

Caracterización de la variación intra-individual en tamaño y forma del fruto en *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae)

Ordano, Mariano^{1,2*}; Karina Aguilar Tejada^{1,3}; Analía Benavídez¹

¹ Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, C.P. T4000JFE, San Miguel de Tucumán, Argentina.

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

³ Dirección actual: Instituto de Ecología y Desarrollo Sustentable (INEDES), Universidad Nacional de Luján, Ruta 5 y Avenida Constitución, C.P. 6700, Luján, Buenos Aires, Argentina.

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

► **Resumen** — Ordano, Mariano; Karina Aguilar Tejada; Analía Benavídez. 2011. "Caracterización de la variación intra-individual en tamaño y forma del fruto en *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae)". *Lilloa* 48 (2).

La variación en un rasgo evaluada a nivel intra-individual tendría implicancias ecológicas y evolutivas que raramente han sido consideradas en el estudio de interacciones planta-animal. En este trabajo se propone evaluar la importancia de la variación intra-individual en el tamaño y la forma del fruto en *Psychotria carthagenensis*, una especie productora de frutos carnosos dispersada por aves. Gran parte de la variación en los rasgos del fruto fue debida al nivel intra-individual (circularidad = 84,5 %, área = 70,1 %, diámetro = 56,2 %). Las estimaciones de repetibilidad sugieren una mayor respuesta a la selección en el tamaño del fruto. No se detectaron relaciones significativas entre los caracteres con medidas repetidas dentro de una planta (incluyendo media, mediana, desvío estándar, varianza, coeficiente de variación, oblicuidad y kurtosis) y los caracteres con medidas únicas por planta (tamaño de la planta y número de frutos). Se promueve la consideración del nivel intra-individual de variación en futuros estudios, y se discuten sus implicancias ecológicas y evolutivas en las interacciones planta-dispersor.

Palabras clave: Frugivoría, variabilidad, interacciones planta-animal, ecología evolutiva.

► **Abstract** — Ordano, Mariano; Karina Aguilar Tejada; Analía Benavídez. 2011. "Characterization of the intra-individual variation in fruit size and shape in *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae)". *Lilloa* 48 (2).

The variation in a characteristic evaluated at the intra-individual level might have evolutionary and ecological implications that seldom have been considered in the study of plant-animal interactions. In this work it is proposed to evaluate the importance of intra-individual variation in fruit size and shape in *Psychotria carthagenensis*, a bird-dispersed fleshy-fruit producing species. Most variation in characteristics of the fruit was accounted for the intra-individual level (circularity = 84,5%, area = 70,1%, diameter = 56,2%). Repetibility estimations suggest a greater response to selection in fruit size. Significant relationships among the characters with repeated measures within a plant (including mean, median, standard deviation, variance, coefficient of variation, skewness, and kurtosis), and the characters with unique measurements by plant (plant size and fruit number), were not detected. The consideration of the intra-individual variation level in future studies is promoted, and their evolutionary and ecological implications in plant-disperser interactions are discussed.

Key words: Frugivory, variability, plant-animal interactions, evolutionary ecology.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la variación de caracteres fenotípicos es un tema fundamental en biología, en cada uno de los niveles de organización abordados por sus áreas de especiali-

zación (Hallgrímsson & Hall, 2005). La variación fenotípica es concebida en general como el resultado de procesos ecológicos y evolutivos, en donde el proceso de selección natural juega un papel importante, a distintas escalas espaciales y temporales; y niveles de organización biológica (Williams, 1992). Dentro de este marco, el estudio de la varia-

ción fenotípica a nivel poblacional es de gran relevancia para el estudio de las adaptaciones y de la evolución fenotípica por selección natural (Bowler, 2005; Pigliucci & Kaplan, 2006).

La ecología evolutiva de las interacciones entre plantas y animales plantea el desafío de estudiar y detectar adaptaciones en organismos de naturaleza radicalmente diferente. Plantas y animales se diferencian por historia filogenética, estructura, organización, desarrollo, movilidad y procesos para adquisición de recursos; y particularmente se distinguen por el tipo, número y proceso de producción de estructuras que caracterizan a un individuo. Mientras que un animal presenta estructuras únicas o en escaso número (por ejemplo, patas, antenas), una planta típicamente produce numerosas estructuras repetidas (por ejemplo, hojas, flores, frutos; Herrera, 2009). Esta singular característica de las plantas, y en especial, la variación dentro de un individuo en las características de tales estructuras ha sido raramente considerada objeto de estudio, a pesar de sus potenciales implicancias ecológicas y evolutivas (Herrera, 2009).

En sistemas de interacción constituidos por plantas productoras de frutos carnosos y animales frugívoros dispersores de semillas, aquellas plantas que despliegan un mayor número de frutos presentan mayores tasas de remoción de frutos por animales frugívoros (Howe & Smallwood, 1982; Sallabanks, 1993; Wheelwright, 1993; Willson & Traveset, 2000; Moegenburg & Levey, 2003; Hampe, 2008). Es poco conocido si la variación entre plantas respecto del número de frutos («tamaño de la cosecha») está asociada a la variación intra-individual en el tamaño y la calidad de los frutos (Restrepo, 2002; Herrera, 2009; Sobral *et al.*, 2010). Por ejemplo, las plantas podrían desplegar un mayor número de frutos pero de menor tamaño y/o calidad. Los frutos de un mismo individuo varían en tamaño, forma, color y/o composición química (Herrera, 2009), y esta variación intra-individual (o sub-individual) en los caracteres de las plantas involucrados en la interacción con animales, podría represen-

tar tanto límites de respuesta a la selección natural como oportunidades de evolución de caracteres complejos. En el mismo sentido, tanto la variación de rasgos individuales (Sallabanks, 1993; Obeso & Herrera, 1994; Jordano, 1995; Herrera, 2009), como la combinación de esos rasgos (Sobral *et al.*, 2010), podrían ser blanco de la selección natural y abrir el abanico de posibilidades para la evolución de las interacciones entre plantas y animales.

Las investigaciones sobre la ecología evolutiva de rasgos fenotípicos de las plantas potencialmente sujetos a selección ejercida por animales, típicamente han involucrado la caracterización de plantas individuales con la medición de unas pocas unidades repetidas dentro de una planta. De alguna manera, esto enmascaró la potencial importancia ecológica y evolutiva de la distribución de los rasgos a nivel intra-individual. En términos generales la variación es considerada el resultado de variación genética y ambiental. La variación a nivel intra-individual está ligada a la repetibilidad de los caracteres, y por lo tanto, también puede usarse para examinar el potencial de respuesta a la selección (Falconer & Mackay, 1996; Lynch & Walsh, 1998; Herrera, 2009). No es nuevo el llamado de atención sobre el estudio de la variación a este nivel (Herrera, 2009; Sobral *et al.* 2010), y desde hace mucho tiempo la estadística brinda un conjunto de descriptores (Zar, 2010). Los estimadores de tendencia central son ampliamente usados en la literatura (por ejemplo, media aritmética o promedio), y generalmente derivan en tipificaciones (i.e., son interpretados como «los valores» que caracterizan a un individuo). Sin embargo, la variación entre rasgos dentro de una misma planta también puede ser en sí misma una característica que define al individuo (Herrera, 2009; Sobral *et al.*, 2010). Esto sugiere que descriptores de dispersión o variación en los datos, como el desvío estándar, la varianza y el coeficiente de variación, o descriptores de la forma de la distribución, como «skewness» y «kurtosis», podrían ser consideradas características individuales de una planta, que podrían es-

tar sujetas a presiones de selección por animales (Sobral *et al.*, 2010).

