. Italo Serey

Dr. Ramiro Bustamante

Dr. Roberto Neira

Three handwritten signatures in blue ink, written over three horizontal dashed lines. The signatures are stylized and difficult to read.

A

los

quintrales

picaflores

tencas

quiscas

copaos

flores

amaneceres

y

atardeceres

de

Aucó



AGRADECIMIENTOS

Agradezco especialmente la oportunidad que me brindó mi tutor, Rodrigo Medel, de trabajar con él y en un sistema biológico tan interesante.

Numerosas personas intervinieron y me ayudaron en diferentes etapas de mi tesis. Una persona que fue clave en terreno fue Jovita, sin su ayuda la tarea de ubicar los cactus hospederos marcados en los cerros hubiese sido casi inabordable. Agradezco a Roxana, Emma, Paulina, Claudia, Marcela, Jaime y a todas las numerosas personas que me ayudaron en terreno a observar las visitas de las aves a los parásitos.

Agradezco a Ignacio Chaves guardaparque de la Reserva Nacional Las Chinchillas todo el apoyo logístico que me entregó a mí y a las personas que me acompañaban a terreno.

En especial agradezco a Juan Armesto y Claudia Hernández su ayuda en intentar conseguir una tenca para realizar experimentos de consumo de frutos y además tener la paciencia de escucharme en momentos de aflicción.

Agradezco especialmente la paciencia de Eric Rivera quién me asistió en el manejo de los software de estadística y también me acogió en momentos de desesperación.

Agradezco a los miembros de la comisión sus consejos en el transcurso de esta tesis.

Finalmente agradezco a Eugenio Naranjo su apoyo, compañía en terreno, ayuda y magníficas fotografías tomadas en Aucó.

Este estudio fue financiado por Fondecyt N° 297025. La autora fue becaria de Doctorado de Conicyt.

INDICE

	Páginas
Dedicatoria.....	i
Agradecimientos.....	ii
Indice.....	iii
Lista de Tablas.....	v
Lista de Figuras.....	viii
Resumen.....	1
Abstract.....	4
Introducción.....	7
Objetivos Generales.....	11
Objetivos Específicos.....	11
Hipótesis.....	12
Materiales y Métodos.....	13
Sitio de Estudio.....	13
Historia Natural.....	14
Procedimientos de terreno.....	22
1.- Flores.....	24
2.- Pedúnculo.....	25
3.- Néctar.....	25
4.- Exhibición floral.....	26
5.- Frutos.....	26
6.- Número de frutos inmaduros y maduros.....	26
7.- Altura de la oferta de frutos.....	26
8.- Variables adicionales.....	27
8.1.- Herviboría floral y predación de frutos.....	27
8.2.- Producción de frutos.....	27
Adecuación biológica en la polinización.....	27
Adecuación biológica en la remoción de frutos.....	29

Esfuerzo de muestreo.....	30
Reducción de variables.....	33
Procedimientos estadísticos.....	35
Parámetros de selección.....	35
Ecuaciones estructurales y análisis de vías.....	37
Resultados.....	39
Estadística descriptiva de los caracteres.....	39
Correlaciones entre caracteres.....	44
Número de visitas, flores probadas y conducta de <i>Sephanoides galeritus</i>	48
Número de visitas, frutos consumidos y conducta de <i>Mimus thenca</i>	49
Tasa de visitas de <i>Sephanoides galeritus</i> a <i>Tristerix aphyllus</i>	50
Tasa de visitas de <i>Mimus thenca</i> a <i>Tristerix aphyllus</i>	51
Correlación entre los componentes de la adecuación biológica.....	51
Oportunidad de selección.....	53
Coeficientes de selección durante la polinización.....	56
Coeficientes de selección durante la dispersión.....	60
Ecuaciones estructurales.....	64
Discusión.....	66
Selección fenotípica sobre <i>Tristerix aphyllus</i> mediada por el agente polinizador <i>Sephanoides galeritus</i>	66
Selección fenotípica sobre <i>Tristerix aphyllus</i> a través del dispersor de frutos <i>Mimus thenca</i>	70
Selección fenotípica secuencial.....	72
Conclusiones.....	77
Literatura citada.....	79
Apéndice I.....	86

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Proporción de frutos-flor de <i>Tristerix aphyllus</i> en distintos ensayos de polinización, durante el año 1995.....	18
Tabla 2. Estadística descriptiva de la morfología floral (mm) de <i>Tristerix aphyllus</i> parasitando la cactácea <i>Eulychnia acida</i>	40
Tabla 3. Estadística descriptiva del volumen (μ l) y concentración de azúcares del néctar (% peso/peso) de néctar de las flores de <i>Tristerix aphyllus</i> parasitando la cactácea <i>Eulychnia acida</i>	40
Tabla 4. Estadística descriptiva de la longitud del pedúnculo (mm), su número de cicatrices y la distancia espina - proyección (mm) de <i>Tristerix aphyllus</i> parasitando la cactácea hospedera <i>Eulychnia acida</i>	41
Tabla 5. Dimensiones (mm) y peso (mg) de los componentes del fruto de <i>Tristerix aphyllus</i> parasitando la cactácea <i>Eulychnia acida</i>	42
Tabla 6. Estadígrafos de tendencia central y dispersión del número de yemas, flores, frutos inmaduros y maduros en el periodo de observación de polinizadores y dispersores.....	43
Tabla 7. Matriz de coeficientes de correlación entre caracteres florales de <i>T. aphyllus</i> . N = 80.....	44
Tabla 8. Coeficientes de correlación de Pearson entre la morfología de las flores y caracteres del néctar de las flores de <i>T. aphyllus</i>	45
Tabla 9. Matriz de coeficientes de correlación entre caracteres del fruto de <i>T. aphyllus</i> . N = 80 individuos, 1328 frutos.....	47
Tabla 10. Coeficientes de correlación de Pearson entre caracteres de la flor, fruto y éxito reproductivo.....	47
Tabla 11. Matriz de coeficientes de correlación entre los componentes de la adecuación biológica para polinización, wp_1 y wp_2 y para remoción de frutos wd_1 y wd_2 . Valores sobre la diagonal indican coeficientes entre las situaciones control y valores bajo la diagonal indican coeficientes entre las situaciones experimentales.....	52

Tabla 12. Oportunidad de selección para cada componente de la adecuación por polinización y dispersión de <i>Tristerix aphyllus</i>	54
Tabla 13. Resumen de los contrastes en las oportunidades de selección en los componentes de la adecuación por polinización y por dispersión, contrastando la situación control contra la experimental. Se indican los valores de F de la prueba de homogeneidad de varianzas de Levene.....	55
Tabla 14. Resumen de los contrastes en las oportunidades de selección en los componentes de la adecuación por polinización y por dispersión, contrastando polinización contra dispersión. Se indican los valores de F de la prueba de homogeneidad de varianzas de Levene.....	55
Tabla 15. Primer componente de la adecuación por polinización (tasa de visitas por planta) para las situaciones control y experimental. Diferenciales de selección direccional (S'), gradientes de selección directa (β'), gradientes de selección disruptiva/estabilizante (γ'), para los caracteres de <i>Tristerix aphyllus</i>	58
Tabla 16. Segundo componente de la adecuación por polinización (tasa de flores probadas) para las situaciones control y experimental. Diferenciales de selección direccional (S'), gradientes de selección directa (β'), gradientes de selección disruptiva/estabilizante (γ'), para los caracteres de <i>Tristerix aphyllus</i>	59
Tabla 17. Valores de F revelados por ANCOVA para comparación de pendientes de los caracteres entre las situaciones control y tratamiento para cada componente de la adecuación por polinización.....	59
Tabla 18. Resumen de los coeficientes de selección para los datos agrupados (control + experimental) en cada componente de la adecuación por polinización.....	60
Tabla 19. Primer componente de la adecuación por remoción de frutos (tasa de arribos por <i>M. thenca</i>) para las situaciones control y experimental. Diferenciales de selección direccional (S'), gradientes de selección directa (β'), gradientes de selección disruptiva/estabilizante (γ'), para los caracteres de <i>Tristerix aphyllus</i>	61
Tabla 20. Segundo componente de la adecuación por remoción de frutos (tasa de frutos consumidos) para las situaciones control y experimental. Diferenciales de selección direccional (S'), gradientes de selección directa (β'), gradientes de selección disruptiva/estabilizante (γ'), para los caracteres de <i>Tristerix aphyllus</i>	62

Tabla 21. Valores de F revelados por ANCOVA para comparación de pendientes de los caracteres entre las situaciones control y tratamiento para cada componente de la adecuación por remoción.....	63
Tabla 22. Resumen de los coeficientes de selección para los datos agrupados (control + experimental) en cada componente de la adecuación por remoción.....	63

LISTA DE FIGURAS

<p>Figura 1. Longitud de los pedúnculos de <i>T. aphyllus</i>, y de las espinas apicales de <i>E. acida</i> (mm).....</p>	10
<p>Figura 2. Ciclo de vida del parásito <i>Tristerix aphyllus</i>. Mostrando las etapas de polinización por <i>Sephanoides galeritus</i> (izquierda), remoción de frutos por <i>Mimus thenca</i> (arriba), depositación de las semillas por el dispersor (derecha) y por último la etapa de germinación de la semilla (abajo).....</p>	15
<p>Figura 3. Esquema destacando el crecimiento del año del pedúnculo (color oscuro, D2) y el crecimiento anterior (color claro, D1). Se muestran además las espinas emergiendo de las areolas del cactus. Se muestra la distancia espina - proyección (D3), la cual se mide desde la punta de la espina más cercana hasta el ovario de la flor más externa. En este caso la distancia espina - proyección es positiva, si el ovario de la flor sobresale respecto a la espina más cercana, la distancia es negativa.....</p>	16
<p>Figura 4. Detalle de la flor (3X) y fruto (4X) de <i>Tristerix aphyllus</i>. a = largo del pedicelo; b = largo del ovario; c = ancho de la flor, a la altura del nectario; d = largo de la base de los tépalos hasta el extremo del estigma; e = largo desde la base de los tépalos hasta el extremo final de las anteras; f = largo de las anteras; g = largo mayor del fruto.....</p>	17
<p>Figura 5. Número de yemas, flores, frutos recién formados y frutos maduros en <i>T. aphyllus</i>, durante el otoño e invierno de 1995.....</p>	19
<p>Figura 6. Número de frutos maduros de <i>T. aphyllus</i> y tasa de visitas por hora de <i>Mimus thenca</i> a individuos de <i>Eulychnia acida</i>. Datos de R. Medel para el año 1994.....</p>	21
<p>Figura 7. Número promedio de visitas de <i>Sephanoides galeritus</i> a cada estructura reproductiva o individuo de <i>Tristerix aphyllus</i> por períodos de observación. Se indican los ajustes cuadráticos en cada caso.....</p>	31
<p>Figura 8. Relación entre el número promedio de visitas de <i>Mimus thenca</i> a los frutos de <i>Tristerix aphyllus</i> y el número de períodos de observación. Se indican los datos agrupados para las situaciones control y experimental.....</p>	33

Figura 9. Diagrama de vía, mostrando los valores de los efectos directos e indirectos estandarizados, entre las variables independientes del proceso de polinización y dispersión de semillas, con respecto al componente aditivo de la adecuación ($W_{\text{polinización}}$ y $W_{\text{dispersión}}$) y la adecuación total (W_t).....65

RESUMEN

Los estudios de selección fenotípica consisten en indagar el valor adaptativo del fenotipo con respecto a su adecuación biológica. Los estudios de selección fenotípica en plantas son relativamente recientes y han examinado principalmente el valor adaptativo de rasgos florales. Menos tratada ha sido la relación entre características de los frutos con respecto a sus agentes dispersores. Estos estudios han analizado los episodios de selección por polinizadores y dispersores por separado. En esta tesis, se abordan simultáneamente los procesos de polinización y dispersión de frutos, con respecto a la accesibilidad de las flores y frutos a los polinizadores y dispersores. Se plantean hipótesis específicas acerca de la importancia de barreras físicas que impiden el acceso de polinizadores y dispersores a las flores y semillas de una planta holoparásita de cactáceas, *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae).

Se postula que las espinas de la cactácea hospedera *Eulychnia acida* constituyen una barrera física para la polinización y la remoción de frutos de *T. aphyllus*. Se espera que la selección favorezca individuos con pedúnculos más largos, de modo de sortear la barrera física impuesta por la cactácea. Además, se espera que el ambiente selectivo (espinas), sea más importante en la fase de dispersión, debido al mayor tamaño del ave dispersora, *Mimus thenca*, comparada con el polinizador, el picaflor *Sephanoides galeritus*.

Para poner a prueba la importancia de las espinas como barrera física, se cortaron las espinas de 40 individuos de *E. acida*, a la altura de la estructura reproductiva del muérdago. Un número equivalente de individuos de *E. acida*, pertenecientes a la misma

población, que no fueron manipulados siendo usados como control. Posteriormente se cuantificó la actividad de *S. galeritus* y *M. thenca* sobre las flores y frutos de *T. aphyllus*. Los caracteres florales fueron: la longitud del estilo, la longitud del estambre, la longitud y el ancho de las anteras, la longitud del ovario, la longitud del pedicelo y el ancho de la flor a la altura del nectario. Además, se cuantificó el volumen de néctar disponible (μ l) y la concentración de azúcares (peso/peso) del néctar. Asimismo, en los 80 individuos se consideraron los siguientes caracteres para dispersión: longitud del eje mayor y masa del fruto, masa de la semilla, pericarpo y pulpa. La pulpa de una muestra de estos frutos fue secada para conocer su contenido de agua. Por último, se midió la longitud de los pedúnculos que sostienen las inflorescencias de *T. aphyllus*, así como la distancia horizontal entre la punta de la espina más cercana respecto al ovario de la flor más sobresaliente de la estructura reproductiva de *T. aphyllus* (distancia espina - proyección).

Se consideraron dos componentes de la adecuación para polinización: tasa de visitas y tasa de flores probadas por los polinizadores. Para dispersión se consideraron los componentes de la adecuación: tasa de arribos y tasa de frutos consumidos por los dispersores.

Los resultados revelaron una mayor oportunidad para la selección en dispersión que en polinización. Los análisis univariados (coeficiente de selección) y multivariados (gradientes de selección) indicaron que los individuos con mayor exhibición floral (número de yemas + flores) fueron los más visitados por los picaflores. El carácter pedúnculo, fue seleccionado positiva y marginalmente para incrementar en longitud sólo respecto a número de flores probadas. Ningún carácter mostró significancia, en los análisis univariados para la dispersión de frutos de *T. aphyllus*. Sin embargo, el número de frutos

mostró selección direccional en los dos componentes de la adecuación por dispersión. Si bien la longitud del pedúnculo no fue seleccionada, los individuos con frutos fuera de la matriz de espinas fueron preferidos por *M. thenca*.

En síntesis, el largo del pedúnculo de *T. aphyllus* fue seleccionado positivamente especialmente para tasa de flores probadas por los polinizadores, en una situación en que las espinas de las cactáceas no son una barrera para la polinización, sino una percha para los picaflores. El largo del pedúnculo no afectó la remoción de frutos, sino más bien la distancia que hay entre la punta de las espinas y los frutos. Las aves frugívoras no consumieron frutos que se encontraban inmersos más de 2,5 cm dentro de la matriz de espinas. Sin embargo, es probable que no se reflejen en un cambio evolutivo, ya que la única variable significativa fue la distancia espina - proyección, la cual no es un carácter posible de estar sujeto a selección.

Los análisis de selección secuencial muestran la dispersión es un evento altamente selectivo, mucho más que la polinización, y cualquier carácter seleccionado en la polinización puede ser amortiguado completamente en la siguiente etapa del ciclo de vida.

ABSTRACT

The study of phenotypic selection consists of inquiring about the adaptive value of the phenotype in relation to its fitness. This type of studies in plants are relatively new and have examined mainly the adaptive value of floral traits. Even less is known about the relation between fruit traits and dispersal agents. These studies have analyzed separately the episodes of selection by pollinators and dispersers. In this thesis, I examine simultaneously the processes of pollination and seed dispersal, in relation to the accessibility of pollinators and dispersers to the flowers and fruits in the field. I propose specific hypotheses about the importance of physical barriers that restrict the access of pollinators and dispersers to the flowers and fruits of *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae), a holoparasite on Cactaceae.

I hypothesize that the spines of the host cactus *Eulychnia acida* constitute a physical barrier for the pollination and fruits removal of the *T. aphyllus*. I expect that selection will favor plants with longer peduncles, such that the physical barrier imposed by the spines is less restrictive for the pollinators and dispersers. In addition, I expect that the selective environment (spines), will be more important during the dispersal phase because of the larger size of the avian seed disperser, *Mimus thenca*, compared to pollinator, the hummingbird, *Sephanoides galeritus*.

To test the role of the spines as physical barrier, I cut off the spines in 40 individuals of *E. acida*, at the level of the reproductive structure of the mistletoe. A similar number of individuals of parasited *E. acida*, in the same population remained unmanipulated, and were used as control. Later, I quantified the activity of *S. galeritus* and *M. thenca* on the flowers and fruits of *T. aphyllus* in both manipulated and

unmanipulated hosts. Floral traits measured for the mistletoe were: style length, stamens length, anther length and width, ovary length, pedicel length and flower width at the nectary level. In addition, I quantified the volume of nectar standing crop (μl) and the sugar concentration in the nectar (weight/weight). Likewise, the following dispersal-related traits were measured for all 80 experimental and control plants: length of the main axe and mass of the fruit, seed, pericarp and pulp masses. The pulp of a sample of this fruits was dried to estimate its water content. Finally, I measured the length of the peduncles holding the inflorescences of *T. aphyllus*, as well as the horizontal distance between the tip of the spine closest the ovary of the flower protruding furthest in the reproductive structures of *T. aphyllus* (spine – projection distance).

Two components of fitness were considered for pollination: visitation rate and rate flower probed by pollinators. For dispersal I considered the following fitness components: arrival rate and rate fruit consumed by dispersers.

Results showed a greater opportunity of selection for the dispersal process than for pollination. The univariate (selection coefficient) and multivariate (selection gradients) analyses indicated that mistletoe plants with larger floral display (number flower and buds) were more visited by hummingbird. Longer peduncle were positively and marginally selected in response to rate of flower probed. None of the characters considered for dispersal were significant in the univariate analysis. However the number of fruits showed directional selection for both fitness components related to dispersal. Although peduncle length was not selected, mistletoe plant fruits located outside the matrix of cactus spines were preferred by *M. thenca*.

In synthesis, peduncle length in *T. aphyllus* was positively selected mainly by the rate of flowers probed by the pollinators in the case where cactus spines are not the barrier for the pollinators, but a perching structure for the pollinators. Peduncle length did not affect fruit removal. This rate was affected by the distance between the tip of the spines and the mistletoe fruits. Avian frugivores did not consume mistletoe fruits that were more than 2,5 cm in size the matrix of spines. However, this trend may not represent evolutionary change, because the only significant variable was the distance spines projection, which is not a trait subject to selection.

