Philip Arthur Silverstone-Sopkin



LOS MUERTOS VIVIENTES

La historia natural de cuatro lirios amazónicos del suroccidente de Colombia (*Eucharis* y *Plagiolirion*, Amaryllidaceae)

Universidad del Valle

Programa Editorial

La vegetación original del valle geográfico del río Cauca ha sido casi totalmente destruida; quedan solamente unas pocas manchas pequeñas de bosque. Algunas especies de plantas muy escasas todavía sobreviven en estas manchas, pero están condenadas a la extinción por la pérdida de sus dispersores, la endogamia, los efectos de borde, y eventos que ocurren al azar, como la caída de hojarasca o árboles sobre las plantas del sotobosque. Por eso estas especies se han llamado "los muertos vivientes".

Una de las familias más escasas en el valle geográfico es *Amaryllidaceae*. En el departamento del Valle existen o existían ocho géneros silvestres de esta familia, con por lo menos diez especies. Todas están en grave peligro de extinción. Este libro presenta un estudio de cuatro de estas especies: *Eucharis bonplandii, E. caucana, E. sanderi*, y *Plagiolirion horsmannii*. Con base en diecinueve años de investigación, se presenta información sobre la fenología, ecología de polinización, supervivencia, dispersión, y posible pérdida de dispersores de algunas de estas especies. Se presentan fotos de estas especies y claves a los géneros silvestres y cultivados de *Amaryllidaceae* del departamento del Valle y a las especies e híbridos del género *Eucharis* que se encuentran en este departamento.

El autor considera que la pérdida de dispersores se pondrá común en manchas pequeñas de bosques tropicales en el futuro, y que la única manera de salvar estas especies escasas de plantas de la extinción es cultivarlas ex situ.

Universidad del Valle

Programa Editorial

LOS MUERTOS VIVIENTES

La historia natural de cuatro lirios amazónicos del suroccidente de Colombia (*Eucharis y Plagiolirion,* Amaryllidaceae)

THE LIVING DEAD

The natural history of four amazon lilies of southwestern Colombia (*Eucharis* and *Plagiolirion,* Amaryllidaceae)

Colección Ciencias Naturales y Exactas
Biología

PHILIP ARTHUR SILVERSTONE-SOPKIN

Profesor titular y director del herbario CUVC "Luis Sigifredo Espinal-Tascón" Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias Naturales y Exactas de la Universidad del Valle. El profesor Silvertone aunque nació en Chicago, Illinois, EE. UU., en 1939, vivió la mayor parte de su niñez y juventud en Miami Florida; obtuvo dos títulos en programas de pregrado de la Universidad de Miami. Realizó estudios de postgrado en la Universidad del California del Sur en Los Angeles, California, bajo la dirección del Dr. Jay M. Savage; recibió su título de Ph.D. en 1971. La familia de su madre, de origen ucraniano, se distinguió en la música clásica en los EE. UU.; su tío, Henry Sopkin, fundó la orquesta sinfónica de Atlanta, Georgia. El profesor Silvertone realizó varias expediciones a la Guayana Francesa, Brasil, y el Chocó para estudiar anfibios. Publicó revisiones de dos géneros de ranas de la familia *Dendrobatidae*, y describió 11 especies nuevas de ranas. Realizó la primera expedición herpetológica al Alto del Buey en el Chocó, donde descubrió una nueva especie de rana sentada en el marcador de la cumbre; él la bautizó *Dendrobates altobueyensis*. Fue nombrado profesor del Departamento de Biología de la Universidad del Valle en 1979. En 1980, volvió a los EE. UU., y luego, en 1981, volvió a Colombia, como instructor del Colegio Bolívar. En 1982 fue contratado como profesor del Departamento de Biología de la Universidad del Valle, y fue nombrado por segunda vez en 1984.

LOS MUERTOS VIVIENTES

La historia natural de cuatro lirios amazónicos del suroccidente de Colombia (*Eucharis y Plagiolirion,* Amaryllidaceae)

THE LIVING DEAD

The natural history of four amazon lilies of southwestern Colombia (*Eucharis* and *Plagiolirion,* Amaryllidaceae)

Philip Arthur Silverstone-Sopkin

Colección Ciencias Naturales y Exactas
Biología

Silverstone Sopkin, Philip A.
Los muertos vivientes : la historia natural de cuatro lirios amazónicos del suroccidente de Colombia / Philip A. Silverstone Sopkin. -- Santiago de Cali : Programa Editorial Universidad del Valle, 2011.
p. ; 24 cm. -- (Ciencias Naturales y Exactas)
1. Botánica 2. Lirios - Taxonomía - Amazonas (Colombia) 3. Especies vegetales - Amazonas (Colombia) 4. Taxonomía vegetal I. Tít. II. Serie.
581 cd 22 ed.
A1320499

CEP-Banco de la República-Biblioteca Luis Ángel Arango

Universidad del Valle
Programa Editorial

Título: *Los muertos vivientes: La historia natural de cuatro lirios amazónicos del suroccidente de Colombia (Eucharis y Plagiolirion, Amaryllidaceae)*
The living dead: The natural history of four amazon lilies of southwestern Colombia (Eucharis and Plagiolirion, Amaryllidaceae)
Autor: Philip A. Silverstone-Sopkin
ISBN: 978-958-670-951-4
ISBN PDF: 978-958-765-624-4
DOI: 10.25100/peu.97
Colección: Ciencias Naturales y Exactas - Biología
Primera Edición Impresa diciembre 2012
Edición Digital junio 2017

Rector de la Universidad del Valle: Édgar Varela Barrios
Vicerrector de Investigaciones: Javier Medina Vásquez
Director del Programa Editorial: Francisco Ramírez Potes

© Universidad del Valle
© Philip A. Silverstone-Sopkin

Diseño de carátula, diagramación y corrección de estilo: G&G Editores

Este libro, o parte de él, no puede ser reproducido por ningún medio sin autorización escrita de la Universidad del Valle.

El contenido de esta obra corresponde al derecho de expresión del autor y no compromete el pensamiento institucional de la Universidad del Valle, ni genera responsabilidad frente a terceros. El autor es el responsable del respeto a los derechos de autor y del material contenido en la publicación (fotografías, ilustraciones, tablas, etc.), razón por la cual la Universidad no puede asumir ninguna responsabilidad en caso de omisiones o errores.

Cali, Colombia, junio de 2017

Dedico esta obra al Dr. Peter H. Raven,
Presidente Emérito del Jardín Botánico de Missouri,
en reconocimiento a sus esfuerzos
para salvar a los Muertos Vivientes.

I dedicate this work to Dr. Peter H. Raven,
President Emeritus of the Missouri Botanical Garden,
in recognition of his efforts
to save the Living Dead.

PÁGINA EN BLANCO
EN LA EDICIÓN IMPRESA

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a Esteban Uribe Uribe, dueño del bosque principal de la hacienda El Medio, y a Alfonso Herrera, Jairo Jaramillo y Carlos Ávila, administradores de la hacienda, por otorgar el permiso para realizar este estudio. Los datos de lluvia fueron proveídos por Carlos Ávila, de la hacienda El Medio, y por Álvaro José Parra, del Ingenio Ríopaila. Los gráficos fueron dibujados por Jairo Larrahondo Aguilar.

Agradezco a Alan Meerow (U.S.D.A.) por su ayuda y consejo, y a Ben-Erik van Wyk (Rand Afrikaans University, South Africa) por el análisis del contenido de azúcares del néctar. Los insectos fueron identificados por J. M. F. de Camargo (Universidade de São Paulo, *Plebeia*), T. Griswold (U.S.D.A., Halictidae), L. Lesage (Biosystematic Research Centre, Canada, *Cyrsulus*), F. C. Thompson (U.S.D.A., Syrphidae), y R. White (U.S.D.A., *Diabrotica*).

También doy las gracias a M. Alberico, H. M. Cabrera, G. Caicedo, N. Carrejo, R. Cuervo, L. Dumouchel, R. T. González Mina, T. Grant, M. Manzano, S. Mori, G. Parra, N. Paz, A. Ramírez, J. E. Ramos Pérez, A. Rodríguez Martínez, M. Rojas de Hernández, R. Sarmiento, D. Snijman, F. Trujillo y O. Varela.

ACKNOWLEDGMENTS

The author thanks Esteban Uribe-Uribe, owner of the principal forest of the Hacienda El Medio, and Alfonso Herrera, Jairo Jaramillo, and Carlos Ávila, administrators of the hacienda, for granting permission to carry out

this study. Rainfall data were provided by Carlos Ávila of the Hacienda El Medio and by Álvaro José Parra of the Ingenio Ríopaila. Graphs were drawn by Jairo Larrahondo-Aguilar.

I am grateful to Alan Meerow (U.S.D.A.) for his aid and advice, and to Ben-Erik van Wyk (Rand Afrikaans University, South Africa) for analyzing nectar sugar content. Insects were identified by J. M. F. de Camargo (Universidade de São Paulo, *Plebeia*), T. Griswold (U.S.D.A., Halictidae), L. Lesage (Biosystematic Research Centre, Canada, *Cyrsulus*), F. C. Thompson (U.S.D.A., Syrphidae), and R. White (U.S.D.A., *Diabrotica*).

I also thank M. Alberico, H. M. Cabrera, G. Caicedo, N. Carrejo, R. Cuervo, L. Dumouchel, R. T. González-Mina, T. Grant, M. Manzano, S. Mori, G. Parra, N. Paz, A. Ramírez, J. E. Ramos-Pérez, A. Rodríguez-Martínez, M. Rojas de Hernández, R. Sarmiento, D. Snijman, F. Trujillo, and O. Varela.