Teniendo en cuenta la escasez de trabajos que describen los patrones de variación de rasgos a nivel intra-individual en sistemas de interacción planta-dispersor (Herrera, 2009; Sobral *et al.* 2010), en este trabajo se propone: (1) Caracterizar la variación en el tamaño y la forma del fruto en una población de *Psychotria carthagenensis*, una especie productora de frutos carnosos dispersada por aves (Benavidez, 2011); (2) Evaluar la relación entre los descriptores de la distribución del tamaño y la forma del fruto; (3) Evaluar la relación entre los descriptores de los rasgos del fruto a nivel intra-planta, el tamaño de la planta y el despliegue de frutos por planta; (4) Examinar la variación entre plantas en términos de la variación intra-individual en el tamaño y la forma del fruto, y estimar la magnitud de la variación entre y dentro de las plantas; (5) Estimar la repetibilidad de los caracteres para examinar los posibles límites a la acción de la selección natural .

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se llevó a cabo en el Parque Biológico Sierra de San Javier (26°25' S, 65°23' O), área fitogeográficamente clasificada dentro del Distrito de la Selva Montana de la Provincia de las Yungas (Cabrera, 1976). La caracterización climática del área está descrita en Hunzinger (1995); y la vegetación en Grau & Brown (1998) y Easdale *et al.* (2007). Específicamente, el sitio de estudio se ubica entre el Arroyo Las Conchas y el Sismógrafo, y constituye un bosque secundario en un área previamente cultivada con aproximadamente 30 años de abandono (Rougés & Blake, 2001; Aragón & Morales, 2003).

SISTEMA DE ESTUDIO

Psychotria (= *Uragoga*) *carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae), es un arbusto (a veces un árbol de porte pequeño), predominante en el sotobosque de ambientes tropicales y subtro-

picales húmedos hasta los 1.400 msnm, desde México hasta Argentina y Uruguay (Hamilton, 1989). Produce flores blancas de aproximadamente medio centímetro de largo, dispuestas en inflorescencias paniculadas. La expresión sexual de las flores y el sistema de incompatibilidad de *P. carthagenensis* varía entre poblaciones (Faria *et al.*, 2012). En la población estudiada, las plantas presentan flores de estilo largo (o «morfo pin»), es polinizada por abejas, y es auto-compatible (Benavidez, 2011). Produce drupas carnosas esféricas o elipsoidales de color rojo intenso a la madurez que presentan una o dos semillas, las cuales son dispersadas principalmente por aves. El elenco de especies de aves que consumen frutos de *P. carthagenensis* incluye a *Elaenia obscura*, *Catharus ustulatus*, *Turdus nigriceps*, *Turdus rufiventris*, *Thraupis sayaca* y *Chlorospingus ophthalmicus* (Vides Almonacid *et al.*, 1993; Giannini, 1999; Rougés & Blake, 2001). En el área de estudio *P. carthagenensis* representa una fuente importante de recursos para los frugívoros, ya que es una de las pocas especies que fructifica durante la estación seca (incluyendo el invierno; Pacheco & Grau, 1997; Rougés & Blake, 2001; Giannini, 1999; Blendinger & Gianinni, 2010). Para más detalles del sistema de estudio ver Hamilton (1985; 1989), Arias & Parrado (1996), Giannini (1999), Consolaro (2011), Benavidez (2011) y Faria *et al.* (2012).

TRABAJO DE CAMPO Y MEDICIÓN DE RASGOS

En el invierno de 2008 se seleccionaron 30 plantas que fueron marcadas para su posterior monitoreo. En cada planta se marcaron seis infrutescencias y se realizó un conteo directo del número de frutos por infrutescencia marcada y del número de infrutescencias por planta. El número total de frutos por planta (tamaño de la cosecha o «tamaño del despliegue») se estimó como el número de infrutescencias multiplicado por el promedio de frutos por infrutescencia (calculado a partir de las infrutescencias marcadas). El tamaño de la planta fue estimado mediante la medición del diámetro basal (a 20

cm del suelo), una variable que generalmente se espera que esté positivamente correlacionada con el tamaño de la planta en términos de biomasa, altura, y desempeño (Ordano *et al.*, 2008).

Entre el 23 de agosto y el 4 de octubre de 2008, una vez que la mayoría de los frutos alcanzaron la madurez, se colectaron 30 frutos por planta (provenientes de al menos tres infrutescencias; este nivel de variación no fue considerado), que fueron llevados al laboratorio y fotografiados con cámara digital Kodak Easy Share C743 7.1 megapíxeles junto a una regla milimetrada. Se fotografiaron dos perfiles por fruto, uno longitudinal (de costado) y otro transversal. El perfil transversal fue tomado del lado de unión al pedicelo, debido a que de esta manera el fruto puede fotografiarse sin necesidad de ser sustentado, lo cual facilita la medición en formato digital. Esto asume que las diferencias entre el lado del pedicelo y el lado opuesto son despreciables para la medición del diámetro y área del fruto. Las imágenes fueron procesadas con el programa ImageJ (Rasband, 1997) versión 1.4g. Para cada fruto se obtuvieron diez mediciones: diámetros máximo vertical y horizontal (cm), perímetro (cm), área (cm²), y circularidad de ambos perfiles. La circularidad en ImageJ es calculada como $\text{circularidad} = 4 \pi (\text{área} / [\text{perímetro}^2])$, toma valores entre 0 y 1, y el valor 1 representa un círculo perfecto. En este trabajo, la circularidad es considerada un estimador de la forma. El resto de las medidas se consideraron estimadoras de tamaño. Con estas diez mediciones, para cada fruto se calcularon cuatro variables, tres estimadores de tamaño (media de diámetro máximo de ambos perfiles, media de perímetro de ambos perfiles, media de área de ambos perfiles) y uno de forma (media de circularidad de ambos perfiles).

ANÁLISIS DE DATOS

Todos los análisis y figuras fueron realizados con el programa R versión 2.13.0 (R Development Core Team, 2011). Dado que las cuatro variables estimadas por fruto (medias de diámetro, área, perímetro y circularidad)

derivadas de una misma unidad de medición, es esperable que estén relacionadas significativamente entre sí. Además, las variables perímetro y diámetro tienen la misma dimensionalidad, por lo que se espera que estén relacionadas, mientras que área y circularidad tienen distinta dimensionalidad (van Valen, 2005).

Para explorar la relación entre la forma y los tres atributos de tamaño del fruto, y evitar redundancia mediante la selección de variables a ser usadas en los análisis posteriores, se aplicaron análisis de correlación de Spearman (dos colas), el cual no asume un tipo de distribución específico. Estos análisis mostraron que área, perímetro y diámetro son estimadores de tamaño muy parecidos entre sí (r_s área-perímetro = 0,91; r_s área-diámetro = 0,81; r_s perímetro-diámetro = 0,70; $p < 0,0001$). Circularidad y perímetro estuvieron negativamente asociadas entre sí ($r_s = -0,35$; $p < 0,0001$), mientras que la relación entre circularidad y diámetro fue positiva y significativa aunque débil ($r_s = 0,10$; $p = 0,0139$). Por otro lado, área y circularidad no estuvieron relacionadas significativamente entre sí ($r_s = -0,03$; $p = 1,000$, $N = 897$ frutos de 30 plantas en todos los casos; valores de probabilidad corregidos con el método de Holm, correlaciones de Pearson dieron similar resultado; paquetes Hmisc y stats). En base a estas relaciones, como estimadores de tamaño del fruto se usaron las medias de área y diámetro. Aunque el diámetro representa una variable redundante con el área, se consideró en los análisis debido a que ha sido usada históricamente como estimador de tamaño del fruto (Wheelwright, 1993; Obeso & Herrera, 1994; Herrera, 2009), por lo que puede ser útil para comparar con otros estudios. Además, el diámetro difiere en dimensionalidad respecto del área y la circularidad.