The analysis of sequential selection showed that dispersal is a stronger selective event than pollination, therefore any character selected for pollinator can be buffered during the next stage of the life cycle.

INTRODUCCION

Los estudios de selección fenotípica (ver definiciones y conceptos en el Apéndice I) permiten cuantificar el valor adaptativo de rasgos fenotípicos de los individuos que componen las poblaciones. En plantas la mayor parte de los estudios de selección fenotípica incluyen sólo una etapa del ciclo reproductivo. La mayor parte de los trabajos publicados a la fecha se han focalizado en cuantificar la adaptabilidad de diversos fenotipos florales en relación con la polinización (Kalisz 1986, Galen et al. 1987, Galen y Newport 1987, Nilsson 1988, Galen 1989, Robertson y Wyatt 1990, Campbell et al. 1991, Dieringer 1991, Stanton et al. 1991, Galen y Stanton 1991, Widén 1991, Herrera 1992, Eckhart 1993). Un menor número de trabajos ha abordado la evolución de defensas de las plantas contra la herbivoría (e.g., Simms & Rausher 1987, Núñez-Farfán & Dirzo 1994, etc.). Solamente un trabajo ha estudiado la selección fenotípica en fenómenos de dispersión de semillas (Jordano 1993) y defensas de las plantas contra el parasitismo (Medel 1999). No existen estudios que exploren coeficientes de selección fenotípica en estados sucesivos del ciclo de vida, por ejemplo, germinación de semillas y establecimiento de plantas, floración y fructificación, etc. La falta de trabajos a la fecha que se enfoquen en este sentido dificulta las interpretaciones sobre el efecto de la selección sobre los organismos, ya que los eventos de selección pueden ocurrir en distintas etapas del ciclo de en diferente magnitud y sentido.

La superficie de adecuación biológica total es por definición el reflejo de los distintos episodios de selección experimentados por los organismos de una población a lo largo del ciclo de vida. La consideración de dos o más episodios selectivos permite aproximarse, al

menos en principio, a la función de adecuación total mediante los componentes multiplicativos de la adecuación biológica relativa (Arnold & Wade 1984b). Esta división es útil ya que permite comparar los coeficientes de selección, los cuales pueden eventualmente reflejar selección en magnitudes variables e incluso direcciones opuestas en distintas etapas del ciclo de vida. Aunque este aspecto de la adecuación biológica fue enunciado tentativamente por Primack (1992), ningún estudio ha abordado explícitamente este fenómeno en plantas. Una excepción a este respecto lo constituye el estudio de Campbell et al. (1991) quienes dividieron el proceso de polinización en dos sub-etapas secuenciales (tasa de visitas por picaflores y polen exportado a estigmas receptivos en *Ipomopsis aggregata*). Sin embargo, como estos autores focalizaron en etapas del secuenciales de un mismo fenómeno (polinización), los caracteres potencialmente blanco de la selección fueron idénticos en ambas etapas. No existen estudios en más de una etapa del ciclo de vida de las plantas en que se focalice en fenómenos secuenciales, donde se evalúe selección fenotípica sobre distintos arreglos de caracteres y donde se usen componentes secuenciales de la adecuación biológica.

En esta tesis se examinaron dos estados secuenciales del ciclo de vida de una planta. Más explícitamente, se evaluaron dos sub-etapas secuenciales de la **polinización** (tasa de visitas y tasa de flores probadas por el polinizador) y dos sub-etapas secuenciales de la **dispersión** de las semillas (tasa de visitas y tasa de frutos consumidos por el dispersor).

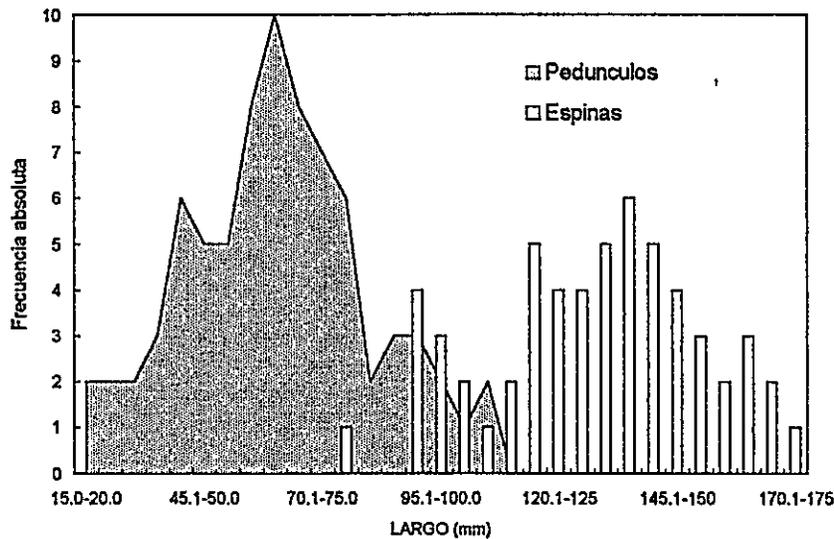
En el contexto del examen de selección fenotípica secuencial propuesto en este trabajo, se sometió a prueba un conjunto de hipótesis relacionadas con el efecto del ambiente circundante sobre la magnitud y signo de los coeficientes de selección. Es así como se evaluó

el potencial evolutivo de caracteres relacionados con la accesibilidad de polinizadores y dispersores a los recursos flores y frutos de una especie de planta. Aún cuando la accesibilidad de los consumidores a los recursos flores y frutos es crítico para que ocurra selección sobre algún fenotipo, todos los estudios de polinización y dispersión presuponen libre acceso. Sin embargo, es posible que además de los caracteres directamente relacionados con la polinización y dispersión, otros caracteres que facilitan el acceso de los polinizadores y dispersores a la planta sean igualmente adaptativos. Específicamente, en esta tesis se sometió a prueba la hipótesis que la longitud de las espinas de una especie de cactus hospedero constituye una barrera física para la polinización y remoción de frutos de la planta parásita *Tristerix aphyllus*. Por consiguiente, los caracteres del parásito que minimicen el efecto de aquella barrera, debieran ser seleccionados positivamente. Esta hipótesis será evaluada en las dos etapas secuenciales del ciclo de vida del holoparásito.

Tristerix aphyllus parasita al menos 17 especies de cactáceas del norte de Chile. En este estudio se focalizará en el cactus hospedero *Eulychmia acida*. La mayor parte de las flores y frutos de *T. aphyllus* se encuentran inmersas en la matriz de espinas de *E. acida* (Figura 1), especie que presenta espinas excepcionalmente largas en comparación a especies congénicas (Medel, datos no publicados). *T. aphyllus* posee una estructura de sujeción al cactus de longitud variable, la cual se proyecta perpendicularmente al eje principal del hospedero. Esta estructura posee cicatrices de crecimiento conspicuas y a menudo lignificadas, desde donde se originan los módulos reproductivos los que conforman una compleja arquitectura (Medel et al. 1996).

El objetivo de este trabajo es evaluar la selección fenotípica sobre el fenotipo reproductivo (flores y frutos) del parásito en función de la matriz de espinas impuestas por *E. acida*. Este último aspecto será evaluado usando caracteres del pedúnculo como potenciales blancos de la selección en las etapas de polinización y dispersión de semillas.

Figura 1. Longitud de los pedúnculos de *T. aphyllus*, y de las espinas apicales de *E. acida* (mm).



Wade y Kalisz (1987) señalaron que una condición clave para evaluar la adaptabilidad de un carácter consiste en comparan su relación con la adecuación biológica en presencia y ausencia del agente de selección. Si el carácter es adaptativo, la ventaja en adecuación asociada a la presencia del carácter debiera ser perdida en ausencia del ambiente de selección. Los autores a

su vez, destacan que la demostración de la adaptabilidad de un carácter requiere efectuar manipulaciones experimentales del ambiente selectivo. En consecuencia, y siguiendo las recomendaciones de estos autores, se sometió a prueba la hipótesis de adaptabilidad del pedúnculo del parásito en presencia y ausencia de las espinas de las cactáceas hospederas.

OBJETIVOS GENERALES

1. Determinar los parámetros que describen la selección fenotípica sobre los rasgos del muérdago *Tristerix aphyllus* que determinan la accesibilidad de los polinizadores y dispersores de semillas (i.e, pedúnculo de sujeción).
2. Determinar los parámetros que describen la selección fenotípica secuencial sobre rasgos reproductivos del muérdago *Tristerix aphyllus* creciendo en la cactácea hospedera *Eulychnia acida*

OBJETIVOS ESPECIFICOS

1. Determinar los parámetros de selección fenotípica sobre dos sub-etapas secuenciales del proceso de polinización en una población de *Tristerix aphyllus* presente en el cactus hospedero *Eulychnia acida*
2. Determinar los parámetros de selección fenotípica sobre dos sub-etapas secuenciales del proceso de dispersión de semillas en una población de *Tristerix aphyllus* presente en el cactus hospedero *Eulychnia acida*

3. Describir los parámetros de selección fenotípica secuencial considerando los procesos de polinización y dispersión de semillas.

HIPOTESIS

Hipótesis 1. Si las espinas de las cactáceas constituyen una barrera para que los polinizadores puedan acceder a las flores de *T. aphyllus*, entonces:

se espera que la fuerza de selección esté dirigida principalmente hacia elongar el pedúnculo, que sostiene los órganos reproductivos fuera de la matriz de espinas, en comparación con otros caracteres relacionados con la atractibilidad de las flores.

Hipótesis 2. Si las espinas de las cactáceas constituyen una barrera para que los dispersores puedan acceder a los frutos de *T. aphyllus*, entonces:

se espera que la fuerza de selección esté dirigida principalmente hacia elongar el pedúnculo fuera de la matriz de espinas, respecto a caracteres relacionados con la atractibilidad del fruto.

Hipótesis 3. Si las espinas de las cactáceas constituyen una barrera para una adecuada polinización y/o remoción de frutos de *T. aphyllus* y dada las características morfológicas de los polinizadores, *Sephanoides galeritus*, mayor movilidad, tamaño pequeño (peso 13 veces menor que el dispersor), morfología especializada; respecto a los dispersores de frutos, *Mimus thenca*: se espera que la matriz de espinas del cactus hospedero se constituya en una barrera mayor en el proceso de dispersión de semillas respecto al proceso de polinización.

MATERIALES Y METODOS

Sitio de estudio

Este estudio se realizó en la Reserva Nacional Las Chinchillas (31° 30'S; 71° 06'W), 300 km al norte de Santiago. El clima en la Reserva es semiárido con algunos inviernos lluviosos. En promedio llueve alrededor de 170 mm (lluvia acumulada) con gran variación interanual. Los años lluviosos han sido asociados con el Fenómeno El Niño (ENOS) (Ortlieb 1994). El año en que se efectuó este estudio (1997) correspondió a un evento Niño, con una precipitación acumulada para Illapel de 445 mm. El área específica de estudio fueron cuatro laderas de exposición ecuatorial, con pendientes que varían entre 10° - 30°, abarcando un área aproximada de 1 - 2 hectáreas y a una altitud de 700 m.s.n.m.

En la Reserva, los individuos de *E. acida* se distribuyen en forma entremezclada con individuos de *Echinopsis chilensis*. Ambas especies de cactáceas son parasitadas por *T. aphyllus*. No hay otras especies de cactáceas columnares en estas laderas. La vegetación arbustiva esta dominada por *Flourensia thurifera*, *Cordia decandra*, *Heliotropium stenophyllum*, *Haplopappus* sp. Las especies más representadas de geófitas fueron *Leucocoryne* spp, *Pasithea coerulea* y *Rodophiala advena*.

Historia natural

Tristerix aphyllus (Loranthaceae) es un muérdago singular por no poseer hojas ni tejido vegetativo, emergiendo sólo las estructuras reproductivas del cuerpo del hospedero. Esta especie parasita solamente especies de la familia Cactaceae (17 especies en total; Follman & Mahú 1964, Kuijt 1988). El tejido vegetativo existe como un endófito dentro del tejido del cactus (Mauseth et al. 1984, Mauseth et al. 1985, Mauseth 1990).

La porción reproductiva está constituida por una rama o pedúnculo de arquitectura variable, que puede llegar a medir más de 20 cm. La arquitectura del pedúnculo (eje principal y ramas laterales) es principalmente monopódico y simpódico (Medel et al. 1995). El crecimiento del pedúnculo comienza en Junio - Julio, alcanzando su longitud definitiva en el verano siguiente. El pedúnculo tiene dos orígenes: a) emerge de la superficie del cactus generalmente desde la areola de las espinas, o b) crece desde una porción del pedúnculo que se desarrolló el año anterior (Figura 3).

Las flores de *T. aphyllus* son tubulares y poseen cuatro tépalos de color rojo. El estilo y estambres son amarillos (Figura 4). El período de floración se extiende desde Marzo a Agosto (inclusive) (Figura 5), aunque algunas yemas que se generan durante el invierno permiten ver flores aisladas durante Septiembre y Octubre. Las flores se abren secuencialmente en los 6 - 7 meses de floración, con un máximo de flores abiertas durante Abril - Junio (Figura 5).

Figura 2. Ciclo de vida del parásito *Tristerix aphyllus*, mostrando las etapas de polinización por *Sephanoides galeritus* (izquierda), remoción de frutos por *Mimus thenca* (arriba), deposición de las semillas por el dispersor (derecha) y germinación de la semilla (abajo).

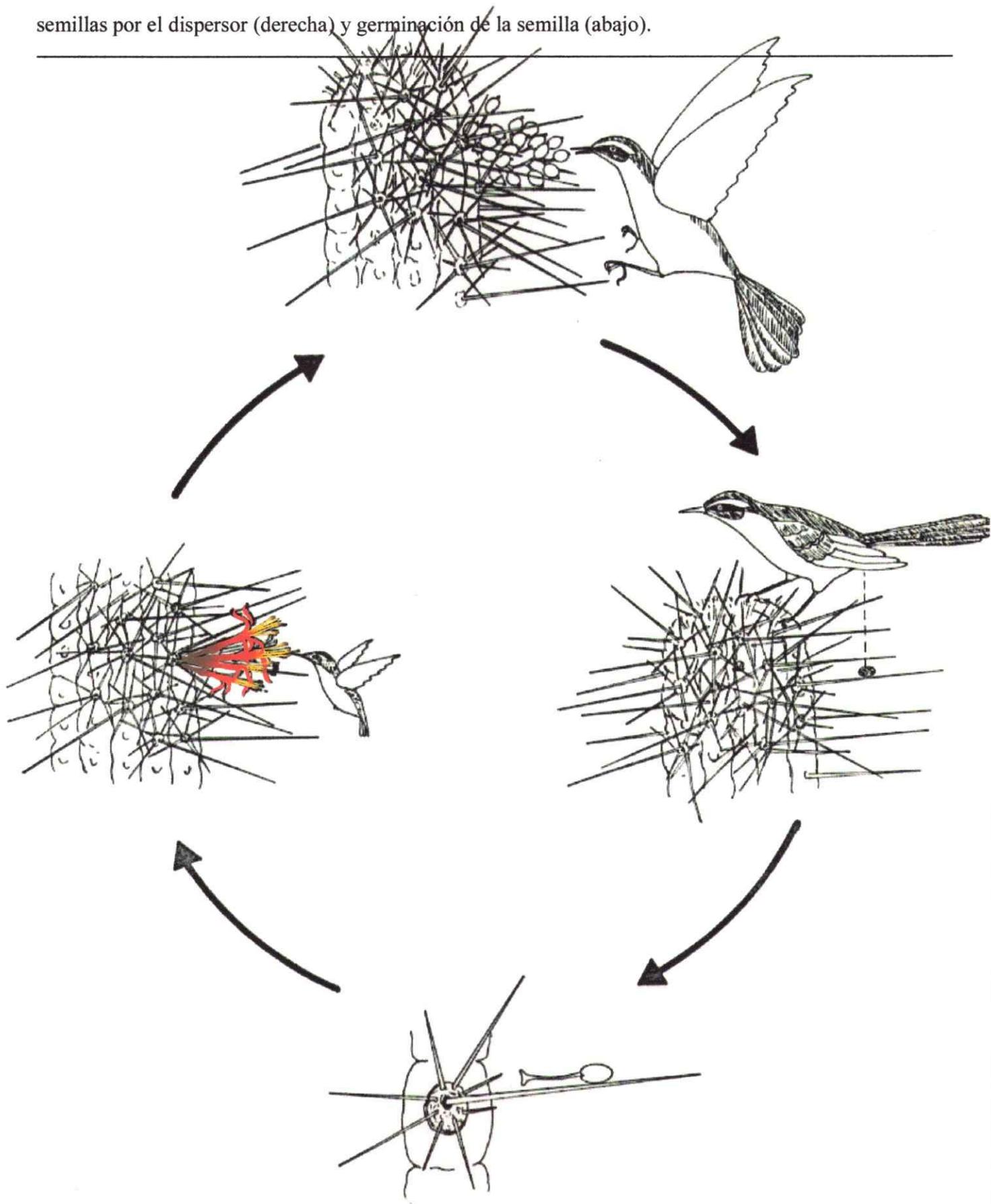


Figura 3. Esquema destacando el crecimiento del año del pedúnculo de *Tristerix aphyllus* (color oscuro, D2) y el crecimiento de años anteriores (color blanco, D1). Se muestran las espinas emergiendo de las areolas del cactus y la distancia espina - proyección (D3), la cual se mide desde la punta de la espina más cercana hasta el ovario de la flor más externa. En este caso la distancia espina - proyección es positiva, si el ovario de la flor sobresale respecto a la espina más cercana, la distancia es negativa.