TABLA DE CONTENIDO
TABLE OF CONTENTS

Prologue 13

Prefacio 15

Preface 17

Capítulo 1
Una comparación entre cuatro especies
de Amaryllidaceae 19

Chapter 1
A comparison among four species of Amaryllidaceae 29

Capítulo 2
Fenología y supervivencia de *Eucharis caucana* Meerow
(Amaryllidaceae), un lirio amazónico endémico en el valle
geográfico del río Cauca, Colombia 33

Chapter 2
Phenology and survivorship of *Eucharis caucana* Meerow
(Amaryllidaceae), an Amazon lily endemic to the
Cauca Valley, Colombia 47

Capítulo 3
La biología de polinización de un lirio amazónico
colombiano, *Eucharis caucana* Meerow (Amaryllidaceae) 53

Chapter 3
Pollination biology of a Colombian Amazon lily, *Eucharis caucana* (Amaryllidaceae) 67

Capítulo 4
Estrategias posibles de dispersión, y pérdida de dispersores, de los géneros *Eucharis* y *Plagiolirion* (Amaryllidaceae) en el suroccidente de Colombia 75

Chapter 4
Possible dispersal strategies and disperser loss in the genera *Eucharis* and *Plagiolirion* (Amaryllidaceae) in southwestern Colombia 85

Glosario (Glossary) 91

Literatura citada (Literature cited) 95

PROLOGUE

In the pages of this book, Philip Silverstone-Sopkin brings to us the natural history of lovely plants barely surviving at the edge of extinction in fragments of vegetation scattered across the heavily agricultural Cauca Valley of Colombia, a country with an incredibly rich endowment of biodiversity. The situations he describes call to our attention the plight of the many other species around the world that are likely to be lost permanently during the course of this century. Seven billion of us, each striving to consume more and more, unwilling to give up unsustainable technologies to attain a healthy, peaceful, and harmonious coexistence with the nature that supports us – collectively, we have an impact on the Earth that already greatly exceeds the capacity of our planetary home to sustain, one that is growing with each passing year. There are three people living today for each that was here when I was born in the mid 1930s, and for the most part each of us considers himself a unique exception – deserving individually a large and ever-increasing share of what the world can provide.

We have little idea of how many kinds of bacteria share the world with us, but can estimate that there are at least 12 million kinds of other organisms, of which we have named fewer than two million. There are perhaps 425,000 kinds of land plants, mostly very poorly known and many still awaiting discovery. Since we base our very existence on plants and other organisms and depend on them to help us achieve sustainability (using no more than what the world can produce on an ongoing basis), our mostly unconscious decimation of their numbers and of their genetic diversity spells nothing less than disaster for ourselves and those who come after us, especially considering the 2 to 2.5 billion more people projected to be added to our numbers over the course of the next 40 years, the great majority of them

unavoidably fated to be existing at the very poorest, hungriest, and most needy fringes of society.

The global economic crisis seems at least partly to have awakened people to the fact that we depend on one another, and that no nation, no matter how great its resources and its power, can thrive indefinitely in imagined isolation. To save the biodiversity that is of such fundamental importance to us, we need to work together to create a world of social justice, of mutual support based on respecting one another in our full range of diversity, of sharing, and of sacrifice. The world is not coming to an end, nor are we as a species teetering on the edge of extinction, but we are in the course of deciding how diverse, how beautiful, how rich, and how wonderful a place the world will be in the future, and how extensive the opportunities available for those who follow us will be. The pervasive conversion of tropical ecosystems and of Southern Hemisphere lands by technologies developed under very different conditions have created all too many situations like the one described in this book. Out of respect for our single planetary home and a desire to deliver the world in as sound a condition as possible to our children and to theirs, we must do better, work harder, and go beyond the limits of what we may consider possible individually and collectively. In that effort of such transcendent importance, a consideration of this volume and what it represents will inspire us greatly.

Peter H. Raven
President Emeritus, Missouri Botanical Garden,
St. Louis, Missouri, U.S.A.

PREFACIO

Este libro presenta los resultados de estudios realizados por el autor entre 1989 y 2008 sobre poblaciones silvestres y plantas cultivadas de cuatro especies de lirios amazónicos de la familia Amaryllidaceae: *Eucharis bonplandii* (Kunth) Traub, *Eucharis caucana* Meerow, *Eucharis sanderi* Baker, y *Plagiolirion horsmannii* Baker, las cuales se encuentran en los departamentos del Valle del Cauca y Risaralda, en el suroccidente de Colombia. Todas estas especies están en grave peligro de extinción; están reducidas a poblaciones pequeñas que han logrado sobrevivir en los pocos remanentes de bosques que todavía permanecen. El Dr. Daniel Janzen y el Dr. Peter Raven han llamado a este tipo de población, que escasamente sobrevive en manchas remanentes de bosque, los "muertos vivientes". Se utiliza este término nefasto porque estas poblaciones no tienen ningún futuro, a causa de la pérdida de animales dispersores, la endogamia, los efectos de borde, y la mortalidad por eventos naturales que puedan ocurrir al azar, como el entierro de plantas de sotobosque por la caída de hojarasca o por árboles grandes que se caen por causas naturales.

La conexión de las manchas pequeñas de bosque no es factible en el valle geográfico del río Cauca, porque la tierra agrícola entre las manchas es demasiado valiosa; por eso los dueños particulares no permitirán su conversión en bosque. La única manera de salvar estas especies de la extinción es cultivarlas *ex situ*. Los estudios incluidos en este libro proveen información que será útil para el cultivo exitoso de estas especies. Tenemos que salvar a los muertos vivientes.

PÁGINA EN BLANCO
EN LA EDICIÓN IMPRESA

PREFACE

This book presents the results of studies carried out by the author between 1989 and 2008 on wild populations and cultivated plants of four species of Amazon lilies of the family Amaryllidaceae: *Eucharis bonplandii* (Kunth) Traub, *Eucharis caucana* Meerow, *Eucharis sanderi* Baker, and *Plagiolirion horsmannii* Baker, which are found in the departments of Valle del Cauca and Risaralda in southwestern Colombia. All of these species are in grave danger of extinction; they are reduced to small populations that have managed to survive in the few remnant forests that still remain. Dr. Daniel Janzen and Dr. Peter Raven have called this type of population, which barely survives in remnant patches of forest, the "living dead." This inauspicious term is used because these populations do not have any future, because of the loss of animal dispersers, endogamy, edge effects, and mortality from natural events that may occur randomly, such as burial of understory plants by litterfall or by large trees that fall from natural causes.

Connecting small forest patches is not feasible in the Cauca Valley, because the intervening cropland is too valuable for private owners to allow its conversion into forest. The only way to save these species from extinction is to cultivate them *ex situ*. The studies included in this book provide information that will be useful for successful cultivation of these species. We must save the living dead.

PÁGINA EN BLANCO
EN LA EDICIÓN IMPRESA

Capítulo 1

UNA COMPARACIÓN ENTRE CUATRO ESPECIES DE AMARYLLIDACEAE

Amaryllidaceae es una de las familias de plantas más escasas y llamativas de Colombia. Se puede distinguir de las otras monocotiledóneas en esta región por la siguiente combinación de características: son hierbas terrestres, no trepadoras, usualmente no epífitas, con bulbo subterráneo, sin tallo aéreo verdadero (pero algunas *Crinum* tienen un pseudotallo que se compone de las bases de las hojas), hojas inermes y no equitantes, flores bisexuales y usualmente grandes y vistosas, tépalos unidos en la base formando un tubo, estambres seis, columna ausente, ovario ínfero y fruto en cápsula.

En el departamento del Valle del Cauca, al suroccidente de Colombia, existen o existían en estado silvestre ocho géneros de la familia Amaryllidaceae (x *Calicharis* Meerow, *Caliphruria* Herb., *Crinum* L., *Eucharis* Planch., *Hippeastrum* Herb., *Phaedranassa* Herb., *Plagiolirion* Baker y *Zephyranthes* Herb.), con por lo menos diez especies nativas, todas en peligro de extinción por la destrucción de su hábitat. En este departamento, en el valle geográfico del río Cauca y piedemonte adyacente, bosque seco tropical, se encuentran las especies: *Eucharis bonplandii* (Kunth) Traub, *E. caucana* Meerow, *Hippeastrum puniceum* (Lam.) Kuntze, *Plagiolirion horsmannii* Baker; en las cordilleras Occidental y Central, bosque nublado: *Caliphruria subedentata* Baker, *Phaedranassa lehmannii* Regel, *Zephyranthes* carinata Herb.; y en la costa pacífica (Chocó biogeográfico): x *Calicharis butcheri* (Traub) Meerow, *Crinum kunthianum* M. Roem., *Eucharis sanderi* Baker.

Todas estas especies a veces se cultivan; las más frecuentemente cultivadas en Cali son *Eucharis* x *grandiflora* Planch. & Linden e *Hippeastrum puniceum. Eucharis x grandiflora* es un híbrido estéril propagado asexualmente. Sólo he visto una vez un grupo de plantas de esta especie creciendo en un sitio apartado de una casa, en un cafetal abandonado en Risaralda.

Este grupo pudo haber sido un remanente abandonado de plantas cultivadas. *Caliphruria subedentata* a veces se cultiva, pero no florece en Cali. *Zephyranthes carinata* Herb., *Crinum* x *amabile* Donn, *C. jagus* (Thompson) Dandy, *C. kunthianum* M. Roem., *C.* x *powellii* hort. ex Baker, y *C. zeylanicum* (L.) L. también se cultivan en Cali. Es posible que *Hymenocallis* se cultive en el Valle, pero no hay reportes.