Para examinar los descriptores de la distribución y caracterizar la variación intraplanta, a partir de las tres variables seleccionadas (diámetro, área y circularidad), se calcularon para cada planta dos estimadores de tendencia central (media aritmética y mediana), tres descriptores de variación

(desvío estándar, varianza, y coeficiente de variación) y dos estimadores de la forma de la distribución (oblicuidad o «skewness» y «kurtosis»). La oblicuidad se calculó como $oblicuidad = [media((x - media(x))^3)] / [(desvío\ estándar(x))^3]$; y la kurtosis como $kurtosis = [media((x - media(x))^4)] / [(desvío\ estándar(x))^4] - 3$; donde x es el valor de cada fruto individual de un determinado rasgo.

Para examinar la relación entre los descriptores de la distribución de los rasgos de los frutos a nivel de planta, y entre éstos y las variables únicas por planta (tamaño de la planta, número de infrutescencias y tamaño de la cosecha), se realizaron correlaciones de Pearson (dos colas, valores de probabilidad corregidos por el método de Holm).

Para examinar la variación entre y dentro de plantas en el tamaño y la forma del fruto, se aplicó un modelo de cuadrados mínimos generalizados («generalised least squares») con el método de máxima verosimilitud restringida («REML», paquete nlme). En este modelo, la planta fue la variable explicatoria (factor aleatorio), y el área, la circularidad y el diámetro las variables de respuesta (univariada). La estructura de variación asociada a este modelo fue de tipo varIdent (fórmula del «script» usado en R = `varIdent(form = ~1|planta)`), la cual permite considerar heterogeneidad de varianzas entre niveles del factor (Zuur *et al.*, 2009). Dado que lo interesante aquí es examinar la magnitud de la variación a nivel intra-planta, se aplicó un análisis de componentes de varianzas (paquete lme4). Este análisis permite discernir la magnitud de la variación dentro de plantas respecto de la variación entre plantas (Crawley, 2007). El cociente calculado como componente de varianza / suma de los componentes de varianza, indica la proporción de variación que es debida a cada nivel (Crawley, 2007). Para obtener los componentes de varianza se aplicó un modelo lineal mixto mediante máxima verosimilitud restringida («REML»), siendo planta un factor aleatorio (paquete lme4; fórmula del «script» usado en R: `(variable\ de\ respuesta ~ 1 + (1|planta))`). Finalmente,

para examinar los límites de la respuesta a la selección, se estimó la repetibilidad de cada rasgo siguiendo a Herrera (2009), como $repetibilidad = 1 - [(variación\ dentro\ de\ plantas) / (variación\ total)]$. Altos valores de repetibilidad de un carácter pueden interpretarse como variación debida a herencia, y bajos valores de repetibilidad como resultado de variación ambiental (Falconer & Mackay, 1996; Lynch & Walsh, 1998; Herrera, 2009).

RESULTADOS

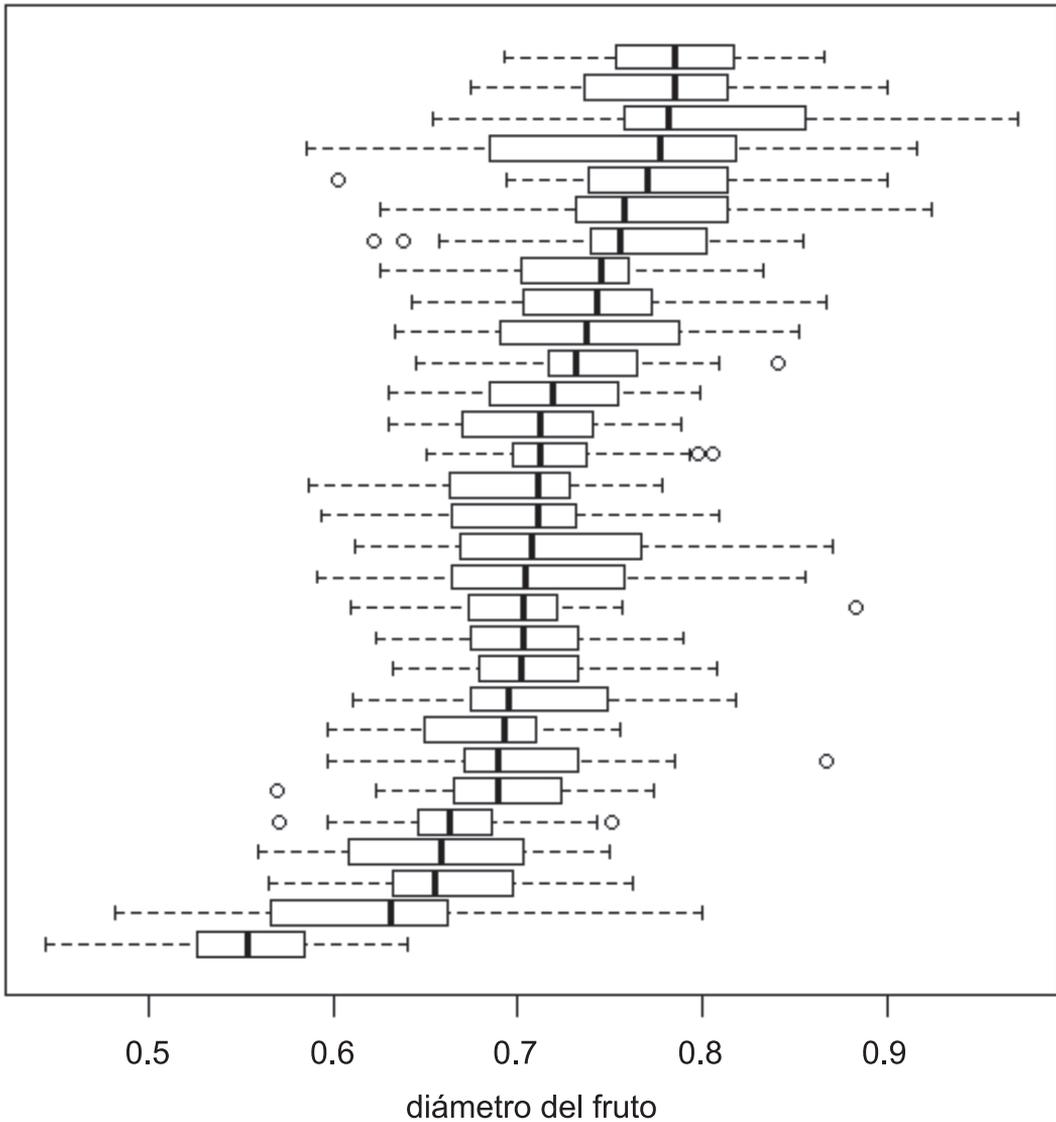
CARACTERIZACIÓN DE LA VARIACIÓN EN TAMAÑO Y FORMA DEL FRUTO

En la Figura 1 se representa la variación en el diámetro, el área y la circularidad del fruto para cada planta individual. Considerando todos los datos en conjunto (frutos individuales), el mayor rango de variación se observó en el área (0,155 a 0,829 cm²), seguido por el diámetro (0,444 a 0,971 cm) y la circularidad (0,490 a 0,923). Cuando se consideró la media de valores por planta el patrón fue el mismo (área = 0,556 a 0,793, diámetro = 0,337 a 0,560, circularidad = 0,739 a 0,862). Esto indica que la magnitud de la variación entre plantas respecto de la media de tamaño del fruto es mayor que la magnitud de la variación entre plantas en la media de circularidad, y que los frutos tienden a ser esféricos, aunque su tamaño varíe.