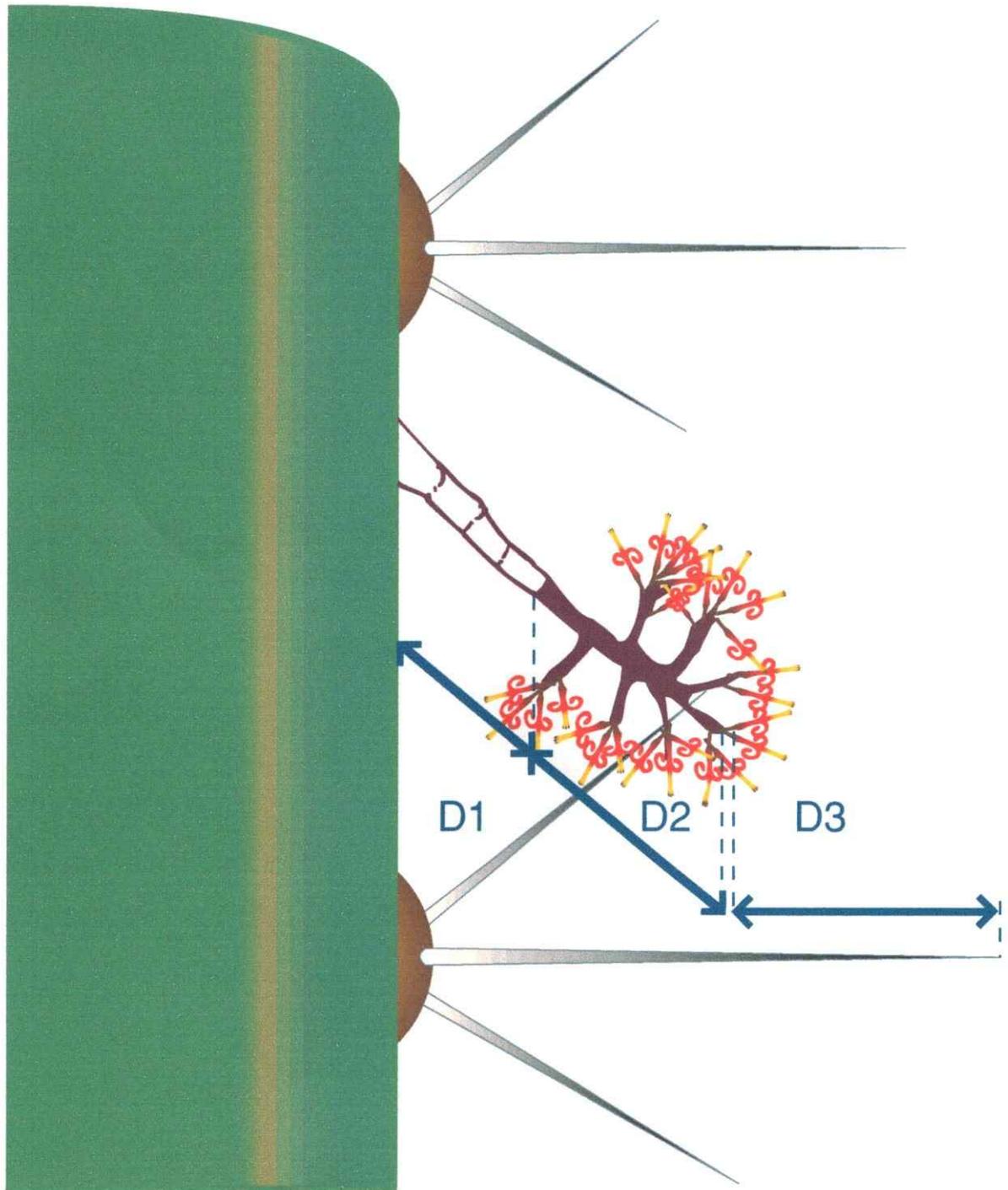
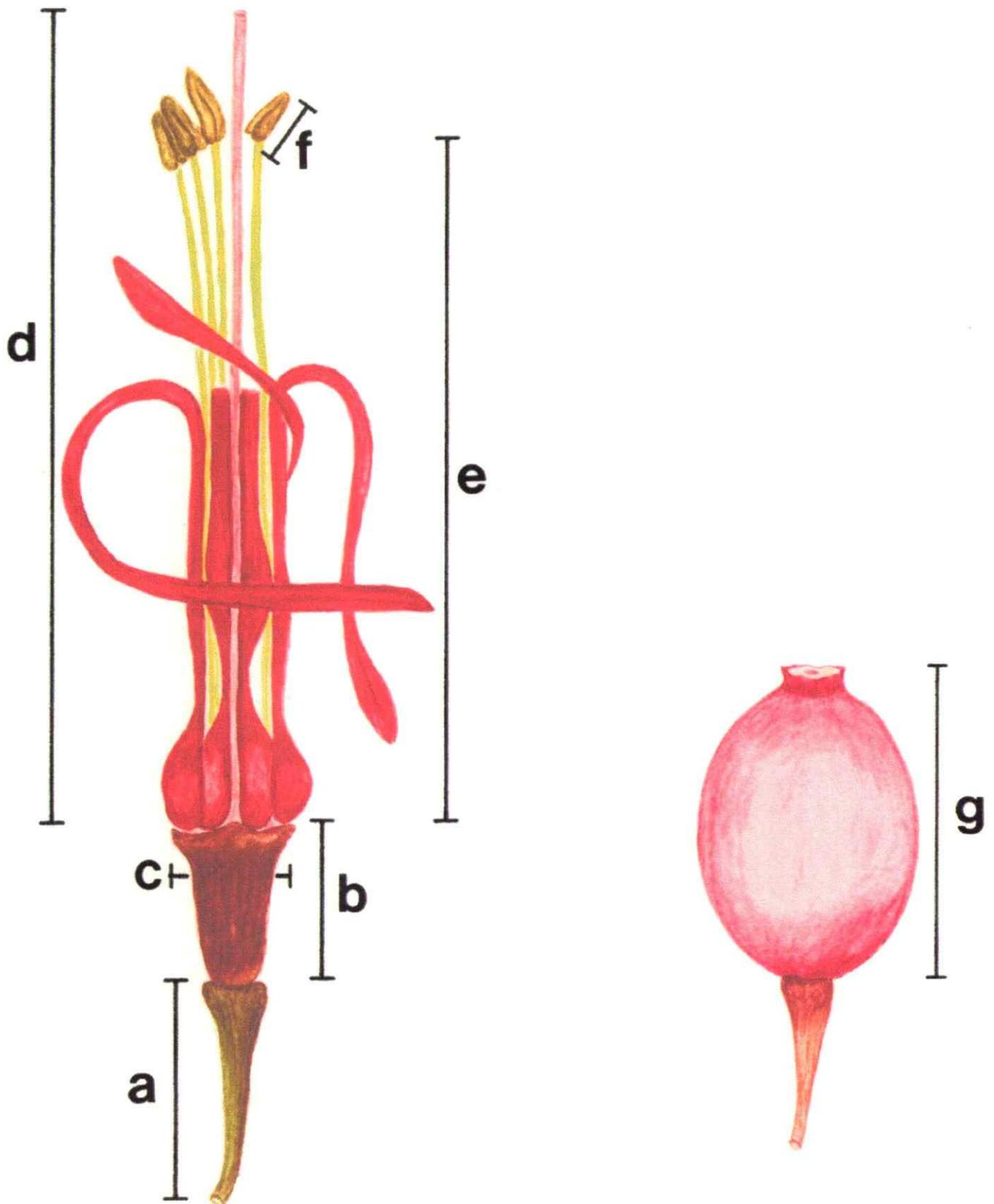


Figura 4. Detalle de la flor y fruto (3X) de *Tristerix aphyllus*. a = longitud del pedicelo; b = longitud del ovario; c = ancho de la flor a la altura del nectario; d = longitud desde la base de los tépalos hasta el extremo del estigma; e = longitud del estilo; f = largo de las anteras; g = diámetro mayor del fruto.

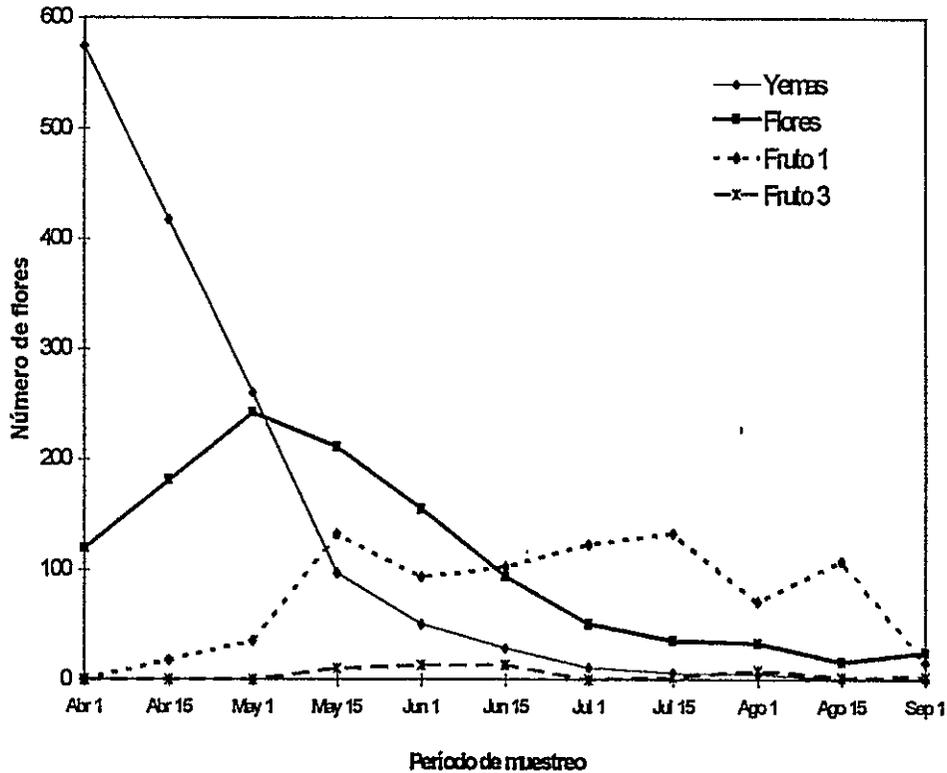


Ensayos de polinización manual con polen alógeno (de una flor de otro individuo), manual con polen automático (de la misma flor), automática, apomixis y control revelaron que *T. aphyllus* es parcialmente autocompatible (Tabla 1) y con una baja proporción de apomixis (15 %). Aunque el néctar de las flores es consumido por hormigas, algunas especies de mariposas (género *Phoebis* y otros) y dípteros, estos visitantes son esporádicos y no contactan las anteras con los estigmas de la flor. La polinización ocurre exclusivamente a través del picaflor, *Sephanoides galeritus*, especie migratoria y residente de invierno en el sitio de estudio. La mayor abundancia de *S. galeritus* ocurre entre Mayo - Julio (observación personal).

Tabla 1. Proporción de frutos-flor de *Tristerix aphyllus* en distintos ensayos de polinización, durante el año 1995.

Tipos de cruzamiento	Número de individuos - total de flores	Proporción de frutos
Apomixis	45 - 60	0,15
Automática	16 - 16	0,50
Manual polen alógeno	16 - 16	0,30
Manuel polen automático	16 - 20	0,54
Abierta	29 - 290	0,47

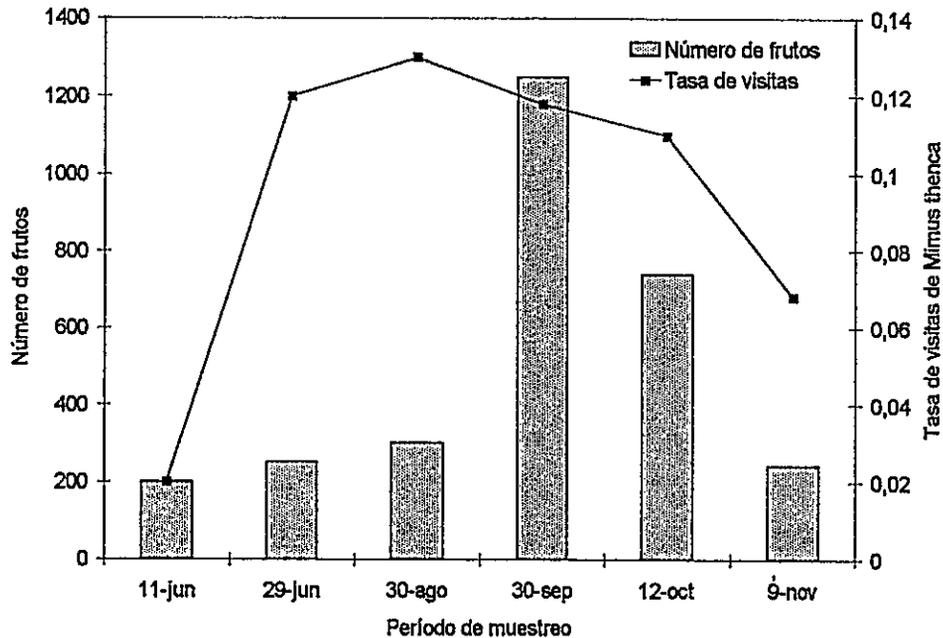
Figura 5. Fenología floral de *Tristerix aphyllus*. Número de yemas, flores, frutos recién formados (Fruto 1) y frutos maduros (Fruto 2) evaluados durante el otoño e invierno de 1995.



Los frutos consisten en una baya carnosa y contienen una sola semilla, la cuál está cubierta por una capa de mucílago que permite su adherencia a la cutícula del cactus o a las espinas del hospedero después que la semilla es defecada por el dispersor. Los frutos presentan un único dispersor en el área de estudio, el páseriforme *Mimus thenca* (Medel, 1999). Además de ser consumida por *M. thenca*, la pulpa de los frutos de *T. aphyllus* es consumida por el roedor *Akodon olivaceus*, insectos y larvas de lepidópteros y

marginalmente por reptiles (*Liolaemus* y *Callopistes*). *M. thenca* se encuentra en el sitio de estudio durante todo el año, registrándose un mayor número de visitas a los cactus parasitados en los meses de Junio a Noviembre (Figura 6). Pocas horas después de ser dispersada por el mímido, la semilla germina, emergiendo un haustorio, que puede alcanzar un largo máximo de 80 mm (Figura 2; Reiche 1904), una longitud excepcional entre las especies de muérdagos parásitos (Kuijt 1969). En el extremo de contacto del haustorio con la superficie del cactus se forma una "placa haustorial", que se adhiere a la cutícula del cactus, y por donde penetra el tejido del parásito al interior del cactus (Mauseth et al. 1984, Mauseth 1990). El período de dispersión de las semillas de *T. aphyllus* en 1997 ocurrió desde Junio a Noviembre, con un máximo en Septiembre.

Figura 6. Número de frutos maduros de *T. aphyllus* y tasa de visitas/ hora de *Mimus thenca* a individuos de *Eulychnia acida* durante 1994 (Datos no publicados R. Medel).



Eulychnia acida (Cactaceae) posee una estructura arborescente y mesotónica, alcanzando una altura entre 1,5 a 4 m. Se distribuye desde Illapel hasta Vallenar (Hoffmann 1989). Este cactus florece en primavera y fructifica en verano. De las areolas de *E. acida* emergen 1-2 largas espinas centrales, las que en el sitio de estudio alcanzan una longitud promedio de 13,53 cm, EE = 0,31 (promedio y error estándar), N=68, Medel (1999). Además de las espinas centrales, de las areolas nacen 10-13 espinas laterales más cortas y delgadas. La densidad de espinas centrales es de $1,4 \pm 0,4$ espinas/cm² (media, d.e.; Martínez del Río et al. 1996). La prevalencia del parásito (% de individuos parasitados) en *E. acida* es de 16% (Martínez del Río et al. 1996).

Sephanoides galeritus (Trochilidae) habita en Chile desde Huasco hasta Tierra del Fuego (Araya & Millie 1986). La migración de esta especie desde sus sitios de nidificación en el sur y centro sur de Chile hacia el Norte Chico ocurre aproximadamente en Marzo. Permanece en el Norte Chico hasta Agosto - Septiembre, emigrando nuevamente hacia el sur en primavera, siguiendo la estacionalidad de las flores ornitófilas. Esta especie presenta un marcado dimorfismo sexual, los machos tienen una corona roja iridiscente, no así las hembras. Su peso promedio es de $5,6 \text{ g} \pm 0,9$ (d.e) (Smith-Ramírez 1993). Aunque la densidad de *S. galeritus* no ha sido estimada en el sitio de estudio, es posible detectar varios individuos por ha (2 - 4) (observación personal), siendo la especie de ave invernada más abundante en el sitio de estudio. A modo de referencia, en la Isla Grande de Chiloé, donde también es la especie más abundante, la densidad de estos picaflores alcanza a 1,6 - 2,4 individuos por ha en la época estival (Sabag 1993).

Mimus thenca (Mimidae) es una ave endémica de Chile central que se distribuye desde Copiapó hasta Valdivia (Araya & Millie 1986). Es un ave omnívora, territorial, y no presenta dimorfismo sexual. Su reproducción ocurre desde Septiembre a Octubre en el área de estudio. La densidad de esta especie en el sitio de estudio es de $0,36 \pm 0,15$ aves/ha y su masa corporal promedio es de $71,6 \pm 6,1$ g (Martínez del Río et al. 1996).

Procedimientos de terreno

Se marcaron 80 individuos de *T. aphyllus* parasitando individuos diferentes de *Eulychnia acida*, previa selección de organismos (parásito y hospedero) visualmente sanos. Los individuos seleccionados de *T. aphyllus* contaron con al menos 50 yemas

florales al principio de la temporada de floración (Marzo). De los 80 muérdagos marcados se seleccionaron aleatoriamente 40 a cuyos hospederos se les cortó las espinas centrales de las areolas directamente en contacto con la estructura reproductiva del parásito. En lo que sigue de este trabajo se considerará como estructura reproductiva a la unidad de parásito constituida por varias inflorescencias (en este caso 1 - 75 inflorescencias). Cada inflorescencia posee un único pedúnculo basal desde el cual se produce un promedio de 24,2 flores (rango 1-100 flores).

Para evaluar el efecto de una eventual barrera de espinas sobre la polinización y dispersión, se cuantificó con un pie de metro digital Mitutoyo™ la distancia espina - proyección en las situaciones control y experimental. Esto permitió caracterizar la diferencia del hábitat para los polinizadores y dispersores. La distancia espina - proyección se midió como la diferencia entre la longitud de la punta de la espina más larga encontrada dentro de un radio de 5 cm alrededor de la flor más distal del parásito (ver Figura 3). Ambas distancias fueron medidas perpendicularmente al eje de la columna del cacto. Si la distancia es positiva, implica que la flor (o fruto) está inmersa dentro de la matriz de espinas. En cambio, si la distancia espina - proyección es negativa, implica que la flor (o fruto) sobresale fuera de la matriz de espinas del cactus hospedero. En los casos en que la espina más cercana se encontraba por fuera del radio de 5 cm a la flor más distal, se consideró que la inflorescencia estaba expuesta, es decir, carente de una matriz de espinas. Las mediciones se realizaron en un máximo de 10 inflorescencias en cada una de las 80 estructuras reproductivas.

Para el caso de la polinización, en la situación control, la distancia promedio espina - proyección fue 1,90 cm. En el caso experimental (espinas cortadas) la distancia

promedio espina - proyección fue -1,90 cm, es decir, las flores más distales se encontraban por fuera de la matriz de espinas de la cactácea.

Los mismos individuos de *T. aphyllus* fueron usados tanto para los estudios de polinización como para la remoción de frutos. Sin embargo, en el momento de realizar las observaciones correspondientes al proceso de dispersión, algunos individuos de *T. aphyllus* habían muerto, no presentaban frutos o todos los frutos estaban inmaduros. En estos casos se reemplazaron estos individuos por otros ubicados en nuevos hospederos (N= 10 cambios; 5 en la situación control y 5 en la situación experimental). Para el caso de remoción de los frutos, en el control la distancia espina - proyección fue de 1,33 cm, dentro de la matriz, y para el caso experimental fue de 0,55 cm dentro de la matriz de espinas.