Cuatro de estas especies están incluidas en este estudio. Una de ellas, *Eucharis caucana*, fue estudiada durante nueve años, tanto en campo como en cultivo. Las otras tres, *Eucharis bonplandii*, *E. sanderi* y *Plagiolirion horsmannii*, fueron estudiadas en cultivo por el autor, en Cali. Una comparación entre las características de estas cuatro especies se presenta en la Tabla 1.1.

Todas estas especies son geófitos herbáceos de sotobosque que carecen de tallo aéreo, tienen bulbos y son perennes. Todas son protandras y autocompatibles. *Eucharis bonplandii*, *E. caucana* y *P. horsmannii*, que viven en bosque seco tropical en el valle geográfico del río Cauca, pierden sus hojas en las épocas secas (aunque por lo menos en *E. caucana*, no todos los individuos de una población pierden sus hojas simultáneamente). *E. sanderi*, a diferencia de las otras tres especies, habita bosque muy húmedo tropical de tierra baja de la zona pacífica, en el Chocó biogeográfico; no se ha estudiado la fenología de sus hojas. Todas estas especies se conocen de pocos registros y son escasas, debido a la destrucción de su hábitat. *E. sanderi* está más ampliamente distribuida geográficamente que las otras tres especies, pero a largo plazo, su hábitat también será destruido.

La más distintiva de las cuatro especies es *Plagiolirion horsmannii* (Fig. 1.1), que es la única especie de su género y el único género de angiospermas endémico del valle geográfico del río Cauca. Difiere de todas las otras especies de Amaryllidaceae del suroccidente de Colombia en su pequeño perianto zigomorfo con el limbo en patrón de abanico (Fig. 1.2a), el gran número de flores en la inflorescencia, y sus frutos pequeños, usualmente con una sola semilla (a veces dos o tres). También es la especie más escasa. Fue encontrada originalmente por el colector alemán Friedrich Carl Lehmann en 1883, en el municipio de Roldanillo, en el departamento del Valle del Cauca. Sólo se colectó de nuevo más de 100 años después, y fue considerada extinta por la IUCN (International Union for the Conservation of Nature), hasta su redescubrimiento en el extremo norte del valle geográfico del río Cauca, en Risaralda, el 3 de junio de 1989 (Meerow & Silverstone-Sopkin, 1995). Actualmente se conoce de tres sitios, pero la población silvestre principal está reducida a sólo diez individuos (Hilda Sanint, com. pers.).

De estas cuatro especies, *Eucharis sanderi* tiene las flores (Fig. 1.2b), frutos y semillas más grandes, y usualmente sólo tiene dos flores (las otras tres especies usualmente tienen más de dos flores). La copa estaminal (las bases unidas de los filamentos) está muy reducida en esta especie (libre

sólo 1 mm), y los estambres están encorvados hacia adentro. Las hojas (a diferencia de las otras tres especies) son fuertemente plegadas (Fig. 1.3).

Eucharis bonplandii y *E. caucana* se asemejan; ambas tienen frutos anaranjados. En *E. bonplandii*, las hojas son verde oscuro teñido de azuloso-grisáceo, las flores son más pequeñas, la copa estaminal es más larga (sobresale del perianto, Fig. 1.2c), y tiene un par de dientes en el borde entre cada dos filamentos, y los frutos son más angostos, con la superficie arrugada. En *E. caucana*, las hojas son verde oscuro pero no teñido de azuloso-grisáceo, las flores son más grandes, la copa estaminal es más corta (no sobresale del perianto, Fig. 1.2d) y carece de dientes, y los frutos son más anchos, con la superficie lisa. Además, estas dos especies difieren en cariotipo: *E. bonplandii* es tetraploide y *E. caucana* es hexaploide (Meerow, 1989).

Clave a los géneros silvestres o cultivados de Amaryllidaceae que se han colectado o puedan encontrarse en el departamento del Valle del Cauca, Colombia

1a. Hojas menos de 1 cm de ancho; flores solitarias . . . . . *Zephyranthes*
1b. Hojas más de 2 cm de ancho; flores 2 o más por inflorescencia 2

2a (1b). Perianto rosado, rojo-anaranjado, rojo, o rojo y verde 3
2b. Perianto blanco (a veces parcialmente teñido de verde y/o amarillo, raras veces tépalos con lista mediolongitudinal morado y/o superficie abaxial morado) . . 4

3a (2a). Perianto anchamente infundibuliforme, limbo (medido entre puntas de tépalos externos en posición natural) más de 6 cm de diámetro; estambres geniculados . . . . . *Hippeastrum*
3b. Perianto tubular, limbo menos de 3 cm de diámetro; estambres rectos . . . . . *Phaedranassa*

4a (2b). Tubo del perianto 10 cm de largo o más 5
4b. Tubo del perianto menos de 8 cm de largo 6

5a (4a). Estambres libres . . . . . *Crinum*
5b. Estambres connatos en base, formando copa estaminal ancha . . . . . *Hymenocallis*

6a (4b). Flores zigomorfas (usualmente todos los 6 tépalos en lado superior de la flor); usualmente más de 14 flores

por inflorescencia; tubo del perianto menos de 0,9 cm de largo . . . . . *Plagiolirion*

6b. Flores actinomorfas; menos de 8 flores por inflorescencia; tubo del perianto más de 1,4 cm de largo 7

7a (6b). Tubo del perianto recto o casi recto; superficie interna de copa estaminal y perianto no teñida de verde y/o amarillo . . . . . *Caliphruria*

7b. Tubo del perianto usualmente encorvado; superficie interna de copa estaminal y perianto parcialmente teñida de verde y/o amarillo, formando listas longitudinales (guías de néctar) . . . . . *Eucharis* (incluyendo híbridos)

Clave a las especies de *Eucharis* y sus híbridos que se encuentran en el departamento del Valle del Cauca, Colombia

1a. Borde de copa estaminal (bases unidas de filamentos) con dientes entre porciones libres de filamentos 2

1b. Borde de copa estaminal sin dientes entre porciones libres de filamentos 3

2a (1a). Plantas silvestres, a veces cultivadas, fértiles; hojas sólo ligeramente plegadas, haz verde teñida de azuloso-grisáceo; tubo de perianto menos de 3,5 cm de largo; copa estaminal fuertemente exserta; fruto maduro anaranjado vivo, arrugado . . . . . *Eucharis bonplandii*

2b. Plantas cultivadas, híbridos estériles entre *E. moorei* y *E. sanderi*; hojas fuertemente plegadas, haz verde, no teñida de azuloso-grisáceo; tubo de perianto más de 4 cm de largo; copa estaminal sólo ligeramente exserta; fruto nunca se produce . . . . . *Eucharis* x *grandiflora*

3a (1b). Hojas sólo ligeramente plegadas; tubo de perianto dilatado en tercio distal; fruto maduro 1,3-1,5 cm de largo, más ancho que largo, anaranjado; semillas (7-)10-12 mm de largo . . . . . *Eucharis caucana*

3b. Hojas fuertemente plegadas; tubo de perianto dilatado en mitad distal; fruto maduro (cuando se produce) 4-5,5 cm de largo, más largo que ancho, anaranjado muy pálido apagado a café muy pálido; semillas (cuando se producen) 12-21 mm de largo 4

4a (3b). Plantas fértiles; porción distal de estambres encorvada fuertemente hacia adentro; fruto maduro 4-5,5 cm de largo, anaranjado muy pálido apagado a café muy pálido; semillas 12-21 mm de largo . . . . . *Eucharis sanderi*

4b. Plantas híbridos estériles entre *Caliphruria subedentata* y *Eucharis sanderi*; estambres rectos o ligeramente encorvados; fruto y semillas no se producen . . . . . x *Calicharis butcheri*

***Tabla 1.1. Comparación entre las características de cuatro especies de* Amaryllidaceae *(Eucharis bonplandii*, *E. caucana*, *E. sanderi* y *Plagiolirion horsmannii*).**

Comparison of the characteristics of four species of* Amaryllidaceae *(Eucharis bonplandii, E. caucana, E. sanderi,* and *Plagiolirion horsmannii).

Característica	*E. bonplandii*	*E. caucana*	*E. sanderi*	*P. horsmannii*
Color de hoja (haz) Leaf color (above)	Verde oscuro teñido de azuloso-grisáceo. Dark green tinged bluish-gray.	Verde oscuro. Dark green.	Verde oscuro. Dark green.	Verde oscuro. Dark green.
Hoja plegada Leaf plicate	Muy ligeramente. Very slightly.	Muy ligeramente. Very slightly.	Fuertemente. Strongly.	Muy ligeramente. Very slightly.
Pecíolo (cm) Petiole (cm)	8-23	20-39	11-50	7-22.5
Lámina de hoja (cm) Leaf blade (cm)	17-29,5 x 9-14	21-39 x 10-22	17-37 x 10-17	22-45,5 x 9-16,5
Pedúnculo (cm) Peduncle (cm)	37-54	21-79	35-67,5	40,5-66
Antesis cada flor (días) Anthesis each flower (days)	3-4	5-6	6-10	5-6
No. flores / inflorescencia No. flowers / inflorescence	3-7	2-6	2 (-3)	(10-) 15-26 (-41)
Longitud del perianto (cm) Perianth length (cm)	4-4,5	6,5-8	9,2-11	0,6 (tubo) + 1,5-2 (limbo a 90°) (limb at 90°)
Diámetro del limbo de flor (cm) Flower limb diameter (cm)	5-6	5-6,5	5,2-8,2	2,3-3
Simetría de flor Flower symmetry	Actinomorfa. Actinomorphic.	Actinomorfa. Actinomorphic.	Actinomorfa. Actinomorphic.	Zigomorfa. Zygomorphic.
Copa estaminal Staminal cup	Fuertemente sobresaliente, con dientes. Strongly exserted, with teeth.	Incluido, sin dientes. Included, no teeth.	Muy reducido, no sobresale, sin dientes. Very reduced, not exserted, no teeth.	Muy reducido, sobresale ligeramente, con dientes. Very reduced, slightly exserted, with teeth.