Respecto de la variación entre plantas en términos de los descriptores de variación a nivel intra-planta, el área del fruto fue el rasgo con mayor rango de variación entre plantas en términos del coeficiente de variación intra-planta (0,109 a 0,325; Tabla 1. Note el lector que en la Figura 1 se muestra la variación en cada planta, mientras que los datos de la Tabla consideran todas las plantas de la población en un conjunto), seguido por la circularidad (0,046 a 0,130) y el diámetro (0,052 a 0,118). Este patrón fue similar comparando los rangos de la varianza intra-planta (área = 0,017; circularidad = 0,009; diámetro = 0,006) y el desvío estándar intra-planta (área = 0,092; circularidad = 0,064; diámetro = 0,046; Tabla 1).

Figura 1. Variación en el diámetro (cm, **a**), área (cm², **b**), y circularidad del fruto (**c**), entre plantas y dentro de plantas en una población de *P. carthagenensis*. El eje horizontal expresa valores entre cero y uno. Cada barra con bigotes representa un individuo. La línea vertical en el interior de la barra representa la mediana, la barra representa los percentiles 25 y 75. Los bigotes representan 1,5 veces el rango intercuartil (aproximadamente 2 desviaciones estándar). Los valores extremos ("outliers") son representados individualmente por un círculo vacío.

Figura 1a.



En términos de los descriptores de la forma de la distribución de los rasgos, esto es, la oblicuidad intra-planta y la kurtosis intra-planta, la mayor variación entre plantas se observó en la circularidad del fruto, seguido

por el diámetro y el área (Tabla 1). Esto es, los resultados relativos a la oblicuidad, mostraron que la mayoría de las plantas presentaron una forma de la distribución de la circularidad sesgada a la izquierda (Tabla 1;

Figura 1b.

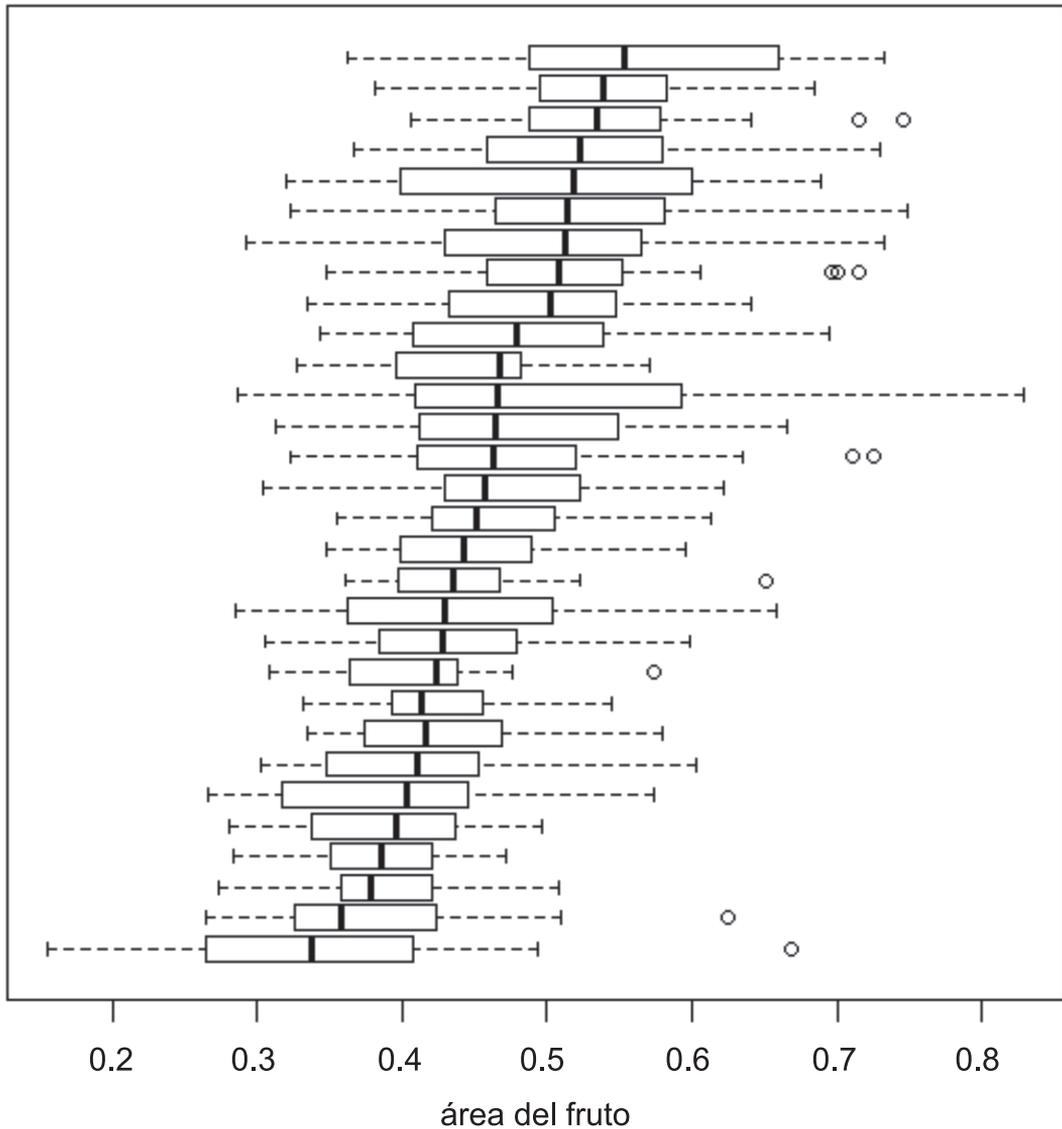
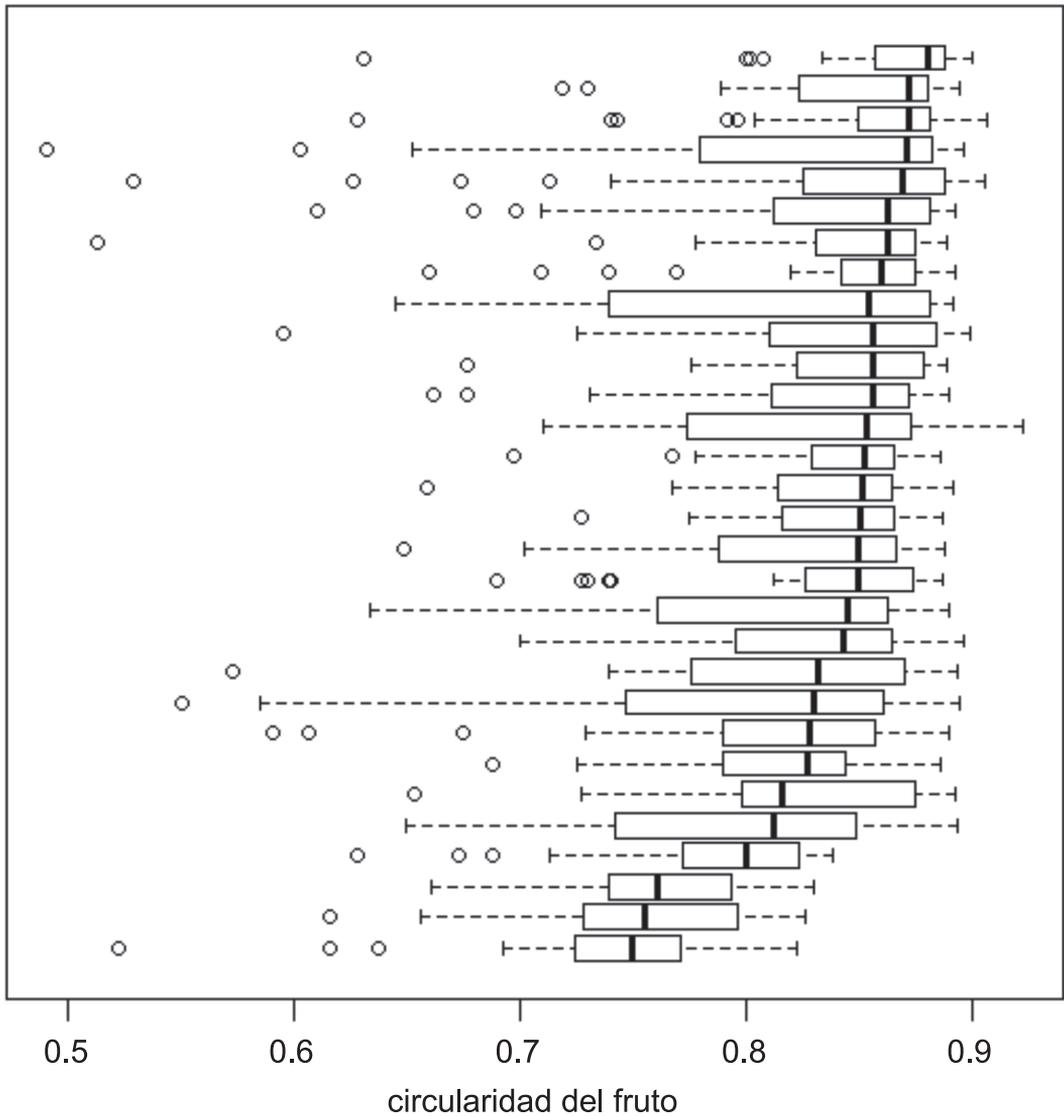