Se realizaron mediciones de morfología floral y características del néctar que podrían influir en los componentes de la adecuación durante el proceso de polinización. Estas medidas se realizaron en 10 flores de cada una de las 80 estructuras reproductivas de *T. aphyllus* marcado. La elección de 10 flores se basa en que el número promedio de flores abiertas simultáneamente para todos los individuos en los días de muestreo fue de 22 flores. Constituyendo así, 10 flores en anthesis, más del 50 % de las flores abiertas en un 82% de los casos. A continuación se enumeran los caracteres fenotípicos considerados en este estudio:

1. **Flores:** Se colectaron 10 flores, por individuo de *T. aphyllus* (N=80 individuos en total (control y experimental), las cuales fueron disectadas para obtener las siguientes medidas (ver Figura 4):

- a) Longitud del pedicelo.

b) Longitud del ovario.

c) Ancho de la flor: medido en su porción más ancha.

e) Longitud de uno de los estilos: medido desde su inserción en el ovario hasta su extremo terminal.

d) Longitud pistilo-estigma: medido desde la inserción del pistilo en el ovario hasta la punta del estigma.

f) Longitud y ancho de una de las anteras.

2. **Pedúnculo:** En las mismas estructuras reproductivas donde fueron cuantificados los caracteres florales se midieron las siguientes variables del pedúnculo (ver Figura 3):

a) Longitud: medido desde la superficie del cactus hasta el ovario de la flor más distal.

b) Edad: medida como el número de cicatrices de crecimiento distinguibles por la diferente coloración de la lignificación del pedúnculo. La edad de los pedúnculos se estimó a través del conteo del número de cicatrices, en que cada cicatriz representa un año de crecimiento. Cuando no se observaron cicatrices, se supuso que el pedúnculo se generó durante el año de estudio. Esta medida es relevante para poder discriminar una eventual selección sobre el carácter de un efecto ontogenético del parásito.

3. **Néctar:** Se cubrió con bolsas un total de 890 flores en las estructuras reproductivas de *T. aphyllus*. Este procedimiento se practicó entre las 16:00 y las 18:00 h la última semana de Mayo de 1997. Las bolsas fueron retiradas a la mañana siguiente de cada embolsamiento entre las 8:00 y las 9:00 h al ser colectadas las flores. En otras

palabras, se estimó la producción de néctar en un período de 16 a 18 h. Se cuantificaron las siguientes variables:

- a) Volumen de néctar: medido con microcapilares graduados de 10 μ l, SIGMA®.
- b) Concentración peso/peso de azúcares: medido mediante refractómetros termoregulados Reichert-Jung®.

4. **Exhibición floral:** Se cuantificó el número de flores en antesis y yemas en cada estructura reproductiva, durante cada día del período de observación de aves polinizadoras visitantes.

5. **Frutos:** Se colectaron 10-20 frutos maduros por estructura reproductiva de *T. aphyllus*, estos fueron llevados al laboratorio, donde fueron consignadas las siguientes variables mediante un pie de metro digital y una balanza de precisión 0,001 g.

- a) Diámetro mayor (Figura 4).
- b) Peso fresco del fruto.
- c) Peso fresco del pericarpo.
- d) Peso fresco de la pulpa.
- e) Peso fresco de la semilla.
- f) Peso seco de la pulpa (medida para sólo para dos frutos por individuo).

6. **Número de frutos inmaduros y maduros.** Se cuantificó el número de frutos inmaduros y maduros (de coloración translúcida) en cada estructura reproductiva, durante cada día de observación de las aves consumidoras de frutos.

7. **Altura de la oferta de frutos:** Debido a que ha sido reportado que existe una relación entre preferencia de visitas de los dispersores y la altura de la oferta de frutos

o semillas (McDonnell 1984, Martínez del Río et al.1995), fue necesario corregir por este factor. Para ello se midió la altura de cada estructura reproductiva desde el suelo hasta su punto medio.

8. Variables adicionales:

8.1) Herbivoría floral y predación de frutos: Con el propósito de enriquecer la discusión de los resultados, respecto a otros factores que podrían influir en la tasa de visitas de las aves se determinó:

- a) La herbivoría floral: medida como el porcentaje de las flores dañadas respecto del total de flores estudiadas.
- b) La herbivoría de la pulpa de los frutos: medida como el porcentaje de frutos dañados respecto al total de frutos no removidos por *Mimus thenca*.

8.2) Producción de frutos: Con el propósito de evaluar la relación entre la tasa de visitas de *S. galeritus* con el éxito reproductivo de *T. aphyllus* se midió el set de frutos. Se marcaron 20 yemas florales en cada uno de los 80 individuos, a fines de Marzo, procediéndose a contabilizar el número de frutos producidos luego de 90 días, a principios de Julio. Para prevenir una eventual subestimación del set atribuible a una remoción por *M. thenca* los frutos fueron contados en estado inmaduro.

Adecuación biológica en la polinización

Se determinó el número de visitas del picaflor *S. galeritus* a las flores de *T. aphyllus* sobre los 40 individuos de cactus con las espinas normales (control) y sobre los 40 cactus con las espinas cortadas (tratamiento). Se llamará "visita" al evento en que un

picaflor contacta una estructura reproductiva de *T. aphyllus* y ocurre al menos una "probada" en las flores. Se denominará "probada" al evento en que un picaflor contacta el interior de una flor. Las observaciones se realizaron la última semana del mes de Mayo, establecida previamente como el mes con un número relativamente alto de flores abiertas. (Figura 5 y una alta presencia de picaflores.

Las observaciones del número de visitas a las flores de *T. aphyllus* se realizaron entre las 7:30 y 10:45 y entre las 15:30 y 18:00 en períodos de 30 minutos durante una semana consecutiva. Para prevenir sesgos en la cuantificación de las visitas atribuibles a variaciones diarias en la temperatura del día, las observaciones de las 80 estructuras de *T. aphyllus* fueron efectuadas simultáneamente por un número variable de observadores.

Para cada individuo de *T. aphyllus* se determinaron las siguientes variables:

- a) Hora de llegada del picaflor a las flores.
- b) Número de flores probadas por estructura reproductiva.
- c) Tiempo de permanencia del picaflor en cada estructura reproductiva
- d) Conducta del picaflor al acercarse a las flores.

Sobre la base de esta información se estimaron los siguientes componentes de la adecuación biológica de *T. aphyllus*:

- 1) Componente por estructura reproductiva (wp_1): Proporciona información referida a la primera elección de *T. aphyllus* por *S. galeritus*.

$$wp_1 = \frac{V}{T} \quad (1)$$

- 2) Componente por flor (wp_2): Proporciona información referida a la segunda

elección de *T. aphyllus* por *S. galeritus*.

$$wp_2 = \frac{P}{VT} \quad (2)$$

en que V = número de visitas, T = número de intervalos de tiempo, P = número de flores probadas.

Adecuación biológica en la remoción de frutos

Se determinó el número de visitas del mímido *M. thenca* a las estructuras de *T. aphyllus* sobre los 40 individuos de cactus con las espinas normales (control) y los 40 cactus con las espinas cortadas (tratamiento). Se llamará "arribo" al evento en que un individuo de *M. thenca* contacta una estructura reproductiva de *T. aphyllus* y ocurre al menos un "consumo" de los frutos. Se denominará "consumo" al evento en que una tenca ingiere un fruto. Las observaciones se efectuaron a mediados de Septiembre de 1997, mes en que ocurre una alta tasa de visitas de *M. thenca* a los cactus parasitados (Figura 6). Durante una semana se observó la remoción de frutos en los 80 individuos de *T. aphyllus*. Más específicamente se cuantificó:

- a) Hora de arribo por parte de *M. thenca*.
- b) Número de frutos removidos por el ave (diferenciando aquellos caídos por daño mecánico de los frutos consumidos efectivamente).
- c) Tiempo de permanencia del ave en la estructura reproductiva.
- d) Conducta de acercamiento y consumo de los frutos por el ave.

Sobre la base de esta información se estimaron los siguientes componentes de la adecuación biológica de *T. aphyllus*:

- 1) Componente por estructura reproductiva (wd_1): Proporciona información referida a la primera elección de *T. aphyllus* por *M. thenca*.

$$wd_1 = \frac{A}{T} \quad (3)$$

- 2) Componente por fruto (wd_2): Proporciona información referida a la segunda elección de *T. aphyllus* por *M. thenca*.

$$wd_2 = \frac{C}{AT} \quad (4)$$

en que A = número de arribos, T = número de intervalos de tiempo, C = número de frutos consumidos.

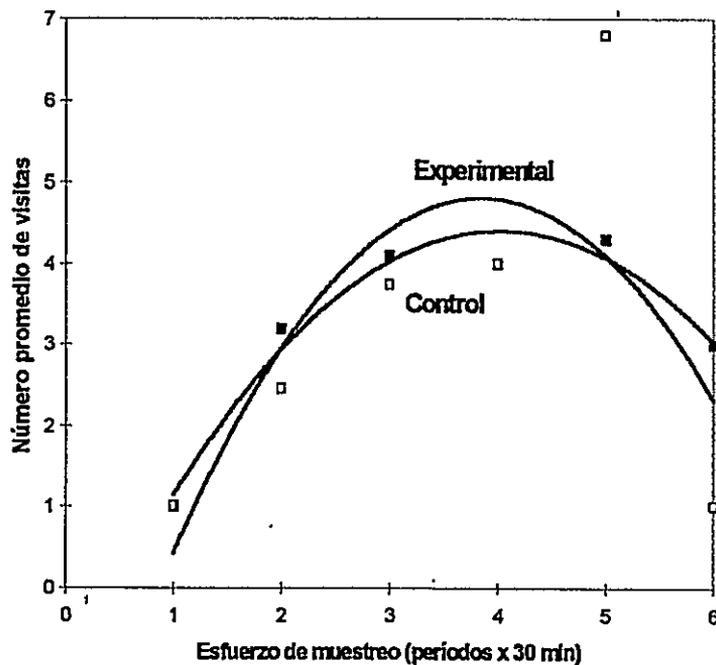
Esfuerzo de muestreo

El esfuerzo de muestreo para polinización por individuo en la situación control fue en promedio de 3,3 períodos de observación con una desviación estándar = 1,03, Esto indica que se dedicó 1 hora con 50 min. de observación por individuo de *Tristerix aphyllus* y en total se dedicaron 66 horas de observación al total de individuos control. La Figura 7 muestra la curva de esfuerzo de muestreo versus número promedio de visitas de los polinizadores a los individuos para la situación control, la cual comenzó a estabilizarse después de 1 hora 30 minutos de observación. Esto indica que la estimación de la tasa de visitas es razonablemente representativa de lo ocurrido en el período de estudio.

En la situación experimental, el esfuerzo de muestreo fue en promedio igual que la

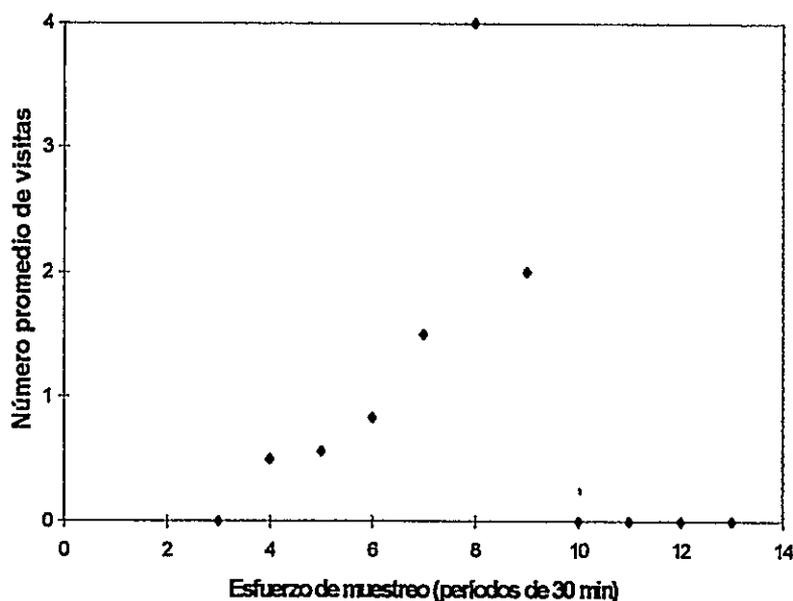
situación control (media \pm DE; $3,3 \pm 0,98$ periodos de observación por planta de *T. aphyllus*) y en total se dedicaron 85 horas de observación al total de individuos experimentales. En este caso la curva de esfuerzo de muestreo comenzó a estabilizarse después de dos horas de observación.

Figura 7. Número promedio de visitas de *Sephanoides galeritus* a cada estructura reproductiva o individuo de *Tristerix aphyllus* por periodos de observación. Se indican los ajustes cuadráticos en cada caso.



El esfuerzo de muestreo de las visitas de *M. thenca* para dispersión por cada individuo de *T. aphyllus* fue en promedio de 2 horas con 30 minutos en la situación control. En la situación experimental el esfuerzo de muestreo por individuo fue de 2 horas con 50 minutos. En total se dedicaron 423 horas de observación a todos los individuos de *T. aphyllus*. El número promedio de visitas de las aves frugívoras por período de observación fue muy variable (Figura 8), lo que indica que el número de visitas no está solo determinado por el tiempo invertido en observar, sino que tiene una conducta errática determinada al parecer por características propias de la interacción del parásito con *M. thenca*.

Figura 8. Relación entre el número promedio de visitas de *Mimus thenca* a los frutos de *Tristerix aphyllus* y el número de períodos de observación. Se indican los datos agrupados para las situaciones control y experimental.



Reducción de variables

Debido a que gran parte de los caracteres presentaron una alta correlación entre sí (Tablas 7 - 10), fue necesario efectuar una reducción para evitar multicolinealidad y así ganar robustez en los análisis de regresión lineal y cuadrática.

Para la caracterización floral, se descartó el largo y ancho de la antera ya que presentaron variabilidad asociada al ambiente (se hidrataban con la humedad, aumentando

el tamaño). De igual forma, se descartó la longitud del estambre por ser colineal con la longitud del estilo. Esta última variable es biológicamente más relevante ya que es la distancia ovario-estigma la que el picaflor debe sortear dentro de la flor para alcanzar el néctar. Como ovarios largos se correlacionaron con estilos largos, se obtuvo la longitud total de la flor de la suma entre la longitud del ovario y la longitud máxima del estigma. Se mantuvo la variable "longitud del pedicelo" debido a su alto coeficiente de variación y a que al igual que el pedúnculo, permite alejar la flor de la superficie de la cactácea. Por último se eliminó el "ancho del ovario" debido a que estaba correlacionada con volumen de néctar. Se mantuvo las dos variables relacionadas con el néctar (i.e., concentración y volumen), debido a que no presentaron correlación entre sí, y por lo general no se relacionaron significativamente con las características florales. Es probable que en un ambiente semi-desértico como es el caso del sitio de estudio, los picaflores prefieran no sólo altas concentraciones de azúcar sino también altos volúmenes.

Todas las variables asociadas al fruto presentaron multicolinealidad (Tabla 9). Se mantuvo únicamente el diámetro del fruto por presentar el mayor coeficiente de variación y por ser una medida menos susceptible a un efecto de manipulación.

Respecto al pedúnculo se mantuvo solo la longitud total. La variable edad fue usada para la caracterización de la estructura y la distancia espina - proyección no fue considerada en los análisis de selección debido a que por no ser un carácter fenotípico no puede estar sujeto a selección.

En síntesis, los caracteres usados para los análisis de selección lineal y no lineal fueron los siguientes:

a) Longitud total del pedúnculo.

- b) Longitud del pedicelo.
- c) Longitud total de la flor.
- d) Concentración de néctar.
- e) Volumen de néctar.
- f) Exhibición floral.
- g) Diámetro mayor del fruto.
- h) Número de frutos.
- i) Altura de la oferta de los frutos.

Procedimientos estadísticos

Parámetros de selección

- a) *Oportunidad de selección, I.* Establece el límite superior hacia el cual la magnitud de un carácter puede ser cambiado por la selección (Crow 1958, Arnold & Wade 1984a). La oportunidad de selección se calculó a través de la varianza de la adecuación relativa para (wp_1 y wp_2 en la polinización) y (wd_1 y wd_2 en la dispersión). Cuando la varianza en la adecuación relativa es cero no puede haber selección fenotípica. Por el contrario, cuando la varianza en la adecuación es alta existe una gran oportunidad para que ocurra selección (Arnold & Wade 1984a).
- b) *Diferenciales de selección, S_i .* El diferencial de selección (al igual que los coeficientes) son tasas de selección. Describe el cambio en el valor medio de un carácter causado por selección dentro de una generación (Lande & Arnold 1983, Falconer & Mackay 1996). Se estima a través de $S_i = \text{Cov}(w_i, x_i)$. El diferencial de

selección estandarizado, S_i' , se calcula a través de S_i/σ_i . w_i = adecuación biológica relativa, y, x_i = carácter i. El diferencial de selección no considera una potencial evolución correlacionada de caracteres.

c) *Gradiente de selección direccional*, β . Cuantifica la magnitud y dirección de la selección direccional sobre el carácter i, estimada por:

$$w_i = c + \sum_{i=1}^n \beta_{ii} x_i \quad (5)$$

en que w_i es la adecuación relativa y x_i es el carácter independiente i. El coeficiente β estima la contribución de un rasgo a la adecuación, manteniendo el efecto de todos los otros caracteres constantes. La diferencia entre el diferencial de selección y el gradiente, es que el primero mide los efectos directos e indirectos, en cambio los gradientes miden sólo los efectos directos (Arnold & Wade 1984b). En Tablas se presenta el gradiente de selección estandarizado β' .

d) *Gradiente de selección disruptiva / estabilizadora*, γ . Cuantifica la fuerza y dirección de la selección no lineal, estimada por:

$$w_i = c + \sum_{i=1}^n \beta_i x_i + 0.5 \sum_{ij=1}^n \gamma_{ij} x_i^2 + \sum_i \sum_j \gamma_{ij} x_i x_j + \varepsilon \quad (6)$$

El gradiente de selección no lineal es equivalente a la curvatura promedio de la superficie de la adecuación estandarizada, independiente de la distribución normal multivariada de los caracteres (selección direccional) (Lande & Arnold 1983). El signo negativo en γ significa selección estabilizante (curvatura hacia abajo), y el signo positivo selección

disruptiva (curvatura hacia arriba). En Tablas se presenta el gradiente estandarizado γ' .