>>> Sigue

Tabla 1.1. Cont.

Lóbulos del perianto Perianth lobes	Reflexos o Patentes. Reflexed or Patent.	Patentes. Patent.	Infundibuliforme. Infundibuliform.	Todos en lado superior, en patrón de abanico. All on upper side, fanlike.
Estilo Style	No declinado. Not declinate.	No declinado. Not declinate.	No declinado. Not declinate.	Declinado, se pone horizontal tercer día. Declinate, becomes horizontal third day.
Fruto (cm) Fruit (cm)	1,4-2 x 1,8-2,5	1,3-1,5 x 2,4-4,5	4-5,5 x 3-4,5	1-1,1 x 0.9-1,1 (cuando hay 1 semilla). (when there is 1 seed).
Superficie del fruto Fruit surface	Arrugada. Rugose.	Lisa. Smooth.	Lisa, cartácea. Smooth, chartaceous.	Lisa. Smooth.
Color del fruto Fruit color	Anaranjado vivo. Bright orange.	Anaranjado. Orange.	Anaranjado pálido apagado a café pálido. Pale dull orange to pale brown.	Amarillento pálido a verde-amarillo. Pale yellowish to yellow-green.
[a] Desarrollo fruto (días) Fruit Development (days)	66-78	75-108	ca. 95-98	60-71
No. semillas / fruto Seed no. / Fruit	1-11	1-15	4-37	1 (-3)
Semilla (mm) Seed (mm)	8-9 x 6-7	(7-)10-12 x (5-)7-8	12-21 x 11-16	8-11 x 6-9
Superficie semilla Seed surface	Lisa, brillante. Smooth, shiny.	Lisa, brillante. Smooth, shiny.	Arrugada, mate. Wrinkled, matte.	Lisa, brillante. Smooth, shiny.
[b] Cariotipo (2n) Karyotype (2n)	92 (tetraploide).	138 (hexaploide).	[c] Desconocido. Unknown.	46 (diploide).

[a] Número de días entre polinización y dehiscencia del fruto.
Number of days between pollination and fruit dehiscence.

[b] x = 23 (Meerow, 1989).

[c] Alan Meerow (pers. com.)



Fig. 1.1 *Plagiolirion horsmannii.*



Fig. 1.2 Flores de cuatro especies de Amaryllidaceae.
Flowers of four species of Amaryllidaceae.
(a) *Plagiolirion horsmannii.* (b) *Eucharis sanderi.*
(c) *Eucharis bonplandii.* (d) *Eucharis caucana.*



Fig. 1.3 Hoja fuertemente plegada de *Eucharis sanderi.*
Strongly plicate leaf of *Eucharis sanderi.*

Chapter 1

A COMPARISON AMONG FOUR SPECIES OF AMARYLLIDACEAE

Amaryllidaceae is one of the scarcest and most attractive plant families of Colombia. It can be distinguished from other monocots in this region by the following combination of characteristics: they are terrestrial herbs, not climbing, usually not epiphytes, with a subterranean bulb, without a true aerial stem (but some *Crinum* have a pseudostem composed of leaf bases), leaves unarmed and not equitant, flowers bisexual and usually large and showy, tepals united at base forming a tube, stamens six, column absent, ovary inferior, and fruit a capsule.

In the department of Valle del Cauca, in southwestern Colombia, eight genera of the family Amaryllidaceae (x *Calicharis* Meerow, *Caliphruria* Herb., *Crinum* L., *Eucharis* Planch., *Hippeastrum* Herb., *Phaedranassa* Herb., *Plagiolirion* Baker, and *Zephyranthes* Herb.) exist or existed in a native state, with at least ten native species, all in danger of extinction because of the destruction of their habitat.

In this department, these species are found in the following regions: Cauca Valley and adjacent piedmont, tropical dry forest: *Eucharis bonplandii* (Kunth) Traub, *E. caucana* Meerow, *Hippeastrum puniceum* (Lam.) Kuntze, *Plagiolirion horsmannii* Baker; Cordilleras Occidental and Central, cloud forest: *Caliphruria subedentata* Baker, *Phaedranassa lehmannii* Regel, *Zephyranthes* carinata Herb.; Pacific coast (biogeographic Chocó region): x *Calicharis butcheri* (Traub) Meerow, *Crinum kunthianum* M. Roem., *Eucharis sanderi* Baker.

All of these species sometimes are cultivated. The species that are cultivated most frequently in Cali are *Eucharis* x *grandiflora* Planch. & Linden and *Hippeastrum puniceum*. *Eucharis* x *grandiflora* is a sterile hybrid propagated asexually. Only once have I seen a group of plants of

this species growing in a place distant from a house, in an abandoned coffee grove in Risaralda. This group might have been an abandoned remnant of cultivated plants. *Caliphruria subedentata* sometimes is cultivated, but does not flower in Cali. *Zephyranthes carinata* Herb., *Crinum* x *amabile* Donn, *C. jagus* (Thompson) Dandy, *C. kunthianum* M. Roem., *C.* x *powellii* hort. ex Baker, and *C. zeylanicum* (L.) L. also are cultivated in Cali. It is possible that *Hymenocallis* is cultivated here, but there are no reports of it.

Four of these species are included in this study. One of these, *Eucharis caucana*, was studied in the field during nine years; observations were also made on cultivated plants of this species. The other three, *E. bonplandii*, *E. sanderi*, and *Plagiolirion horsmannii*, were studied from plants cultivated by the author in Cali. A comparison of the characteristics of these four species is shown in Table 1.1.

All of these species are herbaceous understory geophytes that lack an aerial stem, have bulbs, and are perennial. All are protandrous and self-compatible. *Eucharis bonplandii*, *E. caucana*, and *P. horsmannii*, which live in tropical dry forest in the Cauca Valley, lose their leaves in the dry seasons (although at least in *E. caucana*, not all individuals in a population lose their leaves simultaneously). *E. sanderi*, unlike the other three species, inhabits wet tropical forest in the Pacific lowlands, in the Chocó biogeographic region; its leaf phenology has not been studied. All of these species are known from few records and are rare, because of the destruction of their habitat. *E. sanderi* is more widely distributed than the other three species, but in the long run, its habitat also will be destroyed.

The most distinctive of the four species is *Plagiolirion horsmannii* (Fig. 1.1), which is the only species of its genus and the only genus of angiosperms endemic to the Cauca Valley. It differs from all other species of Amaryllidaceae of southwestern Colombia in its small, zygomorphic perianth with a fanlike limb (Fig. 1.2a), the large number of flowers in the inflorescence, and its small fruits, usually with only one seed (sometimes two or three). It also is the rarest species. It was found originally by the German collector Carl Friedrich Lehmann in 1883 in the municipality of Roldanillo in the department of Valle del Cauca. It was not collected again for more than 100 years and was considered extinct by the IUCN (International Union for the Conservation of Nature), until its rediscovery at the northern end of the Cauca Valley in Risaralda on 3 June 1989 (Meerow & Silverstone-Sopkin, 1995). At present, it is known from three localities, but the main wild population is reduced to only ten individuals (Hilda Sanint, pers. com.).

Eucharis sanderi has the largest flowers (Fig. 1.2b), fruits, and seeds of these four species, and usually has only two flowers (the other three species usually have more than two flowers). The staminal cup (the united bases

of the filaments) is very reduced in this species (free only 1 mm), and the stamens are curved inward. The leaves (unlike the other three species) are strongly plicate (Fig. 1.3).

Eucharis bonplandii and *E. caucana* resemble each other. Both have orange fruits. In *E. bonplandii*, the leaves are dark green tinged bluish-gray, the flowers are smaller, the staminal cup is longer (it protrudes from the perianth, Fig. 1.2c), and has a pair of teeth on the border between each two filaments, and the fruits are narrower, with a wrinkled surface. In *E. caucana*, the leaves are dark green but are not tinged bluish-gray, the flowers are larger, the staminal cup is shorter (it does not protrude from the perianth, Fig. 1.2d) and lacks teeth, and the fruits are broader, with a smooth surface. Moreover, these two species differ in karyotype; *E. bonplandii* is tetraploid, and *E. caucana* is hexaploid (Meerow, 1989).