Figura 1C); i.e., con una cola de datos a la izquierda respecto de una distribución Normal, lo cual indica que la mayoría de las plantas tiende a presentar la mayoría de sus frutos esféricos. En cuanto a la kurtosis, la cual estima la concentración de datos alrededor de la media respecto de una distribución Normal, los resultados indicaron que la distribución de la circularidad del fruto es «leptokúrtica» (i.e., valores concentrados a la derecha) en la mayoría de las plantas (Tabla 1), mientras que en el diámetro y el

área es común un patrón «mesokúrtico» (Tabla 1). Este patrón es matemáticamente esperable dado que la circularidad tiene un valor tope de uno. Estos patrones se reflejan en la Figura 1, en donde un mayor número de datos extremos en la circularidad del fruto (Figura 1C) evidencia variación en la forma de la distribución para cada planta individual respecto de la forma de la distribución del diámetro (Figura 1A) y el área del fruto (Figura 1B).

Figura 1c.



Relaciones entre descriptores de la distribución del tamaño y forma del fruto a nivel individual.— El patrón de relaciones entre descriptores de la distribución del tamaño y la forma del fruto fue similar para los tres caracteres (diámetro, área y circularidad). Se encontraron correlaciones significativas de alta magnitud entre la media y la mediana; entre el desvío estándar, la varianza y el coeficiente de variación; y entre la oblicuidad y la kurtosis (Tabla 2). Con excepción de una relación negativa significativa entre la oblicuidad y la kurtosis de la circularidad

($r = -0,95$), todas las correlaciones significativas fueron positivas (Tabla 2). El resto de las correlaciones no fueron significativas. En términos generales, estos resultados indican que los descriptores de la distribución del tamaño y la forma del fruto se relacionan linealmente de acuerdo al tipo de descriptor, siendo similares entre sí los descriptores de tendencia central (media y mediana), los descriptores de dispersión (desvío estándar, varianza y coeficiente de variación) y los descriptores de la forma de la distribución (oblicuidad y kurtosis).

Tabla 1. Estadísticos básicos para describir la variación entre plantas en términos de la variación a nivel intra-individual en el tamaño y la forma del fruto en una población de *P. carthagenensis*. Los valores mínimo, máximo, media y mediana para un descriptor dado, son los estadísticos correspondientes a la población de plantas. 0,038 es el menor desvío estándar a nivel intra-planta para el rasgo diámetro del fruto; y 0,083 el mayor; siendo 0,038 y 0,083 valores correspondientes a plantas individuales que no son el mismo individuo; y 0,054 la media del desvío estándar del diámetro del fruto a nivel intra-planta. Note que mientras en esta Tabla se describen los valores de la población, en la Figura 1 se representa la distribución de los valores por planta.

descriptores		diámetro	área	circularidad
desvío estándar	mínimo	0,038	0,046	0,038
	máximo	0,083	0,138	0,102
	media	0,054	0,079	0,061
	mediana	0,051	0,079	0,058
varianza	mínimo	0,001	0,002	0,001
	máximo	0,007	0,019	0,010
	media	0,003	0,007	0,004
	mediana	0,003	0,006	0,003
coeficiente de variación	mínimo	0,052	0,109	0,046
	máximo	0,118	0,325	0,130
	media	0,076	0,174	0,075
	mediana	0,074	0,164	0,069
oblicuidad	mínimo	-0,613	-0,256	-3,424
	máximo	1,192	1,464	-0,273
	media	0,065	0,359	-1,436
	mediana	0,082	0,387	-1,475
kurtosis	mínimo	-1,134	-1,313	-0,948
	máximo	3,892	3,627	12,806
	media	-0,328	-0,175	2,108
	mediana	-0,477	-0,364	1,392

Tabla 2. Correlaciones de Pearson entre descriptores de la distribución del diámetro (d), el área (a) y la circularidad del fruto (c) a nivel intra-planta en una población de *P. carthagenensis*. Con asterisco se indican las correlaciones significativas [* $p < 0,01$; *** $p < 0,0001$; N = 30 plantas]; cv: coeficiente de variación.

descriptores		media	mediana	desvío estándar	varianza	cv	oblicuidad
mediana	d	0,98***					
	a	0,98***					
	c	0,93***					
desvío estándar	d	0,22	0,22				
	a	0,40	0,35				
	c	-0,09	0,22				
varianza	d	0,22	0,23	0,99***			
	a	0,37	0,31	0,99***			
	c	-0,10	0,22	0,99***			
cv	d	-0,13	-0,12	0,94***	0,93***		
	a	-0,10	-0,13	0,86***	0,85***		
	c	-0,21	0,10	0,99***	0,99***		
oblicuidad	d	-0,01	-0,08	-0,05	-0,05	-0,04	
	a	-0,24	-0,33	0,00	0,00	0,14	
	c	-0,47	-0,47	-0,06	-0,04	0,00	
kurtosis	d	0,01	0,00	-0,07	-0,08	-0,07	0,63*
	a	-0,19	-0,22	-0,27	-0,24	-0,15	0,79***
	c	0,36	0,31	-0,04	-0,06	-0,08	-0,95***

Relaciones entre la variación intra-planta en tamaño y forma del fruto, el tamaño de la planta y el despliegue de frutos por planta.— No se detectaron correlaciones significativas entre los descriptores de la distribución (tendencia central, variación y forma de la distribución) del tamaño y la forma del fruto, y los atributos de las plantas con medida única (Tabla 3). Respecto de los atributos de las plantas, la única correlación significativa se detectó entre el número de infrutescencias y el tamaño de la cosecha ($r = 0,91$; $p < 0,0001$), lo cual es esperable dado que el

tamaño de la cosecha se estimó en base al producto del número de infrutescencias por el promedio del número de frutos por infrutescencia (ver Métodos). El resto de las correlaciones entre el diámetro basal, el número de infrutescencias, el promedio del número de frutos por infrutescencia y el tamaño de la cosecha, no fueron significativas (valores de $r = 0,04$ a $0,49$; $p > 0,25$ en todos los casos).