Ecuaciones estructurales y análisis de vías

Los principales aportes de los análisis de vía y ecuaciones estructurales a estudios de selección fenotípica son dos: primero, son análisis exploratorios sugiriendo posibles blancos de selección, los cuales pueden haber sido probados por directa experimentación; y segundo, son una forma de evaluar la importancia relativa de diferentes vías causales de selección, una vez que probables blancos de selección han sido establecidos (Kingsolver & Schmeske 1991).

Los análisis de vía describen sólo selección direccional (Crespi 1990). Este análisis ignora prueba de hipótesis derivadas del modelo, debido a que el modelo de vía es independiente de dójimas de significado estadístico (Crespi 1990). La subjetividad del análisis de vía para aproximarse a un modelo de selección es su mayor fuerza y también es considerada su más grande debilidad (Crespi 1990).

Este tipo de análisis es útil para estudios de selección fenotípica ya que permite representar el conjunto de relaciones entre las variables en un único modelo de relaciones de causalidad, llamado diagrama de vía (e.g., Crespi & Bookstein 1989, Kingsolver & Schmeske 1991, Mitchell 1992, Herrera 1993, Jordano 1995). En el modelo, la relación entre las variables se representa a través de flechas que indican la dirección o causalidad de las relaciones. Para efectos de esta tesis se usó el programa EQS 5.0.

Se formuló un modelo o diagrama de vía que resumiera la información de ambos procesos, polinización y dispersión, y su aporte a una adecuación total, recreada a través de una variable sin información, llamada variable latente. El uso en este análisis de una

variable latente distingue este modelo de un análisis de vía clásico, siendo llamado modelo de ecuaciones estructurales (SEM). Para realizar este modelo, se procedió a generar una adecuación aditiva para polinización, sumando $wp_1 + wp_2$, y una adecuación aditiva para dispersión, sumando $wd_1 + wd_2$. (ver adecuación aditiva en Campell et al. 1989). Se eliminó el carácter longitud del pedicelo, ya que permitió mejorar los índices del modelo propuesto. La consistencia de los modelos propuestos con la estructura de covarianza de los datos fue evaluada a través de una prueba de bondad de ajuste de χ^2 . Presentándose los índices de Bentler-Bonnet y el índice comparativos del modelo propuesto respecto a un modelo que asume que no existe relación entre las variables, ambos índices están basados en las pruebas de χ^2 (Dunn et al. 1993, Byrne 1994).

Los datos usados en todos estos procedimientos estadísticos fueron previamente normalizados.

RESULTADOS

Estadística descriptiva de los caracteres

Se observó una menor varianza intra que inter-tratamiento en los caracteres florales: $F = 8,58$ longitud del pedicelo; $6,95$ longitud del ovario; $12,79$ ancho de la flor; $12,85$ longitud del estilo más el estigma; $11,54$ longitud del estambre; $2,96$ concentración de néctar y $3,15$ volumen de néctar; g.l. = 77; $P < 0,001$, en todos los casos. También en los caracteres de los frutos se observó menor varianza intra-tratamiento que inter-tratamiento: $F = 19,36$ diámetro del fruto; $20,74$ peso fresco del fruto y $10,34$ peso de la semilla; g.l. = 79; $P < 0,001$ en todos los casos. La misma tendencia se notó en el caso de la longitud total del pedúnculo: $F = 0,951$; g.l. = 79; $P < 0,001$, legitimando de esta forma el análisis de selección fenotípica entre individuos.

Los estadígrafos de tendencia central y dispersión de los caracteres morfológicos de las flores son indicados en la Tabla 2. Los coeficientes de variación fueron relativamente similares, exceptuando la longitud de la antera. El volumen y concentración promedio del néctar de las mismas flores de *T. aphyllus* en las cuales se tomaron los datos morfológicos son indicados en la Tabla 3. Llama la atención el bajo coeficiente de variación de concentración de néctar en relación a aquel correspondiente al volumen de azúcares.

Tabla 2. Estadística descriptiva de la morfología floral (mm) de *Tristerix aphyllus* parasitando la cactácea *Eulychnia acida*.

Estadígrafo	Longitud pedicelo	Longitud ovario	Longitud estilo	Longitud estambre	Longitud antera	Ancho flor	Ancho antera
Promedio	6,2	4,1	44,4	42,2	5,0	3,6	1,4
Desviación estándar	1,7	0,6	4,8	4,6	2,9	0,5	0,3
Coefficiente variación	27,3	14,8	10,7	11,0	58,0	15,1	21,4
Mínimo	1,0	1,5	17,3	28,5	1,8	1,1	1,0
Máximo	13,4	8,2	58,5	67,7	5,6	6,1	1,9
N	890	890	890	890	890	890	890

Tabla 3. Estadística descriptiva del volumen (μl) y concentración de azúcares del néctar (% peso/peso) de las flores de *Tristerix aphyllus* parasitando la cactácea *Eulychnia acida*.

Estadígrafo	Volumen	Concentración
Promedio	4,6	19,3
Desviación estándar	3,9	3,1
Coefficiente de variación	84,5	16,2
Mínimo	0,06	8,0
Máximo	23,3	29,0
N	860	688

El número promedio de pedúnculos que constituían una estructura reproductiva fue $24,2 \pm 19,2$ (rango 1- 75). La longitud promedio y los estadígrafos de dispersión de los pedúnculos que sostienen las inflorescencias de *T. aphyllus*, así como la distancia espina - proyección se muestran en la Tabla 4.

Tabla 4. Estadística descriptiva de la longitud del pedúnculo (mm), su número de cicatrices y la distancia espina - proyección (mm) de *Tristerix aphyllus* parasitando la cactácea hospedera *Eulychnia acida*.

	Longitud antigua	Longitud reciente	Longitud total	Número cicatrices	Distancia (e-p)
Promedio	40,4	33,4	61,0	0,9	10,4
Desviación estándar	22,6	16,4	30,5	1,1	33,3
Coefficiente variación	55,9	49,1	50,0	122,2	320,2
Mínimo	1,7	4,6	4,6	0	-156,6
Máximo	146,6	144,1	290,8	6	114,5
N	320	455	455	455	455

Respecto a los frutos, se encontró que el peso de la pulpa constituye en promedio un 41,3% del peso fresco del fruto, el peso de la semilla un 34,5% y el peso del pericarpo un 24,1% peso fresco del fruto. Es interesante notar que la pulpa (la única estructura del fruto no defecada por el ave) consta en un 97 % de agua. El peso seco de la pulpa representa en promedio solamente un 3,3% del peso total. Medidas de tendencia central y dispersión de los caracteres de los frutos son indicados en la Tabla 5.

Tabla 5. Dimensiones (mm) y peso (mg) de los componentes del fruto de *Tristerix aphyllus* parasitando la cactácea *Eulychnia acida*.

Estadígrafo	Diámetro	Peso fresco fruto	Peso fresco semilla	Peso fresco pericarpo	Peso fresco pulpa	Peso seco pulpa
Promedio	9,30	0,55	0,20	0,14	0,24	0,008
Desviación estándar	0,90	0,14	0,07	0,04	0,02	0,044
Coefficiente de variación	9,60	28,00	35,0	28,60	8,33	55,5
Mínimo	5,50	0,13	0,04	0,04	0,20	0,001
Máximo	12,30	0,92	0,40	0,23	0,33	0,024
N	1328	1328	870	870	870	120

Al momento de realizar el estudio, el porcentaje de flores abiertas fue de un 36,6% con respecto al total de flores y yemas registradas en los individuos marcados de *T. aphyllus*. El número de frutos maduros en el momento del muestreo fue de un 59% respecto del total de frutos (maduros + inmaduros). La altura de los frutos del parásito en la cactácea hospedera fue $1,74 \pm 0,47$ m (promedio \pm d.e.). En la Tabla 6 se muestran los estadígrafos de tendencia central y dispersión del número yemas, flores abiertas y frutos maduros e inmaduros durante el período de estudio.

Tabla 6. Estadígrafos de tendencia central y dispersión del número de flores, yemas, frutos inmaduros y maduros en el período de observación de polinizadores y dispersores.

Estadígrafo	Número yemas	Número flores abiertas	Número frutos inmaduros	Número frutos maduros
Promedio	81,7	24,1	59,2	64,1
Desviación estándar	100,8	38,3	62,2	62,2
Mínimo	1	1	2	1
Máximo	80	400	400	300
N	80	80	80	80

Correlación entre caracteres

Los caracteres florales presentaron una alta correlación entre sí (Tabla 7). No se observó correlación inversa entre los caracteres. Aunque la longitud de las flores no se correlacionó con su ancho, las flores más largas presentaron pedicelos más largos. A su vez, las flores más anchas y largas contuvieron mayores volúmenes de néctar (Tabla 8).

Tabla 7. Matriz de correlación entre caracteres florales de *T. aphyllus*. N = 80.

	Longitud pedicelo	Longitud ovario	Ancho flor	Longitud estilo	Longitud estambre	Longitud total	Longitud antera
Longitud ovario	0,27*						
Ancho flor	0,001	0,09					
Longitud estilo	0,46**	0,15	0,11				
Longitud estambre	0,46**	0,22*	0,14	0,84**			
Longitud total	0,49**	0,30*	0,13	0,99**	0,84**		
Longitud antera	0,05	0,11	0,23*	0,22*	0,19	0,18	
Ancho antera	0,19	0,22*	0,26*	0,02	0,09	0,14	0,21

** $P \leq 0,01$; * $P \leq 0,05$,

Tabla 8. Coeficientes de correlación de Pearson entre la morfología de las flores y caracteres del néctar de las flores de *T. aphyllus*.

Carácter floral	Concentración	Volumen
Longitud flor	0,01	0,20**
Longitud ovario	-0,07	0,11
Ancho flor	-0,1	0,44**

** $P \leq 0,01$

El coeficiente de correlación entre la longitud del pedúnculo formado en el año y la longitud del pedúnculo total (crecimiento del año más crecimiento antiguo) fue estadísticamente significativo ($r = 0,53$, $P \leq 0,05$). Por el contrario, no se observó correlación entre la longitud del pedúnculo antiguo y el pedúnculo total ($r = -0,018$, $P = 0,72$). Estos dos resultados sugieren que la longitud del pedúnculo está determinada principalmente por el crecimiento en el año de estudio, descartando así un posible error de diseño. Este resultado es importante ya que implica que el carácter pedúnculo refleja diferencias fenotípicas reales entre los individuos, y no diferencias atribuibles a la edad de los mismos.

Se observó una asociación negativa entre la longitud del pedúnculo con la distancia espina - proyección ($r = -0,43$, $P < 0,01$). Esto indica que las flores y frutos de parásitos con pedúnculos más largos tienden a estar más expuestos a la acción de polinizadores y dispersores, respectivamente.

Los coeficientes de correlación entre los caracteres de los frutos fueron todos positivos y significativos (Tabla 9), lo cual indica una alta integración del fenotipo de los frutos.

La longitud de la flor no estuvo correlacionada con la longitud del pedúnculo que la sostiene ($r = 0,001$, Tabla 10), ni con el tamaño del fruto ($r = 0,112$). A su vez aquellos individuos que tienen mayor éxito reproductivo, no están relacionados con flores o frutos más grandes ($r = 0,159$ y $0,143$, respectivamente, $P > 0,05$).

El coeficiente de correlación entre número de flores y número de frutos por planta fue significativo y positivo ($r = 0,425$, $P < 0,01$). Por otra parte, el coeficiente de correlación entre número total de frutos producidos por estructura reproductiva y el número de frutos estimada a través del éxito reproductivo fue $0,06$, el cual no fue significativo ($P > 0,05$) Es decir, aquellos parásitos que tienen más flores tienen más frutos, pero no necesariamente alcanzan mayor éxito reproductivo.

Tabla 9. Matriz de correlaciones entre caracteres del fruto de *T. aphyllus*. N = 80 individuos, 1328 frutos

Estadígrafo	Diámetro fruto	Peso Fruto	Peso semilla	Peso pericarpo	Peso pulpa Fresca
Peso fruto	0,81**				
Peso semilla	0,98**	0,79**			
Peso pericarpo	0,88**	0,88**	0,76**		
Peso pulpa fresca	0,79**	0,80**	0,78**	0,86**	
Peso pulpa seca	0,56**	0,44**	0,57**	0,46**	0,61**

** $P \leq 0,01$

Tabla 10. Coeficientes de correlación de Pearson entre caracteres de la flor, fruto y éxito reproductivo.

	Longitud total pedúnculo (mm)	Longitud Flor (mm)	Diámetro fruto (mm)
Longitud flor	0,001		
Diámetro fruto	0,112	0,130	
Éxito reproductivo	0,032	0,159	0,143

Número de visitas, flores probadas y conducta de S. galeritus

Ocurrieron 134 visitas de *Sephanoides galeritus* a individuos de *T. aphyllus* en la situación control, durante los seis días de muestreo, con un promedio de 1,79 visitas por hora y un promedio de $3,74 \pm 2,05$ visitas por parásito. A partir de las observaciones de flores probadas por el picaflor se estimó un total de 1288 flores visitadas al menos una vez en la situación control. Esta estimación se hizo respecto a conteos en 1123 flores probadas, representado un 76,4% de las visitas registradas. En promedio los picaflores probaron $29,2 \pm 46,7$ flores por cada evento de visita a una estructura reproductiva de *T. aphyllus*.

El número total de visitas de *S. galeritus* a individuos de *T. aphyllus* en la situación experimental fue 195 en los seis días de muestreo, con un promedio de 1,28 visitas por hora. En promedio también se realizaron $3,74 \pm 2,39$ visitas por planta de parásito. En total se estimó que alrededor de 2.000 flores fueron probadas (se contabilizaron 1450 flores representando un 82% de las visitas). El promedio fue $31,3 \pm 53,0$ flores probadas por evento de visita. Los picaflores probaron al menos 2491 flores en 76,4 visitas (recordar que en 23,4 % de las ocasiones no pudieron contabilizarse el número de flores visitadas), por lo tanto, es probable que en total durante el período de estudio hayan visitado más de 3 mil flores (control + experimental), de una oferta total de 8496 flores abiertas.

En total se registraron 21 y 20 agresiones entre picaflores en las situaciones control y experimental respectivamente, lo cual corresponde a 15% y 11% agresiones por visita, respectivamente. El número de agresiones/visitas/período de observación, fue en

promedio 0,0014 y 0,0006 (control y experimental, respectivamente). Estos valores fueron significativamente diferentes entre las dos situaciones (Wilcoxon, $Z = 2,01$, $p = 0,032$).

Durante las visitas, con frecuencia los picaflones se pararon momentáneamente a beber néctar en las espinas del cactus o en las flores o pedúnculos del parásito. El porcentaje promedio de uso de las espinas como apoyo por visita en la situación control, fue de $65\% \pm 1,38$ y en la situación experimental fue de $40\% \pm 7,2$. El uso de flores y pedúnculos como percha fue menos frecuente, con un promedio de 2,5% y 7,8% en las situaciones control y experimental, respectivamente. Se encontraron diferencias significativas en el uso de paraderos/visita en el tratamiento respecto al control (Wilcoxon, $Z = 3,6$, $P = 0,003$).

En general, los picaflones no revisitaron una flor una vez que había sido probada. Sólo en 12 ocasiones (correspondiendo aproximadamente al 0,4% del total) se repitieron las visitas a las mismas flores en una inflorescencia dentro del período de observación de 30 min, con un rango de 1 a 9 flores re-visitadas, y un promedio de 2,8 flores re-visitadas.

Número de visitas, frutos consumidos y conducta de M. thenca

El número total de visitas de *M. thenca* en la situación control fue sólo 12 visitas a 10 individuos de *T. aphyllus*, con un promedio de $1,89 \pm 0,6$ frutos consumidos por visita. *M. thenca* visitó en promedio 0,03 individuos de *T. aphyllus* por hora. En la situación experimental se registraron 19 visitas a 14 individuos de *T. aphyllus*, con un promedio de $3,33 \pm 2,1$ frutos consumidos por visita. *M. thenca* visitó en promedio 0,04

T. aphyllus por hora.

Mimus thenca consumió sólo entre 8 a 23 frutos diarios (de los *T. aphyllus* marcados y en el período de observación definido), realizando sólo entre 5 a 9 visitas diarias a los parásitos marcados. El tiempo de permanencia del ave en cada parásito fue menor a 1 minuto. El dispersor consumió al menos 76 frutos, con un estimado de 96 en total con respecto al total de las observaciones. El consumo fue globalmente bajo, sólo un 2% de la oferta de las plantas marcadas (4621 frutos maduros) fue consumido. Los frutos perdidos por acción mecánica del ave fue 0,06 frutos por visita en el control (N= 8) y 0,12 frutos por visita (N=12) en la situación experimental. Del total de frutos removidos (96 consumidos más 20 caídos), los frutos caídos por acción del ave constituyen el 17%.

La conducta de apoyo en espinas se manifestó en 10 visitas, en las cuales, *M. thenca* consumió frutos, 5 veces en la situación control (42% de las visitas) y 5 veces en la situación experimental (26% de las visitas).

Tasa de visitas de Sephanoides galeritus a Tristerix aphyllus

No se observaron diferencias en la tasa de visitas de picaflores (wp_1) entre la situación experimental (espinas cortadas) y la control (espinas intactas) (media \pm d.e., experimental = $1,33 \pm 0,15$; control = $1,21 \pm 0,12$; Wilcoxon, $Z=0,157$, $P = 0,875$). Sin embargo, al considerar el segundo componente de la adecuación por polinización (i.e., número de flores probadas, wp_2) se observó una mayor tasa de flores probadas en la situación experimental que en la control (media \pm d.e., experimental = $3,17 \pm 0,90$; control = $1,70 \pm 1,12$; Wilcoxon, $Z = 1,97$, $P = 0,048$). Estos resultados indican que

solamente el número de flores probadas por el picaflor en cada visita a *T. aphyllus* aumentó al cortar las espinas. El primer componente de la adecuación por polinización fue insensible a la práctica experimental. Esto sugiere que las espinas de la cactácea son relevantes solamente en esta última etapa de la polinización.

Tasa de visitas de Mimus thenca a Tristerix aphyllus

La tasa de arribos de *M. thenca* (wd_1), aumentó significativamente al cortar las espinas de *E. acida* respecto a la situación control (media \pm d.e., experimental = $0,11 \pm 0,54$; control = $0,057 \pm 0,12$; Wilcoxon, $Z = 3,55$, $P < 0,001$). Una situación similar se observó para el segundo componente de la adecuación por dispersión (wd_2). La tasa de frutos consumidos incrementó 2,7 veces en promedio al cortar las espinas respecto al control (media \pm d.e., experimental = $71,2 \pm 14,3$; control = $26,0 \pm 5,1$; Wilcoxon, $Z=3,97$, $P < 0,01$). Estos resultados indican que las espinas de *E. acida* son barrera relevante en ambas etapas de la remoción de frutos de *T. aphyllus*.