Key to the wild or cultivated genera of Amaryllidaceae that have been collected or may be found in the department of Valle del Cauca, Colombia

1a. Leaves less than 1 cm wide; flowers solitary . . . . *Zephyranthes*
1b. Leaves more than 2 cm wide; flowers 2 or more per inflorescence 2

2a (1b). Perianth pink, red-orange, red, or red and green 3
2b. Perianth white (sometimes partially tinged green and/or yellow, rarely tepals with midlongitudinal purple stripe and/or abaxial surface purple) 4

3a (2a). Perianth broadly infundibuliform, limb (measured between tips of outermost tepals in natural position) more than 6 cm diameter; stamens geniculate . . . *Hippeastrum*
3b. Perianth tubular, limb less than 3 cm diameter; stamens straight . . . . . *Phaedranassa*

4a (2b). Perianth tube 10 cm long or more. 5
4b. Perianth tube less than 8 cm long 6

5a (4a). Stamens free. . . . . *Crinum*
5b. Stamens connate at base, forming broad staminal cup . . . . . .*Hymenocallis*

6a (4b). Flowers zygomorphic (usually all 6 tepals at upper side of flower); usually more than 14 flowers per inflorescence; perianth tube less than 0.9 cm long . . . . . .*Plagiolirion*

6b. Flowers actinomorphic; fewer than 8 flowers per inflorescence; perianth tube more than 1.4 cm long 7

7a (6b). Perianth tube straight or almost straight; internal surface of staminal cup and perianth not tinged green and/or yellow . . . . . *Caliphruria*

7b. Perianth tube curved; internal surface of staminal cup and perianth partly tinged green and/or yellow, forming longitudinal stripes (nectar guides) . . . . . *Eucharis* (including hybrids)

Key to the species of *Eucharis* and its hybrids that are found in the department of Valle del Cauca, Colombia

1a. Border of staminal cup (united bases of filaments) with teeth between free parts of filaments 2

1b. Border of staminal cup without teeth between free parts of filaments 3

2a (1a). Plants wild, sometimes cultivated, fertile; leaves only slightly plicate, adaxial surface tinged bluish-gray; perianth tube less than 3.5 cm long; staminal cup strongly exserted; mature fruit bright orange, rugose . . . . . *Eucharis bonplandii*

2b. Plants cultivated, sterile hybrids between *E. moorei* and *E. sanderi*; leaves strongly plicate, adaxial surface green, not tinged bluish-gray; perianth tube more than 4 cm long; staminal cup only slightly exserted; fruit never produced . . . . . *Eucharis* x *grandiflora*

3a (1b). Leaves only slightly plicate; perianth tube dilated in distal one-third; mature fruit 1.3-1.5 cm long, broader than long, orange; seeds (7-) 10-12 mm long . . . *Eucharis caucana*

3b. Leaves strongly plicate; perianth tube dilated in distal one-half; mature fruit (when produced) 4-5.5 cm long, longer than broad, very pale dull orange to very pale brown; seeds (when produced) 12-21 mm long 4

4a (3b). Plants fertile; distal part of stamens strongly curved inward; mature fruit 4-5.5 cm long, very pale dull orange to very pale brown; seeds 12-21 mm long . . . *Eucharis sanderi*

4b. Plants sterile hybrids between *Caliphruria subedentata* and *Eucharis sanderi*; stamens straight or slightly curved; fruit and seeds not produced . . . . . x *Calicharis butcheri*

Capítulo 2

FENOLOGÍA Y SUPERVIVENCIA DE *Eucharis caucana* Meerow (AMARYLLIDACEAE), UN LIRIO AMAZÓNICO ENDÉMICO EN EL VALLE GEOGRÁFICO DEL RÍO CAUCA, COLOMBIA

Eucharis caucana Meerow (Amaryllidaceae) se conoce sólo de cuatro manchas pequeñas remanentes de bosque en el valle geográfico del río Cauca y el piedemonte adyacente en la parte occidental de Colombia; este valle está casi completamente deforestado. *Eucharis caucana* fue desconocida para la ciencia hasta 1987, cuando el autor y sus colegas la descubrieron en la hacienda El Medio; esta especie nueva fue descrita por Meerow (1989).

En el momento de su descubrimiento, no se conocía nada sobre la historia de vida de *E. caucana*, y se conocía poco sobre la historia de vida del género *Eucharis*. La mayoría de los estudios ecológicos sobre Amaryllidaceae se ha realizado sobre especies del Viejo Mundo (e.g., Howell & Prakash, 1990; Ruiters et al., 1993; Budnikov & Kricsfalusy, 1994; Johnson & Bond, 1994; Arroyo & Dafni, 1995; Snijman & Linder, 1996). El objetivo de este estudio fue investigar la relación entre el comportamiento fenológico de una especie neotropical de Amaryllidaceae, *Eucharis caucana*, y el patrón bimodal de lluvia del ecosistema de bosque seco tropical que habita.

La hacienda El Medio es una hacienda grande en el valle geográfico del río Cauca, entre las cordilleras Occidental y Central de los Andes. El valle geográfico del río Cauca anteriormente estaba cubierto por humedales y bosques, pero actualmente está dominado por plantaciones de caña de azúcar; sólo permanecen unas pocas manchas de bosque secundario.

Una de las más diversas de estas manchas se ubica en la parte occidental de la hacienda El Medio, entre los pueblos de La Paila y Zarzal, a 4°20’07”N, 76°04’52”W. La altura sobre el nivel del mar es 950 m, con una temperatura promedio anual de aproximadamente 23° C y una precipitación promedio

anual de 1.316 mm. Se encuentra en la zona de Bosque Seco Tropical de Holdridge (1967), con dos épocas secas (diciembre a febrero y junio a agosto) y dos épocas lluviosas (marzo a mayo y septiembre a noviembre). El mes más seco es enero, y el mes más lluvioso es octubre.

Este bosque de 12,5 ha es el último remanente de un cacaotal grande que fue abandonado en la década de 1930; está dominado por árboles de *Anacardium excelsum* (Kunth) Skeels (Anacardiaceae), que alcanzan 40 m de altura y 2 m de DAP.

Las observaciones en el campo fueron realizadas en El Medio durante nueve años (1989 - 1998); desde el 31 de octubre de 1992 hasta el 24 de febrero de 1996, se hicieron visitas cada dos semanas. La fenología de hojas de 115 plantas fue estudiada desde el 7 de marzo de 1993 hasta el 13 de agosto de 1994. La fenología de floración y fructificación de 179 adultos de la población silvestre en El Medio fue estudiada por cinco años completos, desde 1991 hasta 1995. Las plantas fueron consideradas adultas si florecieron por lo menos una vez durante el estudio. Las plantas, flores, frutos y hojas fueron rotulados. Para calcular la vida de las hojas, se consideró que las hojas nuevas fueron producidas el día en que fueron vistas por primera vez, y que las hojas muertas se murieron el día en que fueron encontradas muertas. Los registros de lluvia son del pluviómetro 592-17 en la hacienda El Medio.

Para estudiar la supervivencia bajo condiciones naturales, una cohorte de 100 semillas procedentes de plantas silvestres de *E. caucana* fue sembrada el 16 de junio de 1991 a intervalos de 50 cm en la localidad tipo, dentro del bosque de El Medio, detrás del área de estudio de fenología; las posiciones de las semillas fueron marcadas con etiquetas plásticas. No se cuidaron estas plantas. El conteo de los sobrevivientes fue hecho a un mes, 2,5 meses, seis meses, y cada seis meses después, durante seis años.

Eucharis caucana se encuentra sólo en bosque; es un geófito herbáceo (una hierba terrestre, perenne y bulbífera). Carece de un tallo aéreo. El número de hojas presentes por planta silvestre en un momento determinado varía desde cero hasta cuatro, pero usualmente es una o dos.

Solamente una hoja nueva se produce a la vez. La producción de hojas nuevas ocurre simultáneamente entre muchos individuos y se concentra al comienzo de cada época lluviosa (Fig. 2.1a). Un número pequeño de hojas nuevas se produce en otras épocas, pero su crecimiento en las épocas secas es muy lento.

Se pierden algunas hojas durante todo el año, pero los picos de pérdida de hojas ocurren en las épocas secas (Fig. 2.1b). El número de individuos sin hojas alcanza niveles máximos en las épocas secas (Fig. 2.2). Las hojas se pierden una a la vez; muchos individuos pierden todas sus hojas, pero la pérdida total de hojas nunca ocurre en toda la población simultáneamente. De los 115 individuos incluidos en el estudio de fenología de hojas, hubo

sólo 33 individuos (28,7%) sin hojas simultáneamente aun en el período pico de ausencia de hojas. Cincuenta y nueve plantas (51,3%) estuvieron totalmente sin hojas por lo menos una vez durante el período de estudio, y 11 de éstas (9,6%) perdieron todas sus hojas dos veces durante un año. Así, *E. caucana* es facultativamente deciduo. El comportamiento de individuos cultivados de esta especie también muestra que la pérdida total de las hojas es facultativa; cuando reciben agua tres veces por semana, nunca están sin hojas.

El número de días que un individuo estuvo sin hojas varió desde 27 hasta 209 (media = 81,5 días = 2,7 meses, n = 23 plantas). La duración de vida de las hojas marcadas fue de 29 a 533 días (media = 284 días = 9,5 meses, n = 78 hojas).

Aunque las plantas cultivadas de *E. caucana* que reciben agua tres veces por semana pueden florecer a la edad de 1,5 años, las plantas silvestres en el bosque de El Medio, sujetas a sequía estacional, alcanzan la madurez reproductiva mucho más tarde (los individuos sobrevivientes de una cohorte sembrada en el bosque todavía no habían florecido 6,5 años después de la germinación).

Al principio de cada época de floración, las plantas producen un solo pedúnculo erguido, 21-79 cm de alto. Se producen de dos a seis flores por planta. El perianto es blanco y tiene 6,5-8 cm de longitud. Las flores se abren sucesivamente; no más de dos flores están abiertas simultáneamente en la misma planta. Cada flor permanece abierta continuamente por cinco a seis días.