Variación entre plantas, variación intra-individual y repetibilidad.— Se encontraron dife-

Tabla 3. Correlaciones de Pearson entre características de las plantas y descriptores de la distribución del diámetro (d), el área (a) y la circularidad del fruto (c) en una población de *P. carthagenensis*. Todas las correlaciones fueron no significativas ($p > 0,1$ en todos los casos; $N = 30$ plantas); cv: coeficiente de variación.

descriptores		diámetro basal	número de infrutescencias	frutos por infrutescencia (media)	tamaño de la cosecha
media	d	0,06	0,13	-0,13	0,02
	a	-0,05	0,11	0,01	0,08
	c	-0,01	-0,17	-0,39	-0,30
mediana	d	-0,01	0,10	-0,13	-0,01
	a	-0,01	0,09	0,03	0,08
	c	0,03	-0,14	-0,30	-0,25
desvío estándar	d	-0,01	0,01	-0,13	-0,06
	a	-0,09	0,08	0,19	0,14
	c	-0,07	0,09	0,26	0,10
varianza	d	-0,02	0,01	-0,14	-0,06
	a	-0,14	0,06	0,13	0,10
	c	-0,08	0,08	0,23	0,08
Cv	d	-0,04	-0,04	-0,06	-0,06
	a	-0,08	0,02	0,25	0,12
	c	-0,07	0,11	0,30	0,13
oblicuidad	d	0,28	-0,06	-0,08	-0,04
	a	-0,07	-0,01	0,19	0,05
	c	0,03	0,26	0,13	0,24
kurtosis	d	-0,01	-0,18	-0,10	-0,16
	a	-0,14	-0,17	0,01	-0,13
	c	-0,10	-0,22	-0,19	-0,23

rencias significativas entre plantas en el diámetro del fruto ($F = 25,83$), el área ($F = 14,94$) y la circularidad ($F = 9,70$; g.l. = 29 (factor planta) y 867 (residuos); $p < 0,0001$, en los tres casos; cuadrados mínimos generalizados vía «REML»).

Los análisis de componentes de varianza mostraron que la magnitud de la variación explicada por el nivel intra-individual fue alta, 84,5 % para la circularidad (componente de varianza entre plantas = 0,00074, dentro de plantas = 0,00404); 70,1 % para el área (componente de varianza entre plantas = 0,00287, dentro de plantas = 0,00672); y 56,2 % para el diámetro del fruto (componente de varianza entre plantas = 0,00237, dentro de plantas = 0,00304). Las estimaciones de repetibilidad obtenidas fueron: diámetro del fruto = 0,44; área = 0,30; y circularidad = 0,16.

DISCUSIÓN

La magnitud de la variación en el tamaño y la forma del fruto en la población estudiada de *P. carthagenensis* fue mayor a nivel intra-planta que entre plantas, de acuerdo a los análisis de componentes de varianza. Para nuestro conocimiento, este es el primer trabajo que estudia los niveles de variación y los patrones de distribución de rasgos del fruto en *P. carthagenensis* a nivel intra-individual. Una revisión de Herrera (2009) presentó que el porcentaje de variación debida a la variación dentro de las plantas, en el diámetro transversal de frutos carnosos para 25 especies, varió entre 12,0 (*Olea europaea*) y 86,9 (*Viburnum lantana*; Tabla 3.3, página 57 en Herrera, 2009), y nuestros resultados mostraron que la variación en el diámetro del fruto en *P. carthagenensis* cae dentro de ese rango (56,2 %). Igualmente, el área del fruto y la circularidad presentaron altos niveles de variación derivada del nivel intra-individual (70,1 y 84,5 %, respectivamente).

En términos de coeficiente de variación, Herrera (2009) presentó para las mismas 25 especies, que la variación intra-individual en el diámetro del fruto varió entre 4,1 % (*Prestoea montana*) y 13,5 % (*Palicourea cro-*

cea). En nuestro estudio, *P. carthagenensis* presentó una media del coeficiente de variación intra-individual en el diámetro del fruto de 7,6 %, similar a la circularidad (7,5 %) y menos de la mitad del coeficiente de variación en el área del fruto (17,4 %; Tabla 2). No se dispone de datos comparativos para el área y la circularidad del fruto. Altos niveles de variación intra-individual pueden restringir la respuesta a la selección ejercida por frugívoros dispersores o insectos antagonistas durante la etapa pre-dispersión (Jordano, 1987; Restrepo, 2002); o representar en sí mismo un carácter complejo sujeto a selección natural (Herrera, 2009; Sobral *et al.*, 2010). Estas hipótesis esperan ser corroboradas en *P. carthagenensis*, incluyendo además otros caracteres de importancia biológica, tales como el peso del fruto, el peso de las semillas, la relación pulpa/semillas, la composición química, y el color (Benavidez, 2011).

La magnitud de la variación intra-individual en el diámetro y el área del fruto fue respectivamente 1,3 y 2,3 veces superior a la variación entre plantas, mientras que la magnitud de la variación intra-individual en la circularidad fue 5,4 veces superior a la variación entre plantas. Consistentemente con este patrón, la estimación de repetibilidad del diámetro del fruto fue 1,5 y 2,8 veces la repetibilidad del área y de la circularidad, respectivamente; mientras que la repetibilidad del área fue casi el doble que la repetibilidad de la circularidad. Altos valores de repetibilidad de un carácter pueden interpretarse como variación debida a herencia, y bajos valores de repetibilidad como resultado de variación ambiental (Lynch & Walsh, 1998; Herrera, 2009). Nuestros resultados indican que, en términos relativos, la variación en el tamaño del fruto en *P. carthagenensis* puede derivarse en parte de variación genética; mientras que la variación en circularidad, aquí considerada un estimador de la forma, estaría mayormente condicionada por variación ambiental. Por citar un ejemplo, Wheelwright (1993) encontró en *Ocotea tenera* que los frutos grandes fueron preferidos por las aves dispersoras, y que la hereda-

bilidad en el tamaño del fruto fue alta, sugiriendo una alta respuesta a la selección. La interpretación de nuestros resultados asume un muestreo representativo de la variación dentro y entre plantas; y quedaría por escudriñar cuánto de la variación en características del fruto, está asociada a variación espacio-temporal. Teniendo en mente este supuesto, los resultados sugieren que el tamaño del fruto en *P. carthagenensis* podría responder en mayor grado que la forma, a selección ejercida por animales mutualistas o antagonistas, lo cual no ha sido aún investigado.

Los descriptores de la distribución de los rasgos del fruto en la población de *P. carthagenensis* estudiada mostraron relaciones vinculadas al tipo de descriptor y momento de la distribución. Esto puede ser el resultado de relaciones numéricas (Taylor, 1961), y quedaría por ver el significado biológico de estos patrones. Una posibilidad podría ser que la media (o mediana) de un rasgo del fruto a nivel planta represente una señal primaria para los frugívoros; mientras que la varianza represente un nivel subyacente de selección (Sallabanks, 1993). Selección estabilizadora sobre la varianza en rasgos del fruto a nivel intra-planta podría esperarse en sistemas planta-dispersor en los que las semillas sean dispersadas por un ensamble diverso de especies de frugívoros (Sobral *et al.*, 2010). Se esperaría que este contexto proporcione mayor éxito de dispersión y establecimiento que sistemas donde las semillas fuesen dispersadas por una sola especie de frugívoro. Este fenómeno podría ocurrir independientemente de la selección sobre la media del tamaño del fruto en los casos en que el ensamble de frugívoros involucre especies con distintos requerimientos respecto de características del fruto. En la zona del área de estudio, los frutos de *P. carthagenensis* son consumidos por un ensamble funcionalmente diverso de especies de aves potencialmente dispersoras de semillas (*Elaenia albiceps*, *E. obscura*, *Catharus ustulatus*, *Turdus nigricaps*, *T. rufiventris*, *Chlorospingus ophthalmicus*, *Thraupis sayaca*, *Arremon flavirostris*, *Atlapetes citrinellus*, *Zonotrichia*

capensis y *Poospiza erythrophrys*, entre otras (Benavidez, 2011; Román Ruggera y Rodrigo Aráoz, *com. pers.*). Estas especies difieren en tamaño (Reinert *et al.*, 1996; Alderete & Capllonch, 2010; Blendinger & Giannini, 2010), abundancia (Montellano *et al.*, 2010) y estatus migratorio (Capllonch & Lobo, 2005; Capllonch *et al.*, 2008; Blendinger & Giannini, 2010; Román Ruggera, Rodrigo Aráoz y Patricia Capllonch, *com. pers.*), por lo que parte de la variación intra-individual observada en las características de los frutos de *P. carthagenensis* podría ser el resultado de la presión de selección ejercida por un conjunto funcionalmente diverso de especies. Sería interesante además examinar estas hipótesis para los casos de la oblicuidad y la kurtosis; y si están involucrados además fenómenos de selección dependiente de la densidad y selección dependiente de la frecuencia, horizontes de investigación que están muy poco explorados.