Correlación entre los componentes de la adecuación biológica

Se encontró una correlación positiva entre wp_1 y wp_2 en la situación control, la cual desaparece en la situación con espinas cortadas. Sin embargo, para el caso de los componentes de la adecuación en dispersión se encontró una correlación positiva y significativa tanto en el tratamiento como en el control (Tabla 11). Llama la atención la fuerte relación negativa entre aquellos individuos de parásito más visitados por los

polinizadores y cuyas flores fueron más probadas con respecto al arribo y consumo de frutos por parte de *M. thenca* ($r = -0,535$ y $-0,503$, respectivamente, Tabla 11). Esto implica que los individuos con alta adecuación para polinización presentaron una baja adecuación en la remoción y dispersión de frutos. Estos resultados son importantes ya que sugieren que los componentes de la adecuación se encuentran desacoplados en etapas sucesivas de la historia de vida de esta planta. Sin embargo, nótese que este resultado desaparece con el experimento de cortar las espinas del hospedero.

Tabla 11. Matriz de coeficientes de correlación entre los componentes de la adecuación biológica para polinización, wp_1 y wp_2 y para remoción de frutos wd_1 y wd_2 . Valores sobre la diagonal indican coeficientes entre las situaciones control y valores bajo la diagonal indican coeficientes entre las situaciones experimentales.

Componente	wp_1	wp_2	wd_1	wd_2
wp_1		0,33*	- 0,53**	- 0,03
wp_2	0,28		- 0,07	- 0,50**
wd_1	0,04	0,06		0,78**
wd_2	0,02	0,04	0,62**	

* $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$.

Oportunidad de selección

En general se observó una mayor oportunidad para la selección en los componentes relacionados a la dispersión más que a la polinización. Esta tendencia se verificó tanto para la situación experimental como para la control (Tabla 12). Más específicamente, la variación de la adecuación por dispersión en la situación control fue significativamente mayor que para los dos componentes de polinización experimental (Tablas 12 y 13). De igual forma, la variación de los componentes de la adecuación por dispersión en la situación experimental fue significativamente mayor que el primer componente de la adecuación por polinización en la situación experimental (Tablas 12 y 13). Al contrastar la variación entre los controles de polinización con dispersión (situación natural sin manipulación) se observó una mayor oportunidad para la selección en la dispersión que en el primer componente de la adecuación por polinización (Tablas 12 y 14). De igual manera, al contrastar la variación en los componentes experimentales, se observó que la variación en la adecuación por dispersión fue significativamente mayor que la variación en la adecuación por polinización (Tablas 12 y 14). Al contrastar las varianzas de la adecuación relativa de cada componente entre las situaciones control y experimental, se observaron valores bajos y no significativos de F, indicando que en ambos casos ocurrió una similar oportunidad para que ocurriera la selección (ver valores de F en la diagonal de la Tabla 13). Estos resultados indican que no existe una igual expectativa que ocurra selección por polinización y por dispersión en este sistema, siendo esperable que la selección fenotípica ocurra más intensamente al momento de la remoción

de las semillas que en la polinización de la planta. Por último, al comparar la variación entre los componentes de cada proceso se observó una similar oportunidad para que ocurriera la selección tanto para la polinización (control: $F = 2,72$; experimental: $F = 3,17$) como para la dispersión (control: $F = 2,65$; experimental: $F = 0,19$).

Tabla 12. Oportunidad de selección para cada componente de la adecuación por polinización y dispersión de *Tristerix aphyllus*.

	Experimental	Control
<i>Polinización</i>		
Tasa de visitas (wp_1)	0,97	0,77
Tasa de flores probadas (wp_2)	0,83	0,66
<i>Dispersión</i>		
Tasa de arribos (wd_1)	3,14	2,10
Tasa de frutos consumidos (wd_2)	3,18	4,62

Tabla 13. Resumen de los contrastes en las oportunidades de selección en los componentes de la adecuación por polinización y por dispersión, contrastando la situación control contra la experimental. Se indican los valores de F de la prueba de homogeneidad de varianzas de Lévène.

Componente control				
Componente				
Experimental	wp_1	wp_2	wd_1	wd_2
wp_1	0,35	3,61	14,43***	20,13***
wp_2	0,67	1,77	5,35*	12,26***
wd_1	17,89***	0,48	1,87	0,26
wd_2	11,15**	0,15	0,66	0,73

* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

Tabla 14. Resumen de los contrastes de las oportunidades de selección en los componentes de la adecuación por polinización y por dispersión, contrastando polinización contra dispersión. Se indican los valores de F de la prueba de homogeneidad de varianzas de Lévène.

	$Wp_1 \text{ exp}$	$wp_2 \text{ exp}$	$wd_1 \text{ control}$	$wd_2 \text{ control}$
$wp_1 \text{ control}$			8,09**	15,09***
$wp_2 \text{ control}$			0,018	0,96
$wd_1 \text{ experimental}$	27,29***	14,24***		
$wd_2 \text{ experimental}$	16,45***	8,33**		

* $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$.

Coefficientes de selección durante la polinización

Al considerar el primer componente de la polinización (tasa de visitas por *S. galeritus*) se observó que el único carácter sujeto a selección direccional fue la exhibición floral. Tanto el diferencial como el gradiente de selección presentaron valores significativos, indicando que plantas con una mayor exhibición floral tienden a ser más visitados por *S. galeritus* (Tabla 15). Sin embargo, al remover las espinas tal tendencia desaparece (Tabla 15), excepto por el gradiente marginalmente significativo ($P = 0,07$). Esto significa que la remoción de las espinas redujo la atracción provocada por las plantas con mayor exhibición floral sobre los picaflores, participando probablemente otros factores en la toma de decisiones efectuada por *S. galeritus*. Incrementos en la longitud del pedúnculo de *T. aphyllus* no se correspondieron con un creciente número de visitas por picaflores (Tabla 15). La varianza explicada por el modelo global fue mayor en la situación experimental que en la control (control: $R^2 = 0,03$; experimental: $R^2 = 0,23$), lo cual sugiere que factores no cuantificados en la situación natural contribuyeron a dar cuenta de la mayor parte de la variación en el primer componente de la adecuación biológica por polinización.

Al considerar el segundo componente de la adecuación por polinización (tasa de flores probadas por *S. galeritus*) se detectó selección direccional hacia un mayor número de flores y yemas y, marginalmente, hacia valores crecientes en la longitud del pedúnculo ($P = 0,07$). Sin embargo, tal efecto se verificó solamente en la situación experimental (i.e. con espinas cortadas) (Tabla 15). Este resultado indica que solamente en ausencia del

obstáculo de las espinas, los parásitos con más flores y con pedúnculos más largos tenderían a ser seleccionados por los picaflores. Es probable que las espinas constituyan no sólo una barrera al acercamiento del polinizador, sino también un sistema de sujeción usado por los polinizadores para alimentarse de néctar. Al igual que en el primer componente de la adecuación, el modelo dio cuenta de una mayor fracción de la varianza en la situación experimental que en la control (control: $R^2 = 0,08$; experimental: $R^2 = 0,56$).

Los gradientes cuadráticos para el proceso de polinización, tanto en la situación control como en la experimental, no fueron significativos para ninguno de los caracteres (Tablas 15 y 16). La varianza explicada por estos modelos fue baja en general, lo cual sugiere nuevamente que factores no cuantificados están dando cuenta de la varianza de los datos. Para el primer componente de la adecuación las varianzas fueron: $R^2 = 0,26$ (control); $R^2 = 0,08$ (experimental); para el segundo componente de la adecuación, las varianzas fueron: $0,06$ (control); $R^2 = 0,07$ (experimental).

Una inspección de los datos (Análisis de covarianza) reveló ausencia de diferencias en las pendientes de cada carácter entre las situaciones control y experimental para ambos componentes de la adecuación (Tabla 17). Por consiguiente, se procedió a efectuar un análisis de selección multivariada con los datos control y experimental agrupados para cada componente de la adecuación. Los resultados indicaron que el carácter exhibición floral fue significativo en todos los casos (univariado y multivariado) de selección direccional para el componente tasa de visitas, mostrando además, una tendencia hacia selección disruptiva para tasa de flores probadas (Tabla 18). Es decir el

picaflor, una vez que ha arribado a la planta, prueba en mayor número sobre aquellas plantas con un mayor número de flores. Llama la atención el caracter volumen de néctar el cual no había sido seleccionado en los análisis anteriores, presentado selección estabilizante, es decir, el polinizador prefiere flores con volúmenes intermedios de néctar. El caracter longitud del pedúnculo sólo fue seleccionado para tasa de flores probadas en el análisis univariado, perdiendo significancia en el análisis multivariado probablemente por su correlación con exhibición floral ($r = 0,372, P < 0,01$).

Tabla 15. Primer componente de la adecuación por polinización (tasa de visitas por planta) para las situaciones control y experimental. Diferenciales de selección direccional (S'), gradientes de selección directa (β'), gradientes de selección disruptiva/estabilizante (γ'), para los caracteres de *Tristerix aphyllus*.

$w p_1$	Control			Experimental		
	S'	β'	γ'	S'	β'	γ'
Pedúnculo	0,03	-0,12	3,44	0,11	0,17	1,00
Exhibición floral	0,16**	0,31*	2,14	0,01	0,31†	-0,30
Pedicelo	0,07	0,29	3,52	0,07	0,006	8,44
Concentración de néctar	0,10	0,08	-6,50	-0,02	-0,11	9,30
Volumen de néctar	0,11	0,20	0,83	0,09	0,25	0,34
Tamaño de flor	0,07	-0,17	-49,40	0,03	-0,21	1,43

0.1 < P < 0,05; * P ≤ 0,05; ** P ≤ 0,01

Tabla 16. Segundo componente de la adecuación por polinización (tasa de flores probadas) para las situaciones control y experimental. Diferenciales de selección direccional (S'), gradientes de selección directa (β'), gradientes de selección disruptiva/estabilizante (γ'), para los caracteres de *Tristerix aphyllus*.

wp_2	Control			Experimental		
	S'	β'	γ'	S'	β'	γ'
Pedúnculo	0,11	0,15	-10,05	0,04	0,25†	1,63
Exhibición floral	0,11	0,06	2,05	0,03†	0,42**	1,16
Pedícelo	0,13	0,13	4,18	0,03	-0,09	2,83
Concentración de néctar	0,11	0,16	-3,15	0,03	0,01	4,56
Volumen de néctar	0,01	-0,06	1,08	0,04	0,05	2,88
Tamaño de flor	0,07	0,01	1,73	0,09	-0,17	6,24

† $0.1 < P < 0.05$; ** $P \leq 0.01$

Tabla 17. Valores de F revelados por ANCOVA para comparación de pendientes de los caracteres entre las situaciones control y tratamiento para cada componente de la adecuación por polinización.

Carácter	wp_1	wp_2
Pedúnculo	0,452	0,190
Exhibición floral	0,057	0,128
Pedícelo	0,558	1,304
Concentración de néctar	2,198	1,294
Volumen de néctar	0,397	2,268
Tamaño de flor	2,279	2,120

Tabla 18. Resumen de los coeficientes de selección para los datos agrupados (control + experimental) en cada componente de la adecuación por polinización.

Carácter	wP_1			wP_2		
	S'	β'	γ'	S'	β'	γ'
Pedúnculo	0,07*	0,11	0,18	0,09*	0,10	-0,05
Exhibición floral	0,17**	0,43***	1,13	0,20*	0,14	1,41†
Pedicelo	0,05	0,01	-1,98	0,06	-0,11	0,91
Concentración de néctar	0,02	0,16	2,75	0,03	-0,14	2,06
Volumen de néctar	0,12	0,07	-0,59*	0,10	0,02	0,25
Tamaño de flor	0,06	0,07	-3,68	0,04	0,26	-4,52

†0.1 < P < 0,05; ** P ≤ 0,01; *** P ≤ 0,001

Coefficientes de selección durante la dispersión

En el proceso de remoción de frutos, el único carácter que fue seleccionado y en forma positiva, fue el número de frutos consumidos en la situación experimental, para ambos componentes de la adecuación (Tablas 19 y 20). Es decir, una vez cortadas las espinas, los dispersores visitaron y consumieron los individuos con mayor abundancia de frutos. En la situación con espinas intactas, sin embargo, este carácter no fue significativo. La longitud del pedúnculo presentó selección disruptiva marginal ($P = 0,08$) para la tasa de frutos consumidos, es decir, los dispersores tendieron a consumir más frutos en aquellos *T. aphyllus* con tamaños extremos de pedúnculos (muy largos y

muy cortos), perdiéndose esta tendencia al cortar las espinas. *M. thenca* no consumió frutos de *T. aphyllus* cuando estos se ubicaron muy adentro de la matriz de espinas, a una distancia espina - proyección mayor a 2,5 cm. Esta tendencia fue consistente en la situación control y en la experimental.

La varianza explicada por los modelos de gradientes de selección direccional para tasa de arribos fue baja $R^2 = 0,05$ (control); $R^2 = 0,08$ (experimental), al igual que para tasa de frutos consumidos, $R^2 = 0,12$ (control); $R^2 = 0,08$ (experimental). La varianza explicada en los modelos de gradientes de selección cuadrática fue mayor que en los modelos direccionales. Para la tasa de arribos la varianza explicada fue: $R^2 = 0,33$ (control); $R^2 = 0,31$ (experimental). Para tasa de frutos consumidos la varianza explicada fue: $R^2 = 0,36$ (control); $R^2 = 0,26$ (experimental).

Tabla 19. Primer componente de la adecuación por remoción de frutos (tasa de visitas por *M. thenca*) para las situaciones control y experimental. Diferenciales de selección direccional (S'), gradientes de selección directa (β'), gradientes de selección disruptiva/estabilizante (γ'), para los caracteres de *Tristerix aphyllus*.

wd_i	Control			Experimental		
	S'	β'	γ'	S'	β'	γ'
Pedúnculo	-0,11	0,21	0,44	0,14	-0,14	1,26
Num. de frutos	0,12	0,007	-0,89	0,08	0,42*	-0,87
Tamaño del fruto	0,03	-0,17	3,43	0,02	-0,13	-2,05
Altura del parásito	0,09	-0,16	0,57	0,03	0,14	-0,32

* $P < 0,05$

Tabla 20. Segundo componente de la adecuación por remoción de frutos (tasa de frutos consumidos) para las situaciones control y experimental. Diferenciales de selección direccional (S'), gradientes de selección directa (β'), gradientes de selección disruptiva/estabilizante (γ'), para los caracteres de *Tristerix aphyllus*.

wd_2	Control			Experimental		
	S'	β'	γ'	S'	β'	γ'
Pedúnculo	0,09	0,23	0,60†	0,08	-0,06	0,93
Número de frutos	0,14	0,03	-1,30	0,04	0,32†	-1,23
Tamaño de frutos	0,23	-0,16	-1,22	-0,20	-0,11	-3,11
Altura de los frutos	0,10	-0,25	-0,03	-0,01	0,10	-0,52

† $0.1 < P < 0,05$

Una inspección de los datos reveló ausencia de diferencias en las pendientes de cada carácter entre las situaciones control y experimental para ambos componentes de la adecuación (Tabla 21). Por lo tanto, se agrupó la información de la situación control + experimental. El análisis univariado como en el multivariado, mostraron que sólo el carácter número de frutos era seleccionado y en forma positiva para tasa de arribos, es decir el dispersor de semillas prefiere visitar a aquellos parásitos con una mayor oferta de frutos. Para tasa de frutos consumidos se presentó selección disruptiva, es decir, el dispersor prefiere consumir más frutos en aquellos parásitos con pocos y muchos frutos, pero no con un número intermedio de estos (Tabla 22).

Tabla 21. Valores de F revelados por ANCOVA para comparación de pendientes de los caracteres entre las situaciones control y tratamiento para cada componente de la adecuación por remoción.

Carácter	wd_1	wd_2
Longitud del pedúnculo	0,530	0,660
Número de frutos	0,563	0,841
Diámetro de los frutos	0,792	0,782
Altura	0,720	0,392

Tabla 22. Resumen de los coeficientes de selección para los datos agrupados (control + experimental) en cada componente de la adecuación por remoción.

Carácter	wd_1			wd_2		
	S'	β'	γ'	S'	β'	γ'
Longitud del pedúnculo	0,01	-0,04	0,11	0,02	0,01	0,005
Número de frutos	0,08*	0,27*	0,20	0,07	0,21	0,28†
Diámetro de los frutos	-0,003	-0,08	-0,20	0,002	-0,08	-0,18
Altura	0,03	0,04	0,06	0,03	-0,04	0,06

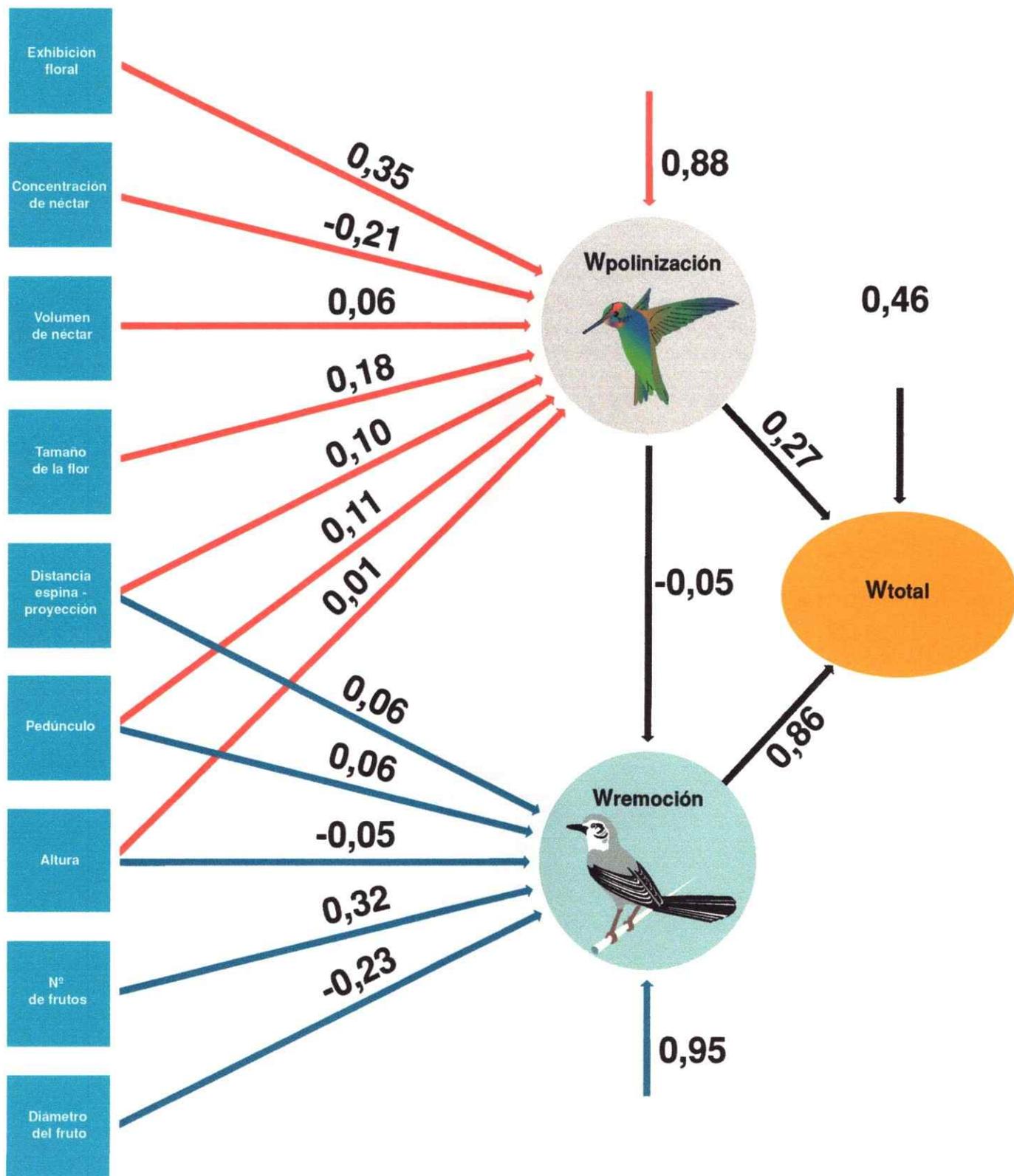
† $0.1 < P < 0.05$; * $P < 0.05$.