La población de *E. caucana* en El Medio florece dos veces por año. No se sabe en qué momento se inician las nuevas inflorescencias. La emergencia de las primeras inflorescencias nuevas ocurrió a mediados de o a fines de las épocas secas. En el periodo de estudio, la antesis pico (número de plantas con por lo menos una flor abierta) coincidió con la lluvia pico, excepto en una época, en la cual el pico de antesis precedió ligeramente el pico de lluvia (Fig. 2.3a).

La proporción de adultos que participaron en cada floración nunca excedió un tercio. No existe ninguna relación consistente entre las fluctuaciones en los números de las plantas con flores y las fluctuaciones en la lluvia actual y previa (Tabla 2.1).

Aunque la población florece dos veces por año, los individuos raras veces hacen esto (Tabla 2.2). Sólo 11% de 155 floraciones secuenciales, que involucraron sólo 15 de los 179 adultos, ocurrieron en dos épocas de floración seguidas. Sólo una planta floreció en tres épocas seguidas. Después de florecer, la mayoría de las plantas reposó desde una hasta siete épocas antes de volver a florecer. El patrón de comportamiento más común (39,3% de las floraciones secuenciales) fue reposar una época. En más de la mitad de todas las floraciones secuenciales (56,1%) las plantas reposaron una o dos épocas.

En plantas cultivadas, el periodo desde la polinización de una flor hasta la dehiscencia del fruto derivado de esa flor es 75-99 días (media = 86 días, n = 73 flores). En seis plantas silvestres, este periodo fue 93-108 días (n = 7 flores).

El número de plantas con sólo frutos inmaduros sin abrir alcanzó un máximo en el pico de las épocas lluviosas. La dehiscencia de los frutos (medida por el número de plantas con por lo menos un fruto abierto que llevaba semillas, sobre un pedúnculo en pie) comenzó en la última etapa de las épocas lluviosas y alcanzó un máximo en las épocas secas (Fig. 2.3b).

Hay de cinco a seis óvulos por lóculo; así, se puede producir un máximo teórico de 18 semillas en el fruto trilocular, pero el número máximo de semillas por fruto encontrado en plantas silvestres fue 14. Las semillas carecen de un periodo inactivo, y si no están dispersadas, a veces germinan dentro de los frutos abiertos. El éxito reproductivo de la población silvestre en El Medio fue relativamente alto (Tabla 2.3).

De una cohorte de 100 semillas sembradas a mano dentro del bosque de la hacienda El Medio, 98% germinó. La mayoría de la mortalidad ocurrió en el primer año y medio; después de 6,5 años, 12% de la cohorte original sobrevivió (Fig. 2.4).

La Fig. 2.4 muestra alta mortalidad en el periodo inicial de la vida. Esta es una curva de supervivencia Deevey Tipo III (Silvertown, 1982). En *E. caucana*, como en la mayoría de las plantas, la etapa de plántula es el periodo más vulnerable. No se observó ningún daño a las plántulas por herbívoros. Las causas de la mortalidad pueden ser principalmente la desecación durante las épocas secas y el entierro por hojarasca y ramas caídas (las plántulas carecen de las reservas de bulbo que se necesitan para crecer suficientemente para atravesar una cubierta gruesa de hojarasca). Scariot (2000) reportó que la hojarasca caída puede ser una causa importante de la mortalidad de las plántulas en el trópico (14-38% de las cohortes).

No se sabe la duración máxima de vida de *E. caucana*. El primer individuo adulto silvestre que fue marcado en este estudio todavía sobrevivía después de nueve años. Un individuo cultivado por el autor todavía sobrevive después de 12 años. En otra especie geófita de Amaryllidaceae, *Haemanthus pubescens* L., la longevidad máxima es por lo menos 24 años (Ruiters et al., 1993).

Eucharis caucana es un geófito que es facultativamente deciduo. Su fenología de hojas es el resultado de la selección para evitar la deshidratación en un clima de bosque seco tropical. Dafni et al. (1981) notaron que en los geófitos, los órganos de almacenamiento pueden renovarse anualmente o pueden ser perennes, y las hojas pueden ser histerantas (presentes solamente cuando las plantas no están en flor) o sinantas (presentes simultáneamente con las flores); también notaron que la fenología de hojas puede seguir una "ruta rápida" (producción rápida de hojas y hojas de corta vida adaptadas a un periodo fotosintético breve) o una "ruta lenta" (producción lenta de hojas y

hojas relativamente longevas adaptadas a un periodo fotosintético más largo). En *Eucharis caucana*, los órganos de almacenamiento son perennes, las hojas usualmente son sinantas, y la fenología de hojas sigue una "ruta lenta".

El estímulo ambiental que dispara la iniciación y la aparición subsecuente de las inflorescencias no se conoce. Como las primeras inflorescencias emergen a mediados de o al final de la época seca, el estímulo no es la lluvia en sí, aunque cambios en la cubierta de nubes, la humedad relativa y la temperatura que están asociados con la época lluviosa inminente pueden jugar un papel importante. También es posible que el momento de iniciación de la floración haya sido seleccionado para permitir la iniciación de la dehiscencia de los frutos en una época favorable.

La dehiscencia de los frutos comienza al final de las épocas lluviosas, y el número de plantas con por lo menos un fruto abierto alcanza un máximo en las épocas secas. Esta estrategia parece inadaptada, puesto que el resultado aparente sería la dispersión de la mayoría de las semillas en la época menos favorable para la germinación y el crecimiento de las plántulas. Note, sin embargo, que el ecosistema intacto, incluyendo su componente de fauna, al cual *E. caucana* pertenecía originalmente, ya no existe. Bajo las condiciones originales, las semillas que se despliegan en los frutos abiertos hubieran sido dispersadas pronto después de la dehiscencia de los frutos. Pero *E. caucana* en el fragmento de bosque en El Medio puede haber perdido sus dispersores (la evidencia que respalda esta hipótesis se presenta en el cuarto capítulo de este libro). Así, después de la dehiscencia de los frutos, sus semillas permanecen articuladas a los frutos abiertos durante un promedio de tres semanas (hasta que el pedúnculo muere y se cae), y el número de plantas con frutos abiertos que llevan semillas alcanza un máximo en la época seca. Bajo las condiciones originales, muchas semillas hubieran sido dispersadas y, tal vez, sus plántulas hubieran sido establecidas, antes del cese de las lluvias.

El número de plantas que participaron en cada época de floración no fue uniforme (Tabla 2.1). El porcentaje de las plantas adultas que florece en cada época probablemente depende del número de plantas con suficientes reservas en sus bulbos. En los geófitos con hojas sinantas y bulbos perennes, la primera floración ocurre sólo después de la acumulación de reservas excedentes; Dafni et al. (1981) denominaron estas reservas el "fondo de escasez," el cual ellos definieron como las reservas en exceso de la cantidad que se necesita para el mantenimiento por un año. Ellos sugirieron que si el "fondo de escasez" es suficientemente grande, después de su primera floración, un adulto florecerá casi cada año. Este es el patrón fenológico más común en *Eucharis caucana*. La población florece dos veces al año, pero las plantas individuales usualmente florecen una vez al año. Usualmente no florecen en dos épocas consecutivas porque ellas deben reposar, para reponer su "fondo de escasez," por lo menos una época (y a veces más)

antes de su próximo esfuerzo reproductivo (Tabla 2.2). De las 17 floraciones secuenciales (sólo 11% del total de floraciones secuenciales) que ocurrieron en dos épocas consecutivas, cuatro involucraron plantas que habían florecido pero no habían producido frutos en la primera época, y así no habían agotado sus reservas. Después de varias épocas de floración abundante, habrá un descenso en el número de plantas que florece, hasta que las reservas se pueden reponer. Ruiters et al. (1993) notaron un comportamiento semejante en un geófito amarilidáceo sudafricano.

Eucharis caucana está en peligro serio de extinción en estado silvestre; debe ubicarse en la categoría CR (en peligro crítico), según los criterios del Listado Rojo de la IUCN (IUCN, 2001).

Tabla 2.1. Porcentajes de individuos en flor de** Eucharis caucana **en el bosque de la hacienda El Medio durante cinco años

Percentages of flowering individuals of** Eucharis caucana **in the forest of the hacienda El Medio during five years

	1991		1992		1993		1994		1995	
	E	L	E	L	E	L	E	L	E	L
NF	56	47	57	34	12	12	16	43	37	11
%*N*	31,3	26,3	31,8	19,0	6,7	6,7	8,9	24,0	20,7	6,1
Pyr (mm)	829	923	854	817	745	721	1158	1499	1542	1629
P2mo (mm)	138	94	81	[a]	244	251	272	71	312	104

E = estación de floración temprana, L = estación de floración tardía, NF = número de plantas que florecieron en esta estación, % N = porcentaje del número total de adultos (179) que florecieron en esta estación, Pyr = precipitación (mm) en los 12 meses que precedieron la primera aparición de las inflorescencias nuevas en esta estación, P2mo = precipitación (mm) en los primeros 2 meses en que las nuevas inflorescencias fueron producidas.

E = early flowering season, L = late flowering season, NF = number of plants flowering this season, % N = percentage of total number of adults (179) that flowered this season, Pyr = precipitation (mm) in 12 mo preceding first appearance of new inflorescences in this season, P2mo = precipitation (mm) in first 2 mo in which new inflorescences were produced.

[a] Fecha de producción de primeras nuevas inflorescencias desconocida.

[a] Date of production of first new inflorescences unknown.