Respecto de las relaciones entre los rasgos del fruto a nivel intra-individual y los rasgos con medida única a nivel individual, la ausencia de relaciones significativas en *P. carthagenensis* podría revelar que la selección ejercida por frugívoros opera diferencialmente en los distintos niveles de variación. Una predicción sería que los frugívoros dispersores ejercen una mayor intensidad de selección sobre el tamaño de la cosecha que sobre descriptores de la distribución intra-individual de rasgos del fruto. La evidencia indica que en general los frugívoros ejercen selección estabilizadora sobre el tamaño de la cosecha con mayor intensidad que sobre el tamaño del fruto (Jordano, 1995; Parciak, 2002; Moegenburg & Levey, 2003; Hampe, 2008; Sobral *et al.* 2010). En un estudio llevado a cabo en el Parque Biológico Sierra de San Javier, Blendinger & Villegas (2011) mostraron que el tamaño de la cosecha en *Eugenia uniflora* fue uno de los principales determinantes de la remoción de frutos por frugívoros legítimos. Futuros estudios podrían determinar si ocurre lo mismo en *P. carthagenensis*. Otra explicación para el patrón de las correlaciones entre rasgos que encontramos en *P. carthagenensis*, podría

basarse en la magnitud del efecto ambiental sobre la variación en los rasgos del fruto (tamaño, forma), versus los rasgos de medida única por planta (tamaño de la cosecha, número de infrutescencias, media de frutos por infrutescencia). En *P. charthagenensis* el número de frutos producidos depende del despliegue floral y de la acción de los polinizadores (Benavidez, 2011); mientras que una vez formados los frutos, la intensidad del desarrollo y aborción de frutos, y la pérdida por antagonistas son procesos ecológicos posteriores. La ausencia de relaciones entre el tamaño y la forma del fruto, y los atributos de las plantas, sugiere que estos procesos ecológicos no se reflejan en una correlación a nivel poblacional. Conocer si la polinización y los fenómenos pre-dispersión son independientes o no en la determinación de las relaciones entre atributos requiere futuros estudios.

La variación intra-individual en caracteres desplegados por las plantas puede representar tanto límites de respuesta a la selección natural, como oportunidades de evolución de caracteres complejos. Dado que raramente un individuo de una especie animal que interactúa con un individuo de una especie de planta puede cosechar todas las unidades repetidas ofrecidas por una planta individual, se espera que elija sólo una porción del total de unidades ofrecido por la planta (Sallabanks, 1993; Wheelwright, 1993; para sistemas planta-dispersor). Este gradiente entre la oferta y la exportación de unidades de recursos representa en términos evolutivos una ventana de oportunidad para las plantas. Como consecuencia de que las recompensas ofrecidas por las plantas se presentan generalmente escondidas, los animales suelen elegir algunas unidades a partir del conjunto de estructuras desplegadas por las plantas, lo cual representa una oportunidad para que evolucionen estrategias de engaño en las plantas (Benitez-Vieyra *et al.*, 2010). Una de las estrategias de engaño se derivaría de la variación intra-individual en la cantidad y la calidad de las unidades de recompensa ofrecidas por las plantas. Dado que en general los animales son sensibles a

la variación en la oferta de recursos (Kacelnik & Bateson, 1996) se esperaría que los animales operen como agentes de selección sobre la variación intra-planta en la calidad de las recompensas.

En uno de los pocos estudios que considera el valor adaptativo de la variación a nivel intra-individual en rasgos del fruto, Sobral *et al.* (2010), encontraron selección direccional en contra de la media y el coeficiente de variación en el diámetro del fruto en *Crataegus monogyna*; mientras que los caracteres a nivel planta, como el tamaño de la cosecha, presentaron selección direccional positiva. Sobral *et al.* (2010), argumentaron que los patrones de selección encontrados serían explicados por la diferencia en la selección que los frugívoros ejercen sobre los rasgos maternos (como el tamaño del fruto), respecto de los rasgos de la descendencia (como el tamaño de la semilla), y en el cual detectaron selección a favor de semillas más grandes. Esto sugiere que, además del posible papel funcional de la variación intra-individual en un rasgo en particular, se ganaría entendimiento al involucrar tanto caracteres individuales del fruto, como la correlación entre ellos (Alcántara & Rey, 2003; Sobral *et al.*, 2010), o caracteres que representen la acción combinada de un conjunto de atributos (Ordano *et al.* 2008). La diversidad de sistemas planta-dispersor que han sido descritos en nuestra región (e.g., Varela & Bucher, 2002; Blendinger & Giannini, 2010; Amico *et al.*, 2011) ofrece una interesante arena de exploración de estas ideas.

AGRADECIMIENTOS

A las autoridades y personal del Parque Biológico Sierra de San Javier por el apoyo brindado para realizar esta investigación. A Rita Albarracín, Ramón Albarracín y Daniela Brito, por la ayuda en el campo. A Román Ruggera, Rodrigo Aráoz y Patricia Capllonch, por los datos de historia natural y función de las especies de aves. A Santiago Benitez-Vieyra y los revisores anónimos que indicaron cómo mejorar la presentación de este trabajo. Este estudio fue financiado par-

cialmente por la Fundación Miguel Lillo, el Ministerio de Educación y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) de la República Argentina.