Ecuaciones estructurales

Se construyó un diagrama de vía que integrara los procesos de polinización y dispersión, determinando el aporte de ambos procesos a una adecuación total medida a través de una variable latente, la cual resume el aporte de los efectos directos e indirectos de los componentes de la adecuación por polinización y dispersión. Los subcomponentes tanto de la polinización (wp_1 y wp_2) como de la dispersión (wd_1 y wd_2) fueron sumados, lo cual permitió obtener un componente aditivo de la adecuación para cada proceso. Para este análisis se consideró el conjunto de la información y además, se incluyó la variable distancia espina - proyección, indicador de el efecto de barrera de los cactus.

Un modelo total de relación entre todas las variables, proporcionó un índice de Bentler-Bonnet normalizado = 0,96 (Figura 9). De igual manera, el índice comparativo de las pruebas de bondad de ajustes del modelo o diagrama propuesto a la estructura de los datos fue de 0,98. Ambos valores son considerados estadísticamente satisfactorios por Dunn et al. (1993). El diagrama indica que el único caracter significativo relacionado con la polinización fue la exhibición floral (0,35). Respecto a la dispersión, el único caracter significativo fue el número de frutos (0,32). No se observó una relación importante entre el componente aditivo de la polinización con el componente aditivo de la dispersión (-0,05), lo cual indica que ambos componentes contribuyen independientemente a la adecuación total. El aporte de la polinización a la adecuación total fue menor que el de dispersión (0,27 vs 0,86), lo cual concuerda con la mayor variación en la adecuación relativa de los componentes de la dispersión respecto a los de la polinización (Tablas 12 - 14).

Figura 9. Diagrama de vía, mostrando los valores de los efectos directos e indirectos estandarizados, entre las variables independientes del proceso de polinización y dispersión de semillas, con respecto al componente aditivo de la adecuación (Wpolinización y Wdispersión) y la adecuación total (Wtotal).



DISCUSION

*Selección fenotípica sobre *Tristerix aphyllus* mediada por el agente polinizador *Sephanoides galeritus**

Los análisis presentados muestran que la oportunidad para la selección a través de la tasa de visitas a individuos (wp_1) y la tasa de flores probadas de *T. aphyllus* (wp_2) fue globalmente baja. Campbell (1989) tomando como base sus resultados de selección sexual masculina en *Ipomopsis aggregata* considera que los valores inferiores a 1,0 pueden ser interpretados como indicadores de una baja oportunidad para la selección. La baja varianza en la adecuación relativa se debió a que *S. galeritus* fue sistemático en visitar casi todos los individuos de *T. aphyllus* en la población marcada. Es probable que el néctar fuera un recurso limitante debido a la alta densidad de picaflores en el sitio de estudio (2 - 4 individuos por ha; ver sección sobre Historia Natural). Concordante con la idea de limitación de recursos, se observó una alta territorialidad en los picaflores. Cada territorio fue activamente defendido a pesar de no ser la época reproductiva de *S. galeritus*. El porcentaje de encuentros agresivos en el sitio de estudio (15,0 %, enfrentamientos y expulsiones) fue similar al registrado por Smith-Ramírez & Armesto (1998) en la época reproductiva de esta especie en Chiloé (15,3%, mayoritariamente expulsiones).

Excepto por la preferencia de los picaflores hacia los muérdagos con mayor exhibición floral en la situación con espinas intactas (Tabla 15), en general la tasa relativa de visitas de los polinizadores con respecto a los caracteres no fue afectada por la presencia de espinas en el cactus hospedero. Este resultado fue opuesto a lo esperado si es que la matriz de espinas constituía una barrera para la polinización. Es posible

proponer al menos 3 explicaciones tentativas a este fenómeno. Primero, es posible que el frecuente uso de la espinas del cactus como percha en la situación control (65% de las visitas) haya facilitado el consumo de néctar por parte del polinizador, seguramente debido a un ahorro de energía a través de menores tasas de consumo de oxígeno (como ha sido demostrado en picaflores por Norberg 1990, Chai et al. 1998). Moermond & Denslow (1983) demostraron que aves a las que se le ofrecieron frutos con y sin apoyo de perchas, prefirieron alimentarse apoyados en perchas en aproximadamente el 70% de los ensayos. Segundo, es posible que la longitud de las espinas de los cactus haya sido un factor de menor relevancia en comparación a la limitación del néctar. De hecho, los individuos de *T. aphyllus* fueron igualmente visitados en presencia o ausencia de las espinas (ver sección Tasa de visitas por *S. galeritus*).

En la situación experimental se encontró una tendencia a que los individuos de *T. aphyllus* que tuvieron un mayor número de flores probadas (wp_2) fueron aquellos con pedúnculos largos. Sin embargo, esta tendencia no se observó en la situación con espinas intactas. Existirían varias explicaciones para dar cuenta de éste fenómeno. Primero, es probable que la selección de pedúnculos más largos en el parásito se deba a la preferencia de los polinizadores por las flores más externas y accesibles, las cuales se encuentran en aquellas estructuras con pedúnculos más largos. En otros estudios se ha encontrado que la altura de las flores, o sea la exposición de la planta, estaba bajo selección dirrecional positiva. Estos trabajos son los de Schmitt (1983), en *Senecio*, Galen (1989) en *Polemonium viscosum*, ambas polinizadas por moscas y abejas, al igual que Johnston (1991) en *Lobelia cardinalis* polinizada por picaflores, Andersson & Widén (1993) en *Senecio integrifolius*, Andersson (1996) en *Saxifraga granulata* polinizadas por moscas y abejas. Segundo, el no haber encontrado preferencia por

pedunculos largos en la situación control puede deberse a que la presencia de perchas de espinas le permiten a los picaflores acceder tanto a las flores más internas además de las externas. La presencia de espinas le permite a los picaflores moverse vertical y horizontalmente a través del cactus, llegando muchas veces hacia las flores más internas de cada estructura reproductiva, amortiguando de este modo cualquier efecto de selección hacia pedúnculos largos observada en la situación experimental.

La exhibición floral fue el carácter más importante en determinar tanto la tasa de visitas como la tasa de flores probadas. Esta tendencia se verificó para la situación control (wp_1 S' y β' ; Tabla 15), la situación experimental (wp_2 β' ; Tabla 16), y para el análisis de los datos combinados de ambas situaciones (Tabla 18). Geber (1985), Johnston (1991) y Andersson (1996) encontraron que el número de flores por planta es un carácter sujeto a selección direccional mediada por picaflores. En estos casos, sin embargo, el componente de la adecuación evaluado no fue la tasa de visitas, ni tampoco las flores probadas por los polinizadores, sino el número de frutos producidos. A diferencia de lo encontrado en este trabajo, en un estudio relativamente similar se encontró que la tasa de visitas de los picaflores estaba influenciada débilmente, por el número de flores abiertas, sin embargo, la tasa de pruebas por flor estaba influenciada negativamente por el número de flores abiertas (Mitchell 1994).

Al considerar la información agrupada (control + experimental), se encontró que el volumen de néctar floral estaría sujeto a selección estabilizadora a través de la tasa de flores probadas por el polinizador (Tabla 16). La selección contra volúmenes pequeños de néctar ha sido documentado ampliamente en la literatura (e.g., Pleasants & Chaplin 1983, Stanton & Preston 1987, Galen & Stanton 1989, Cresswell & Galen 1991). Sin

embargo, no se ha propuesto una explicación para una selección contra los volúmenes muy altos de néctar. Es posible que las flores con una mayor producción de néctar sean defendidas más intensamente por *S. galeritus*, reduciendo de este modo el número de visitas de picaflores intrusos a la planta. Antecedentes similares han sido encontrados *Embothrium coccineum* por Smith-Ramírez & Armesto (en revisión).

La fecundidad natural ha sido la medida más usada para estimar adecuación total en plantas. Las plantas de *T. aphyllus* polinizadas naturalmente tuvieron una proporción de semillas de un 47 %, valor intermedio respecto a las plantas polinizadas manualmente con polen exógeno (Tabla 1). Estos resultados sugieren que a pesar de la fuerte relación entre la tasa de visitas de los picaflores y el número de frutos producidos, la fecundidad natural no estaría limitada por la polinización. Estos resultados cuestionan la calidad de los polinizadores como agentes de selección a nivel de cantidad de frutos producidos. Probablemente es la fecundidad masculina la que se influye más directamente por la tasa diferencial de visitas y flores probadas por el polinizador. Es probable que el componente masculino incida en la calidad genética de las semillas de *T. aphyllus*. Otro componente de la fecundidad masculina es el número de granos de polen transportados, el cual probablemente no afectaría la cantidad de frutos producidos, debido a que *T. aphyllus* solo tiene un óvulo por flor, bastando solo una pequeña carga de polen en una visita para fecundar la flor. La baja proporción de flores que *S. galeritus* prueba en cada visita a *T. aphyllus* (28%) permite que haya un mayor intercambio de genes a través del polen entre individuos y a la vez disminuye el intercambio de polen entre flores del mismo individuo.

En resumen, es posible apreciar que los polinizadores como agentes de selección en la situación natural (espinas intactas) estarían operando preferencialmente a nivel del

conjunto de flores y no a través de sus componentes estructurales, como fueron el pedúnculo, el pedicelo, las flores y el néctar. Probablemente en otro ambiente con recurso *ad libitum* sea posible encontrar preferencias de los polinizadores mas finas hacia ciertos componentes estructurales, como en el caso de Campbell (1989), Campbell et al. (1991).

Selección fenotípica sobre *Tristerix aphyllus* a través del dispersor
de frutos *Mimus thenca*

La oportunidad de selección en *T. aphyllus* mediada por *M. thenca* es alta (Tabla 12), semejante a lo encontrado por Medel (1999) respecto a las preferencias de *M. thenca* por estructuras usadas como paradero, considerando como variable el largo de las espinas de *Eulychnia acida*.

En el proceso de remoción de frutos, en la situación control (espinas normales), *M. thenca* visitó aquellos individuos de *T. aphyllus* cuya distancia proyección-espina es igual o menor a 2,5 cm. Aquellos frutos que están dentro de la matriz de espinas del cactus, a una distancia proyección-espina mayor a 2,5 cm no fueron visitados por el ave. Si se considera que el largo promedio del pico de la tenca es de 1,76 cm (rango entre 1,7 y 1,6 cm; Goodall et al. 1957), se puede inferir que el ave es capaz de introducir entre las espinas su pico y parte de la cabeza, dejando afuera la porción alar frontal, entre el torso y el carpo del ave, la cual es más susceptible al daño por espinas cuando el ave se aproxima a consumir frutos. Estos resultados son consistentes con lo encontrado por Medel (1999) quién encontró que *M. thenca* no se percha en individuos de la cactácea *E.*

acida cuyas espinas miden más de 2,32 cm de largo en promedio. Así, las espinas podrían constituir una barrera efectiva para la dispersión de los frutos de *T. aphyllus* sólo a una distancia umbral (2,5 cm), por lo cual es posible postular selección por truncación hacia pedúnculos muy largos en el parásito. Sin embargo, esta tendencia sólo fue detectada mediante el análisis de gradientes de selección direccional incluyendo el caracter distancia proyección-espina ($\beta' = -0,38$; $P = 0,013$) para wd_1 .

Denslow & Moermond (1982) y Moermond & Denslow (1983) encontraron que aves Thraupinae y Cardinalinae escogieron significativamente frutos más accesibles en 90% de los ensayos realizados, las aves Pipridae escogieron los frutos más accesibles un 56% de los ensayos; a diferencia de lo propuesto por Van der Pijl (1972), Jenkins (1969), Snow (1977), Simms (1978), Kantak (1979) y Sorensen (1981) quienes han considerado que la accesibilidad de los frutos es de importancia menor respecto al tamaño del fruto, relación pulpa/semilla o contenido de nutrientes; en este estudio, sin embargo se encuentra que la accesibilidad del fruto es fundamental en la decisión de cual fruto consumir y posteriormente ser dispersado. En este trabajo, la falta de significancia de los algunos modelos de regresión (Tablas 19 - 21) se debería que bajo la distancia proyección-espina menor a 2,5 cm (que incluye 85% de los casos estudiados, control + experimental), el consumo de frutos no dependería de la distancia espina - proyección o del largo del pedúnculo de *T. aphyllus*, sino de otros factores, tales como el número de frutos y otros factores no medidos, como por ejemplo, el territorio de las aves dispersantes. El territorio de las aves dispersantes, específicamente la distancia entre el nido y la oferta de frutos parece ser importante al momento de decidir que frutos consumir. Tres de los parásitos más visitados (representando el 30, 25, 21 y 24,6% de

aquellos en que el ave anidaba y en los *T. aphyllus* que se encontraban inmediatamente en la vecindad. Es probable que la primera decisión del ave sea (1) elegir frutos a una distancia espina - proyección inferior a la umbral, (2) elegir individuos con una alta oferta de frutos.

Se encontró una relación entre la magnitud de la oferta de frutos y las tasas de visita a individuos y frutos consumidos. Jordano (1995) encontró que el tamaño del parche de recursos y el tamaño de las semillas no estaban correlacionados con el porcentaje de semillas dispersadas, pero que, sin embargo, había selección direccional hacia tamaños grandes de oferta de frutos cuando lo contrastaba con la adecuación relativa. En general, muy pocos estudios han encontrado una relación directa entre la magnitud de la oferta de frutos por planta y tasas de dispersión (ver Herrera 1988). De hecho, la mayoría de los estudios de dispersión de semillas por aves frugívoras no han encontrado una relación entre ambos parámetros (Howe & De Steven 1979, Howe & Smallwood 1982, Moore & Willson 1982, Stapanian 1982, Davidar & Morton 1986) o se ha observado una ligera tendencia curvilínea (Howe & Vande Kerckhove 1979, Howe 1980, McDonnell et al. 1984, Courtney & Manzur 1985).

Selección fenotípica secuencial

Una de las características más sobresalientes de estos resultados es la diferencia entre las oportunidades para que actué la selección entre los procesos de polinización y dispersión (Tablas 12 - 14), llegando a ser tres a siete veces mayor la oportunidad para la selección en la dispersión que en la polinización (Tabla 12). El aporte de etapas secuenciales del ciclo de vida de los organismos a la adecuación biológica permite

identificar las restricciones a la selección (si las hay) a lo largo del ciclo de vida. Es importante indicar que la detección de tales restricciones no se ha explorado previamente mediante análisis de selección fenotípica y escasamente mediante otros análisis. En este caso se encontró que la polinización tiene un aporte menor que la dispersión a una adecuación total, la cual resume la información de ambos procesos, no habiendo relación directa entre la polinización y dispersión (Figura 9). Es decir, considerando sólo estos dos procesos en la población estudiada existiría una gran restricción o "cuello de botella", en la remoción de frutos del parásito. Las características del parásito seleccionadas por el picaflor se conservarían sólo si el dispersor selecciona los frutos producidos por las flores seleccionadas por *S. galeritus*. Sin embargo, como los individuos más visitados por los polinizadores no son los más visitados por los dispersores (Tabla 11), y además la producción de frutos de *T. aphyllus* no estaría muy limitada por polinizadores, los regímenes de selección ejercidos por ambas especies de aves podrían encontrarse desacoplados.

Es razonable pensar que un mismo rasgo fenotípico esté sometido a diferentes episodios de selección en diferentes etapas del ciclo de vida de un organismo. Asimismo, es posible que tales episodios se manifiesten en magnitudes distintas e incluso en direcciones opuestas en la evolución de un carácter (Arnold & Wade 1989a, b). Por ejemplo, aunque no se detectó evidencias fuertes de selección directa por polinización ni por dispersión sobre la longitud del pedúnculo, se observó un valor importante de selección total (S') por polinización (Tabla 18), el cual desaparece en la etapa posterior del ciclo de vida de la planta (Tabla 22). Esto indica que la dispersión constituiría una etapa crítica para la elongación del carácter, amortiguando cualquier ventaja de los fenotipos elongados, y por ende, restringiendo el potencial de los

muérdagos a responder adaptativamente a la presencia de las espinas de los cactus hospederos. Por otra parte, los picaflores favorecieron los muérdagos con un alto número de flores, lo cual se verificó tanto en los diferenciales y gradientes de selección multivariados (Tabla 16 - 18), como en el análisis SEM (Figura 9). Esta tendencia fue consistente con la selección de *M. thenca* por los muérdagos con una alto número de frutos (Tabla 22, Figura 9). Estos resultados indican que la producción de un alto número de estructuras reproductivas no se encuentra restringido en estas dos etapas. Sin embargo, esto no necesariamente implica que la producción de un alto número de estructuras reproductivas no se encuentre limitada en alguna otra etapa del ciclo de vida de la planta. Es posible, que otros procesos como herbivoría, estén actuando más severamente cuando existe un alto número de recursos (Root 1973). Recientes trabajos de campo (Jordano 1987a, Herrera 1988, Jordano 1989 y Herrera et al 1994) sugieren que la respuesta evolutiva de las poblaciones de plantas a la selección por frugívoros puede estar seriamente limitada por presiones selectivas que operan en la fase de predisposición de la planta. Por ejemplo, Jordano (1995) encontró que la selección por frugívoros estaba limitada en la fase predisposición, más específicamente por la proporción de flores polinizadas. Sin embargo, en el presente trabajo se encontró que la herbivoría en la etapa de polinización de *T. aphyllus* pareciera no ser importante, ya que sólo un 5,6% de las 826 flores presentaron evidencias de herbivoría, la cual no siempre llevó a un daño en el ovario de la flor. Por el contrario, la depredación de frutos en la etapa de predisposición de *T. aphyllus* pareciera ser muy relevante ya que el 78,8% de 4.200 frutos maduros de *T. aphyllus* presentaron evidencias de depredación por roedores. Si bien no se tienen antecedentes acerca de si la depredación predisposición fue mayor o menor en las estructuras con más frutos, es posible que un alto número de frutos

puede ser más atractivo tanto para los dispersores de frutos maduros como para los depredadores de frutos en su etapa de predispersión. Este fenómeno puede contrarrestar los beneficios obtenidos en una parte del proceso del ciclo de vida y requiere estudio detallado en el futuro.