Tabla 2.2. Número de estaciones de floración saltadas en floraciones secuenciales de individuos de* Eucharis caucana *en el bosque de la hacienda El Medio de 1991 a 1995

Number of flowering seasons skipped in sequential flowerings of individuals of* Eucharis caucana *in the forest of the hacienda El Medio from 1991 through 1995

No. de estaciones de reposo ("Pause seasons")	**No. de floraciones secuenciales (NSF)**
0	17
1	61
2	26
3	10
4	19
5	14
6	6
7	2

La población tiene dos estaciones de floración por año. Los 179 adultos estudiados florecieron secuencialmente (una floración seguida por otra floración, con o sin una o más "estaciones de reposo" entre ellas) 155 veces (las plantas que florecieron sólo una vez durante el periodo de estudio no se incluyen, y las primeras floraciones no se incluyen). Los datos en la tabla son el número de floraciones secuenciales (NSF) en las cuales entre 0 y 7 "estaciones de reposo" (estaciones en las cuales el individuo determinado no floreció) se entremetieron entre las dos estaciones de floración del mismo individuo.

The population has two flowering seasons per year. The 179 adults studied flowered sequentially (one flowering followed, with or without one or more intervening "pause seasons," by another flowering) 155 times (plants that flowered only once during the study period are not included, and first flowerings are not included). Data in the table are the number of sequential flowerings (NSF) in which 0 to 7 "pause seasons" (seasons in which the given individual did not flower) intervened between two flowering periods of the same individual.

Tabla 2.3. Éxito reproductivo de** Eucharis caucana **en el bosque de la hacienda El Medio durante dos estaciones de floración y fructificación

Reproductive success of** Eucharis caucana **in the forest of the hacienda El Medio during two flowering and fruiting seasons

	Temprano 1991 **Early 1991**	**Tardío 1991** **Late 1991**
No. plantas contadas No. plants censused	42	36
No. flores producidas No. flowers produced	167	148
Flores / planta: min.- max. (media) Flowers / plant: min.- max. (mean)	2-6 (4,0)	3-5 (4,1)
% flores que produjeron frutos % flowers producing fruits	79	85,1
% de ovarios que se abortaron % ovaries aborted	21	14,9
No. frutos producidos No. fruits produced	132	126
Frutos / planta: min. - max. (media) Fruits / plant: min.- max. (mean)	1-6 (3,1)	1-5 (3,5)
Semillas / lóculo: min. - max. (media), *n* lóculos Seeds / locule: min.- max. (mean), *n* locules	0-6 (1,9), 114	0-6 (1,9), 63
Semillas / fruto: min. - max. (media), *n* frutos Seeds / fruit: min.- max. (mean), *n* fruits	1-14 (5,6), 38	1-14 (5,7), 21

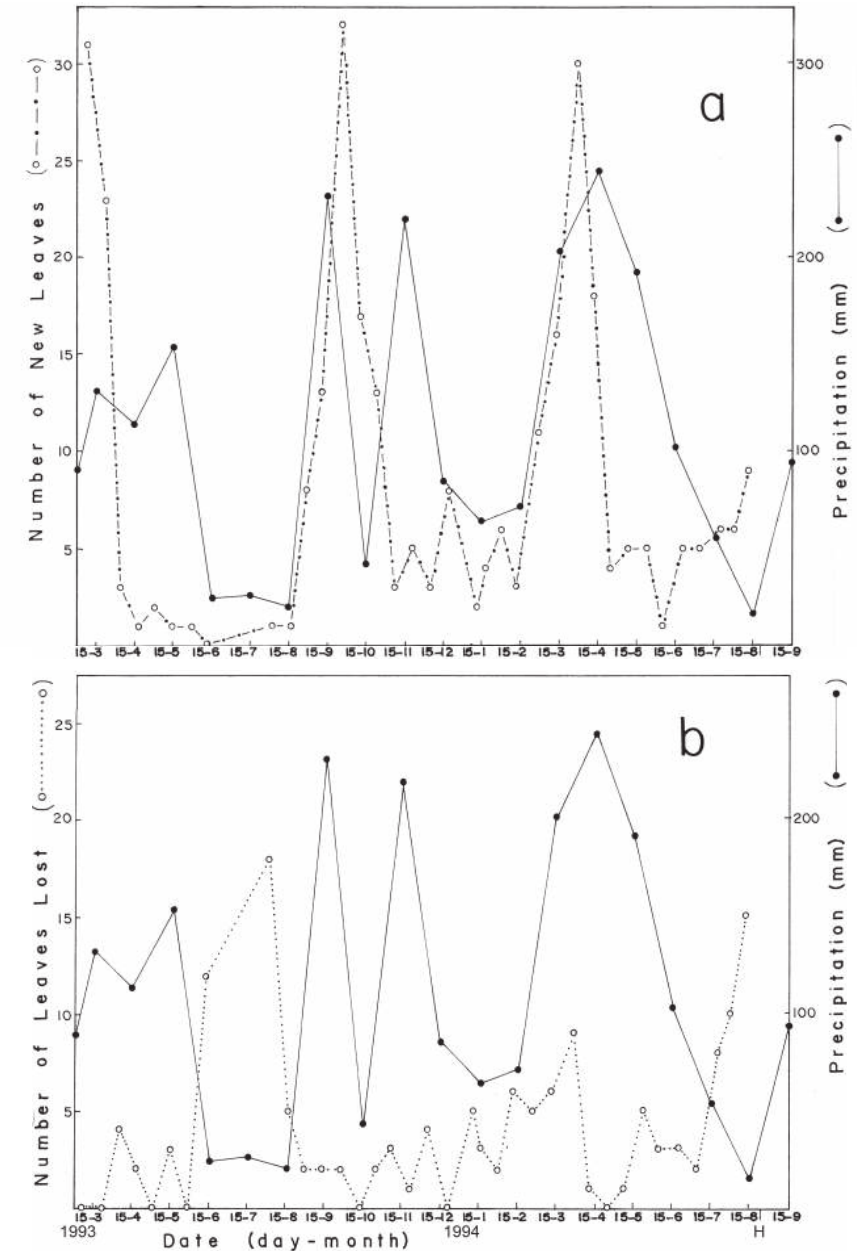


Fig. 2.1 La fenología de hojas de *Eucharis caucana* en la hacienda El Medio del 7 de marzo de 1993 al 13 de agosto de 1994, comparada con la precipitación medio mensual durante el mismo periodo. Los registros de lluvia se colocan al 15 de cada mes. Los datos de hojas fueron obtenidos cada dos semanas de 115 plantas, y se colocan en las fechas precisas de las visitas. (a) Producción de hojas. (b) Muerte de hojas. H = tormenta de granizo que destruyó todas las hojas.

Leaf phenology of *Eucharis caucana* at the hacienda El Medio from 7 March 1993 to 13 August 1994, compared with monthly precipitation during the same period. Rainfall records are placed at the 15th of every month. Leaf data were obtained every 2 wk from 115 plants and are placed at precise dates of visits. (a) Leaf production. (b) Leaf death. H = hailstorm that destroyed all leaves.

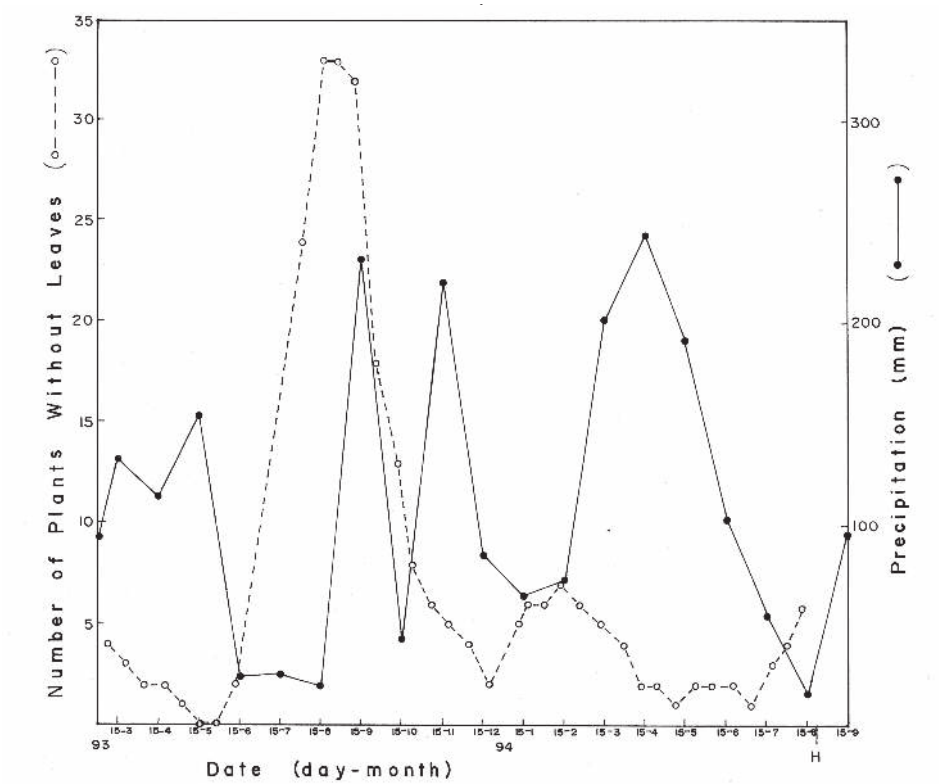


Fig. 2.2 El número de plantas de *Eucharis caucana* sin hojas en la hacienda El Medio del 7 de marzo de 1993 al 13 de agosto de 1994, comparado con la precipitación mensual durante el mismo periodo. Los registros de lluvia se colocan al 15 de cada mes. Los datos de hojas fueron obtenidos cada dos semanas de 115 plantas, y se colocan en las fechas precisas de las visitas. H = tormenta de granizo que destruyó todas las hojas.