BIBLIOGRAFÍA

- Alcántara, J. M. & P. J. Rey. 2003. Conflicting selection pressures on seed size: evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree, *Olea europaea*. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1168-1176.
- Alderete, C. & P. Capllonch. 2010. Pesos de aves Suboscines de Argentina. *Nótulas Faunísticas (Segunda Serie)* 58: 1-5.
- Amico, G. C., M. A. Rodríguez-Cabal & M. A. Aizen. 2011. Geographic variation in fruit colour is associated with contrasting seed disperser assemblages in a south-Andean mistletoe. *Ecography* 34: 318-326.
- Aragón, R. & J. M. Morales. 2003. Species composition and invasion in NW Argentinian secondary forests: Effects of land use history, environment and landscape. *Journal of Vegetation Science* 14: 195-204.
- Arias, M. E. & M. F. Parrado. 1996. Estudio morfoanatómico de hoja y fruto de *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Parodiana* 9: 19-24.
- Benavidez, A. 2011. El despliegue de frutos de *Psychotria carthagenensis* (Rubiaceae) y su papel en la interacción con vertebrados dispersores, en la sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán.
- Benitez-Vieyra, S.; M. Ordano; J. Fornoni; K. Boege & C. Domínguez. 2010. Selection on signal-reward correlation: limits and opportunities to the evolution of deceit in *Turnera ulmifolia* L. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 2760-2767.
- Blendinger, P. G. & N. P. Giannini. 2010. Interacciones planta-animal en la sierra de San Javier. En: H. R. Grau (editor), *Ecología de una interfase natural - urbana. La sierra de San Javier y el Gran San Miguel de Tucumán*. Editorial Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, pp. 93-117.
- Blendinger, P. G. & M. Villegas. 2011. Crop size is more important than neighborhood fruit availability for fruit removal of *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) by bird seed dispersers. *Plant Ecology* 212: 889-899.
- Bowler, P. J. 2005. Variation from Darwin to the modern synthesis. En: B. Hallgrímsson & B. K. Hall (editores), *Variation*. Elsevier Academic Press, Amsterdam, pp. 9-27.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia de Agricultura, Jardinería y Fruticultura*. ACME, Buenos Aires, 85 pp.
- Capllonch, P. & R. Lobo. 2005. Contribución al conocimiento de la migración de tres especies de *Elaenia* de Argentina. *Ornitología Neotropical* 16: 145-161.
- Capllonch, P.; K. Soria & D. Ortiz. 2008. Comportamiento migratorio del Zorzal Plumizo (*Turdus nigriceps nigriceps*) en Argentina. *Ornitología Neotropical* 19: 161-174.
- Consolaro, H. N. 2011. Breakdown of distyly and pinmonorphism in *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Plant Species Biology* 26: 24-32.
- Crawley, M. J. 2007. *The R book*. John Wiley & Sons Ltd, West Sussex, England.
- Easdale, T. A.; J. R. Healey; H. R. Grau & A. Malizia. 2007. Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. *Journal of Ecology* 95: 1234-1249.
- Falconer, D. S. & T. F. C. Mackay. 1996. *Introduction to quantitative genetics*. Fourth edition. Addison Wesley Longman, Harlow, Essex, UK.
- Faria, R. R.; L. Navarro; V. Ferrero & A. C. Araujo. 2012. Flexible mating system in distylous populations of *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae) in Brazilian Cerrado. *Plant Systematics and Evolution* 298: 619-627.
- Giannini, N. P. 1999. La interacción de aves-murciélagos-plantas en el sistema de frugivoría y dispersión de las semillas en San Javier, Tucumán, Argentina. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán.
- Grau, H. R. & A. D. Brown. 1998. Structure, diversity and inferred dynamics of a subtropical montane forest of northwestern Argentina. En: F. Dallmeier & J. Camiskey (editores), *Forest biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: research and monitoring*. Man and Biosphere Series Vol. 22, UNESCO and The Parthenon Publishing Group, Lancashire, pp. 765-778.
- Hallgrímsson, B. & B. Hall. 2005. Variation and variability: central concepts in biology. En: B. Hallgrímsson & B. K. Hall (editores), *Variation*. Elsevier Academic Press, Amsterdam, pp. 1-7.
- Hamilton, C. W. 1985. Architecture in Neotropical *Psychotria* L. (Rubiaceae): dynamics of branching and its taxonomic significance. *American Journal of Botany* 72: 1081-1088.
- Hamilton, C. W. 1989. A revision of mesoamerican *Psychotria* Subgenus *Psychotria* (Rubiaceae), Part I: introduction and species 1-16. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 67-111.
- Hampe, A. 2008. Fruit tracking, frugivore satiation, and their consequences for seed dispersal. *Oecologia* 156: 1432-1939.
- Herrera, C. M. 2009. Multiplicity in unity: plant subindividual variation and interaction with animals. *The University of Chicago Press*, Chicago, 437 pp.

- Howe, H. F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hunzinger, H. 1995. La precipitación horizontal: su importancia para el bosque y a nivel de cuencas en la Sierra San Javier, Tucumán, Argentina. En: A. D. Brown & H. R. Grau (editores), *Investigación, conservación y desarrollo en selvas subtropicales de montaña*. Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, pp. 53-58.
- Jordano, P. 1987. Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology* 68: 1711-1723.
- Jordano, P. 1995. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's Cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology* 76: 2627-2639.
- Kacelnik, A. & M. Bateson. 1996. Risky theories – the effects of variance on foraging decisions. *American Zoologist* 36: 402-434.
- Lynch, M. & B. Walsh. 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer, Sunderland, 980 pp.
- Moegenburg, S. M. & D. J. Levey. 2003. Do frugivores respond to fruit harvest? An experimental study of short term responses. *Ecology* 84: 2600-2612.
- Montellano, M. G.; C. Guerra & J. P. Jayat. 2010. Vertebrados terrestres de la sierra de San Javier (Tucumán, Argentina) y su área de influencia. En: H. R. Grau (editor), *Ecología de una interfase natural – urbana*. La sierra de San Javier y el Gran San Miguel de Tucumán. Editorial Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, pp. 51-76.
- Obeso, J. R. & C. M. Herrera. 1994. Inter- and intraspecific variation in fruit traits on co-occurring vertebrate-dispersed plants. *International Journal of Plant Sciences* 155: 382-387.
- Ordano, M.; J. Fornoni; K. Boege & C. Domínguez. 2008. The adaptive value of phenotypic floral integration. *New Phytologist* 179: 1183-1192.
- Pacheco, S. & H. R. Grau. 1997. Fenología de un arbusto del sotobosque y ornitocoria en relación a claros en una selva subtropical de montaña del noroeste de Argentina. *Ecología Austral* 7: 35-41.
- Parciak, W. 2002. Environmental variation in seed number, size, and dispersal of a fleshy-fruited plant. *Ecology* 83: 780-793.
- Pigliucci, M. & J. Kaplan. 2006. *Making sense of evolution : the conceptual foundations of evolutionary biology*. The University of Chicago Press, Chicago, 300 pp.
- R Development Core Team. 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rasband, W. 1997. ImageJ. National Institutes of Health, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>
- Reinert, B. L.; J. C. Pinto; M. R. Bornschein; M. Pichorim & M. A. Marini. 1996. Body masses and measurements of birds from southern Atlantic Forest, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 13: 815-820.
- Restrepo, C. 2002. Frugivoría. En: M. R. Guariguata & G. H. Catan (compiladores), *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional, Cartago, pp. 531-557.
- Rougès, M. & J. G. Blake. 2001. Tasas de captura y dietas de aves del sotobosque en el Parque Biológico Sierra de San Javier, Tucumán. *El Hornero* 16: 7-15.
- Sallabanks, R. 1993. Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. *Ecology* 74: 1326-1336.
- Sobral, M; A. R. Larrinaga & J. Guitián. 2010. Do seed-dispersing birds exert selection on optimal plant trait combinations? Correlated phenotypic selection on the fruit and seed size of hawthorn (*Crataegus monogyna*). *Evolutionary Ecology* 24: 1277-1290.
- Taylor, L. R. 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature* 189: 732-735.
- van Valen, L. 2005. The statistics of variation. En: B. Hallgrímsson & B. K. Hall (editores), *Variation*. Elsevier Academic Press, Amsterdam, pp. 29-47.
- Varela, R. O. & E. H. Bucher. 2002. Seed dispersal by *Chelonoidis chilensis* in the Chaco dry woodland of Argentina. *Journal of Herpetology* 36: 137-140.
- Vides Almonacid, R.; P. Blendinger; M. Rougès & M. E. Álvarez. 1993. El Moradillo (*Psychotria charthagenensis* Rubiaceae) como recurso para frugívoros en la estación seca de las selvas de montaña en Tucumán. Resumen de las Primeras Jornadas de Comunicaciones Internas de la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Pp. 76-77.
- Wheelwright, N. T. 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. *Vegetatio* 107/108: 163-174.
- Williams, G. C. 1992. *Natural selection: domains, levels, and challenges*. Oxford University Press, New York, 208 pp.
- Willson, M. & A. Traveset. 2000. The ecology of seed dispersal. En: M. Fenner (editor), *The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford, pp. 85-110.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical analysis*. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River, 944 pp.
- Zuur, A. F.; E. N. Ieno; N. J. Walker; A. A. Saveliev & G. M. Smith. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science + Business Media LLC, New York, 574 pp.