El bajo consumo de frutos por *M. thenca* (2,0 % de la oferta), probablemente fue consecuencia de una alta productividad de recursos alternativos, como otros frutos, insectos, semillas e incluso gramíneas. La abundancia de roedores en el sitio de estudio fue extremadamente alta en comparación a otros años (80 individuos por ha en primavera-verano de 1997-1998 en comparación a 4 - 10 individuos por ha en la misma temporada de 1996-1997, M. Lima com. pers.). Las fluctuaciones en las poblaciones de roedores se han relacionado con los cambios en la productividad primaria provocadas por el aumento estacional de precipitación en años del Fenómeno El Niño, en contraste con las sequías de los años de La Niña (Ortlieb 1994). Debido a que las observaciones y experimentos del presente estudio se realizaron en 1997, con una precipitación acumulada anual de 445 mm, es posible que los resultados de las tasas de visitas de *M. thenca* sean más representativos del evento El Niño más que de los años de sequía (Niña), los cuales son más frecuentes en la localidad.

Gran parte de la variabilidad en el componente aditivo de la polinización y de la dispersión, que no es explicado por el modelo de vía (Fig. 9), probablemente esté determinado por la conducta de territorialidad de los polinizadores y la conducta reproductiva de los dispersores. En el caso de los polinizadores, se registraron agresiones entre machos, entre hembras, y machos excluyendo a hembras. Estas relaciones de dominancia permiten especular que los machos monopolizan los mejores parches de recursos, en tanto que las hembras son relegadas a parches de menor calidad

o simplemente carecen de parches de recursos propios. En el caso del dispersor, el efecto de encontrarse el ave en época reproductiva repercutió con respecto al mayor uso de recursos en torno al nido. Otra fuente de variabilidad no cuantificada fue la cercanía y abundancia de parches de recursos vecinos. Una situación análoga fue documentada por Mitchell (1994), quien encontró que aún cuando los índices de bondad de ajuste de su diagrama de vía propuesto eran buenos, persistió una gran varianza no explicada en los análisis, la cual no pudo ser explicada por la variable espacial.

Finalmente, el conjunto de análisis presentados en este trabajo indica que los episodios de selección secuencial a lo largo del ciclo de vida de las plantas no necesariamente son equivalentes en su magnitud ni dirección. De hecho, los resultados obtenidos sugieren que la respuesta evolutiva de los organismos se encuentra desacoplada (longitud del pedúnculo) y en otros acoplada (número de estructuras reproductivas), estando probablemente desintegrada a lo largo de los distintas etapas del ciclo de vida.

CONCLUSIONES

Las espinas de *E. acida* afectaron la tasa de flores probadas (wp_2) así como la tasa de arribos y frutos consumidos (wd_1 y wd_2) en *T. aphyllus*, por los polinizadores y dispersores, respectivamente. Sin embargo, estos efectos ecológicos no necesariamente se tradujeron en un impacto evolutivo. Solamente la exhibición floral y el número de frutos respondieron claramente a la selección impuesta por *S. galeritus* y *M. thenca*, respectivamente. El pedúnculo fue seleccionado para incrementar en longitud en el componente de polinización wp_1 , y sólo indirectamente a través de la variable distancia espina – proyección en el componente de la dispersión wd_1 .

1. La hipótesis propuesta sobre la preferencia de *S. galeritus* por muérdagos con pedúnculos largos es aceptada cuando se considera la tasa de visitas wp_1 , como estimador de la adecuación. Sin embargo, la hipótesis es rechazada al considerar la tasa de flores probadas como estimador de la adecuación de *T. aphyllus*.
2. La hipótesis propuesta sobre la preferencia de *M. thenca* por muérdagos con pedúnculos largos es aceptada al considerar la tasa de arribos como estimador de la adecuación y considerando la distancia espina – proyección como un indicador de la barrera física a la dispersión. Sin embargo, la hipótesis es rechazada al considerar la tasa de frutos consumidos como estimador de la adecuación de *T. aphyllus*.
3. La hipótesis propuesta sobre la mayor importancia de *M. thenca* relativa a *S. galeritus* como agente de selección para pedúnculos largos es rechazada.
4. Por lo tanto, acepto la hipótesis de selección sobre un carácter no directamente relacionado con la polinización y la dispersión pero funcionalmente útil en un ambiente adverso.

El análisis de selección fenotípica en diferentes etapas del ciclo de vida de *T. aphyllus* reveló que la remoción de frutos y no así la polinización en una etapa crucial para determinar los fenotipos finalmente transmitidos a la siguiente generación. En general, se observó una baja concordancia entre los individuos favorecidos por los polinizadores con aquellos favorecidos por los dispersores. Esto significa que los eventos de selección a lo largo de estas dos etapas se encontraría laxamente acoplados en *T. aphyllus*, con diferentes sub-conjuntos de individuos seleccionados en cada etapa. Los resultados de esta tesis indican la necesidad de incorporar más de un estado en estudios de selección fenotípica en organismos con ciclo de vida complejo. Estudios que se focalicen solamente en un segmento del ciclo de vida pueden afectar predicciones acerca de la futura distribución de fenotipos que no son necesariamente compatible con los fenotipos seleccionados en etapas posteriores del ciclo de vida.

LITERATURA CITADA

- Andersson S y B Widé (1993) Pollinator-mediated selection on floral traits in a synthetic population of *Senecio integrifolius* (Asteraceae). *Oikos* 66: 72-79.
- Andersson S (1996) Floral variation in *Saxifraga granulata*: phenotypic selection, quantitative genetics and predicted response to selection. *Heredity* 77: 217-223.
- Arnold SJ y MJ Wade (1984a) On the measurements of natural and sexual selection: theory. *Evolution* 38: 709-719.
- Arnold SJ y MJ Wade (1984b) On the measurements of natural and sexual selection: applications. *Evolution* 38:720-734.
- Byrne BM (1994) Structural equation modeling with EQS and EQS/Windows: basic concepts, applications and programming. Sage Publications. Thousand Oaks, California.
- Campbell D (1989) Measurements of selection in a hermaphroditic plant: variation in male and female pollination success. *Evolution* 43: 318-334.
- Campbell D, N Waser y M Price (1996) Mechanisms of hummingbird-mediated selection for flower width in *Ipomopsis aggregata*. *Ecology* 77: 1463-1472.
- Campbell D, N Waser, M Price, E Lynch y R Mitchell (1991) Components of phenotypic selection: pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 45: 1458-1467.
- Chai P, A Chang y R Dudley (1998) Flight thermogenesis and energy conservation in hovering hummingbirds. *The Journal of Experimental Biology* 201: 963-968.
- Courtney SP y MI Manzur (1985) Fruiting and fitness in *Crataegus monogyna*: the effects of frugivores and seed predators. *Oikos* 44: 398-406.
- Crespi B y F Bookstein (1989) A path-analytic model for the measurement of selection on morphology. *Evolution* 43: 18-28.
- Creswell J y C Galen (1991) Frequency-dependent selection and adaptative surfaces for floral characters combinations: the pollination of *Polemonium viscosum*. *American Naturalist* 138: 1342-1352.

- Crow JF (1958) Some possibilities for measuring selection intensities in man. *Human Biology* 30: 1-13.
- Davidar P y ES Morton (1986) The relationship between fruit crop sizes and fruit removal rates by birds. *Ecology* 67: 261-265.
- Denslow JS y TC Moermond (1982) The effect of accessibility on rates of fruit removal from tropical shrubs: an experimental study. *Oecologia* 54: 170-176.
- Dieringer G (1991) Variation in individual flowering time and reproductive success of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 78: 497-503.
- Dunn G, B Everitt y A Pickles (1993) Modeling covariances and latent variables using EQS. Chapman & Hall, London.
- Eckhart V (1993) Do hermaphrodites of gynodioecious *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae) trade off seed production to attract pollinators? *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 47-63.
- Endler J (1986) Natural selection in the wild. *Monographs in Population Biology* 21. Princeton Univ. Press.
- Falconer DS y TFC Mackay (1996) *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman Group Limited, England.
- Follman G y M Mahú (1964) Las plantas huéspedes de *Phygilanthus aphyllus* (Miers.) Eichl. *Boletín de la Universidad de Chile, Ciencias* 7: 39-41.
- Galen C (1989) Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 43: 882-890.
- Galen C y ME Newport (1987) Bumble-bee behavior and selection on flower size in the sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Oecologia* 74: 20-23.
- Galen C, Zimmer K y ME Newport (1987) Pollination in floral scent morphs of *Polemonium viscosum*: a mechanism for disruptive selection on flower size. *Evolution* 41: 599-606.
- Galen C y ML Stanton (1989) Bumble bee pollination and floral morphology: Factors influencing pollen dispersal in the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). *American Journal of Botany* 76: 419-426.

- Galen C y M Stanton (1991) Consequences of emergence phenology for reproductive success in *Ranunculus adoneus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 78: 978-988.
- Geber MA (1985) The relationship of plant size to self-pollination in *Mertensia ciliata*. *Ecology* 66: 762-772.
- Goodall JD, AW Johnson y RA Philippi (1957) *Suplemento de las Aves de Chile*, Platt, Buenos Aires.
- Herrera C (1988) The fruiting ecology of *Osyris quadripartita*: individual variation and evolutionary potencial. *Ecology* 69: 233-249.
- Herrera C (1990) The adaptedness of the floral phenotype in a relic endemic, hawkmoth-pollinated violet. 1. Reproductive correlates of floral variation. *Biological Journal of the Linnean Society* 40: 263-274.
- Herrera CM (1993) Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet. *Ecological Monographs* 63: 251-275.
- Hoffmann A (1989) *Cactáceae en la flora silvestre de Chile*. Ediciones Fundación Claudio Gay, santiago, Chile.
- Howe HF y D DeSteven (1979) Fruit production, migrant bird visitation, and seed dispersal of *Guarea glabra* in Panama. *Oecologia (Berlin)* 39: 185-196.
- Howe HF y GA Vande Kerckhove (1979) Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology* 60: 180-189.
- Howe HF (1980) Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology* 61: 944-959.
- Howe HF y J Smallwood (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review Ecology and Systematic* 13: 201-228.
- Johnston M (1991) Natural selection on floral traits in two species of *Lobelia* with different pollinators. *Evolution* 45: 1468-1479.
- Jordano P (1987) Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size and insect damage. *Ecology* 68: 1711-1724.
- Jordano L (1989) Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos* 55: 375-386.

- Jordano P (1995) Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology* 76: 2627-2639.
- Kalisz S (1986) Variable selection on the timing of germination in *Collinsia verna* (Scrophulariaceae). *Evolution* 40: 479-491.
- Kantak GE (1979) Observations on some fruit-eating birds in México. *Auk* 96: 183-186.
- Kingsolver J y DW Schmezke (1991) Path analyses of selection. *Tree* 6: 276-280.
- Kuijt J (1969) The biology of parasitic flowering plants. University of California Press, Berkeley, USA.
- Kuijt J (1988) Revision de *Tristerix* (Loranthaceae). *Sistematic Botany Monographs* 19: 1-61.
- Lande R y S Arnold (1983) The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.
- 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.
- 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 seeds. *Australian Journal of Ecology* 20: 571-576.
- Mauseth JD, G Montenegro y AM Walckowiak (1984) Studies of the holoparasite *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae) infecting *Trichocereus chilensis* (Cactaceae). *Canadian Journal of Botany* 62: 847-857.
- Mauseth JD, G Montenegro y AM Walckowiak (1985) Host infection and flower formation by the parasite *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae). *Canadian Journal of Botany* 63: 567-581.
- Mauseth JD (1990) Morphogenesis in a highly reduced plant: the endophyte of *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae). *Botanical Gazette* 51: 348-353.
- McDonnell M (1984) Old field vegetation height and the dispersal pattern of bird-disseminated woody plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 6-11.
- Medel R, E Vergara, A Silva y I Serey (1995) Variation of the architectural phenotype of *Tristerix aphyllus* in Central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 451-458.

- Medel R (1999) Assessment of parasite – mediated selection in a two host – one parasite system in plants. *Ecology* (en prensa).
- Mitchell RJ (1992) Testing evolutionary and ecological hypotheses using path analysis and structural equation modeling. *Functional Ecology* 6: 123-129.
- Mitchell RJ (1993) Path Analysis: Pollination. En: Design and Analysis of Ecological Experiments. Editores SM Schneider y J Gurevitch. Chapman y Hall, New York.
- Mitchell RJ (1994) Effects of floral traits, pollinator visitation, and plant size on *Ipomopsis aggregata* fruit production. *The American Naturalist* 143: 870-889.
- Moermond TC y JS Denslow (1983) Fruit choice in neotropical birds: effects of fruit type and accessibility on selectivity. *Journal of Animal Ecology* 52: 407-420
- Moore LA y MF Willson (1982) The effect of microhabitat, spatial distribution, and display size on dispersal of *Lindera benzoin* by avian frugivores. *Canadian Journal of Botany* 60: 557-560.
- Nilsson LA (1988) The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature* 334: 147-149.
- Norberg UM (1990) Vertebrate Flight: Mechanics, Physiology, Morphology, Ecology and Evolution. Berlin: Springer-Verlag.
- Núñez-Farfán J y R Dirzo (1994) Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in central México: natural selection for resistance of herbivorous insects. *Evolution* 48: 423-436.
- Ortlieb L (1994) Major historical rainfalls in central Chile and the chronology of ENSO events during the 16th - 10th centuries. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 463-483.
- Pleasants JM y SJ Chaplin (1983) Nectar production rate of *Asclepias quadrifolia*: Causes and consequences of individual variation. *Ecology* 59: 232-238.
- Primack RB y H Kang (1989) Measuring fitness and natural selection in wild plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 367-396.
- Rausher MD y EM Simms (1989) The evolution of resistance to herbivory in *Ipomoea purpurea*. I. Attempts to detect selection. *Evolution* 43: 563-572.
- Reiche K (1904) Bau und leben del chilennischen Loranthaceae *Phrygilanthus aphyllus*. *Flora* 93: 271-297.

- Robertson J y R Wyatt (1990) Evidence for pollination ecotypes in the yellow-fringed orchid, *Platanthera ciliaris*. *Evolution* 44: 121-133.
- Root R (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43: 95-120.
- Rundel PW (1976) Population variability in the genus *Trichocereus* (Cactaceae) in Central Chile. *Plant Systematics Evolution* 127: 1-9.
- Sabag C (1993) El rol de las aves en la dispersión de semillas en un bosque templado secundario de Chiloé (42° S). Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.
- Schmeske D y C Horvitz (1988) Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: a path analysis. *Ecology* 69: 1128-1137.
- Schmeske D y C Horvitz (1989) Temporal variation in selection on a floral character. *Evolution* 43: 461-465.
- Schmitt J (1983) Flowering and plant density and pollinator visitation in *Senecio*. *Oecologia* 60: 97-102.
- Simms E (1978) *British Thrushes*. Edición Collins, London.
- Simms EL y MD Rausher (1987) Costs and benefits of defense to herbivory. *American Naturalist* 130: 1177-1188.
- Smith-Ramírez C (1993) Los picaflores de Chiloé y su recurso floral. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 65-73.
- Smith-Ramírez C y JJ Armesto (1998) Nectarivoría y polinización por aves en *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 51-63.
- Snow D (1971) Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202.
- Sorensen AE (1981) Interactions between birds and fruits in a temperate woodland. *Oecologia* 50: 242-249.
- Stanton ML y RE Preston (1988) Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 75: 528-539.

Stanton M, H Young, N Ellstrand y J Clegg (1991) Consequences of floral variation for male and female reproduction in experimental populations of wild radish, *Raphanus sativus* L. *Evolution* 45: 268-280.

Stapanian MA (1982) A model for fruiting display: seed dispersal by birds for mulberry trees. *Ecology* 63: 1432-1443.

Stewart SC y DJ Schoen (1987) Pattern of phenotypic and fecundity selection in a natural population on *Impatiens pallida*. *Evolution* 41: 1290-1301.

Thompson J (1994) The coevolutionary process. The University of Chicago Press. USA.

Van der Pijl L (1972) Principles of Dispersal in Higher Plants. 2nd edition. Springer Verlag, Berlin.

Wade MJ y S Kalisz (1990) The causes of natural selection. *Evolution* 44: 1947-1955.

Waser NM (1983) Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of pollinator interaction, pp. 341-359. En C. E. Jones y R. J. Little (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, N.Y.

Widén B (1991) Phenotypic selection on flowering phenology in *Senecio integrifolia*, a perennial herb. *Oikos* 61: 205-215.

Willson MF y PW Price (1977) The evolution of inflorescence size in *Asclepias syriaca* (Asclepiadaceae). *Evolution* 31: 495-511.

APENDICE I

Selección fenotípica: Aproximación usada para responder a preguntas sobre cambios en la distribución de fenotipos dentro de una generación mediado por algún agente de selección (Lande & Arnold 1983, Arnold & Wade 1984a, Endler 1986). Esta definición incluye solamente aspectos de selección en un sentido amplio. En otras palabras, se entiende por selección fenotípica a la asociación lineal o no lineal entre algún (os) carácter (es) fenotípico (s) (e.g., morfológico, de historia de vida, conductual, etc.) con algún componente de la adecuación biológica, el que puede ser directo (i.e., número de descendientes) o indirecto (i.e., biomasa, tasa de visita de polinizadores).

Respuesta evolutiva a la selección: Cambio en la distribución de fenotipos entre generaciones atribuible a selección natural, donde se incluyen la base genética de los caracteres y su heredabilidad.

Selección: Interacción entre fenotipo y ambiente que causa variación en la adecuación (Crespi 1990). Medir la selección requiere medir los fenotipos, la adecuación de los fenotipos y el ambiente causante de la selección (i.e., predadores, comida, competidores, enfermedades, clima).

Carácter: Medida del fenotipo (Crespi 1990).

Adecuación biológica: Contribución demográfica individual relativa al resto de la población reproductiva (Crespi 1990, Endler 1986). Muchas veces la adecuación puede ser considerada un factor no medido (Bookstein 1986, Crespi 1990), aunque determinado por otros componentes medidos (i.e., componente de la adecuación por polinización y por dispersión, ver diagramas de vías en Figura 9).