Number of plants of *Eucharis caucana* without leaves at the Hacienda El Medio from 7 March 1993 to 13 August 1994, compared with monthly precipitation during the same period. Rainfall records are placed at the 15th of every month. Leaf data were obtained every 2 wk from 115 plants and are placed at precise dates of visits. H = hailstorm that destroyed all leaves.

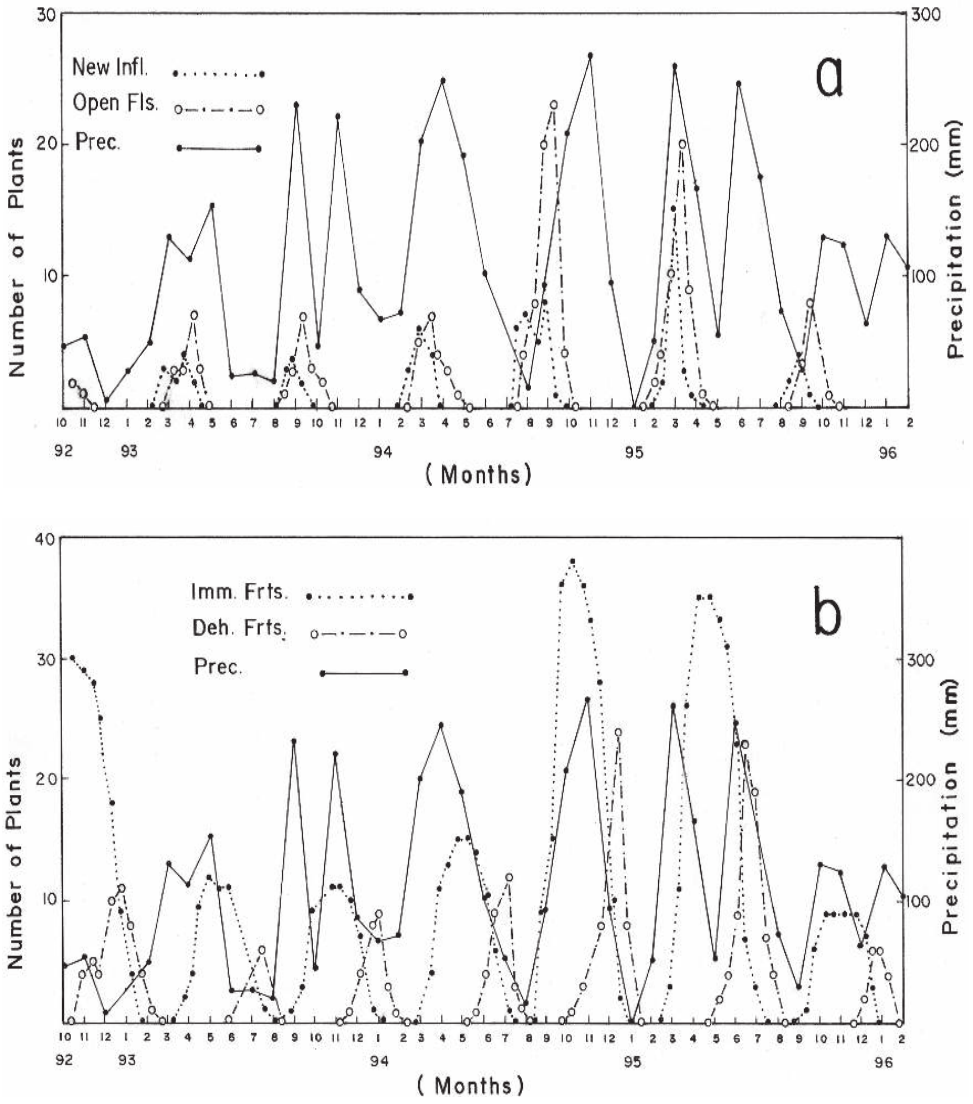


Fig. 2.3 La fenología de floración y fructificación de *Eucharis caucana* en la hacienda El Medio del 31 de octubre de 1992 al 15 de febrero de 1996, comparada con la precipitación mensual del mismo periodo. Los datos de lluvia se colocan al 15 de cada mes. Los datos fenológicos fueron obtenidos cada dos semanas. (a) Número de plantas con inflorescencias nuevas, y las que tenían por lo menos una flor abierta. (b) Número de plantas con sólo frutos que no se habían abierto, y las que tenían por lo menos un fruto abierto.

Phenology of flowering and fruiting in *Eucharis caucana* at the hacienda El Medio from 31 October 1992 to 15 February 1996, compared with monthly precipitation for the same period. Rainfall data are placed at the 15th of every month. Phenological data were obtained every 2 wk. (a) Number of plants with new inflorescences, and those with at least one open flower. (b) Number of plants with only undehisced fruits, and those with at least one open fruit.

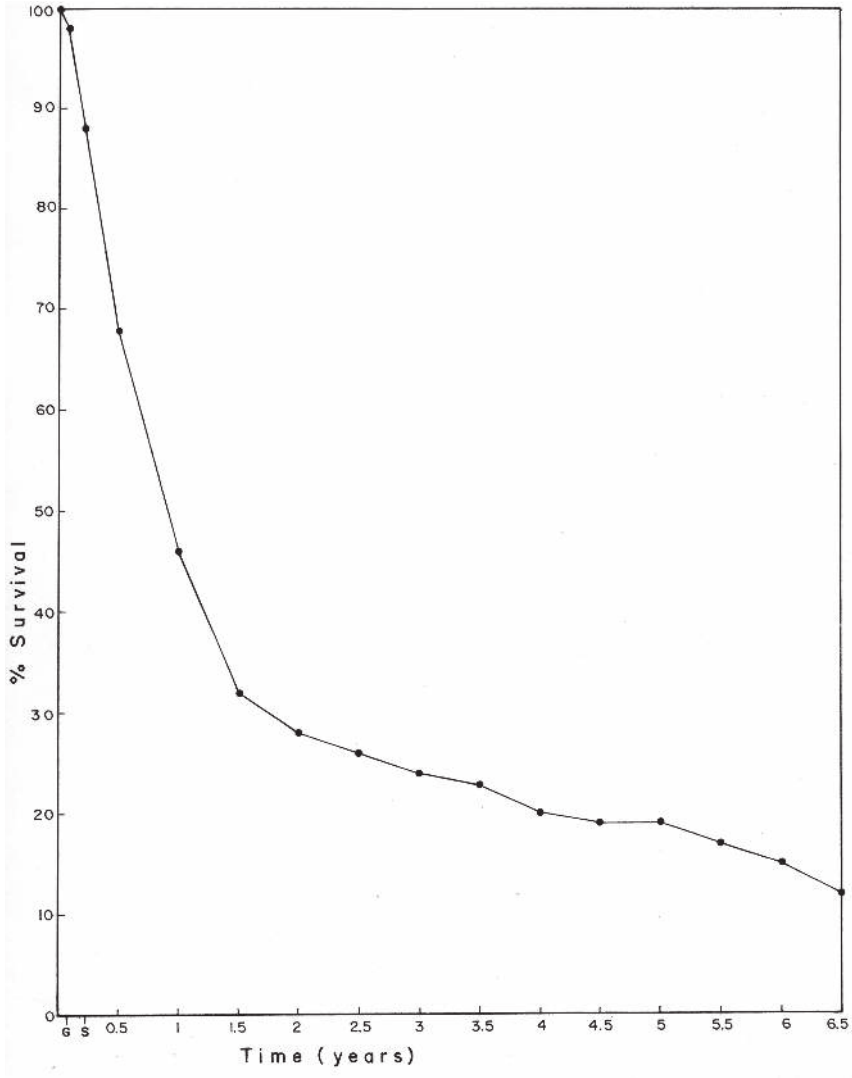


Fig. 2.4 La curva de supervivencia por 6,5 años de una cohorte de 100 semillas de *Eucharis caucana* sembradas a intervalos de 50 cm dentro del bosque de la hacienda El Medio el 16 de junio de 1991.
G = germinación; S = etapa de plántula.

Survival curve for 6.5 yr of a cohort of 100 seeds of Eucharis caucana planted 50 cm apart within the forest of the hacienda El Medio on 16 June 1991.
G = germination; S = seedling stage.

PÁGINA EN BLANCO
EN LA EDICIÓN IMPRESA

CHAPTER 2

PHENOLOGY AND SURVIVORSHIP OF *Eucharis caucana* Meerow (AMARYLLIDACEAE), AN AMAZON LILY ENDEMIC TO THE CAUCA VALLEY, COLOMBIA

Eucharis caucana Meerow (Amaryllidaceae) is known only from four small remnant patches of forest in the nearly deforested Cauca Valley and adjacent piedmont in western Colombia. It was unknown to science until 1987, when the author and colleagues discovered it at the Hacienda El Medio; this new species was described by Meerow (1989).

At the time of its discovery, nothing was known about the life history of *E. caucana*, and little was known about the life history of the genus *Eucharis*. Most ecological studies of Amaryllidaceae have been carried out on Old World species (e.g., Howell & Prakash, 1990; Ruiters et al., 1993; Budnikov & Kricsfalusy, 1994; Johnson & Bond, 1994; Arroyo & Dafni, 1995; Snijman & Linder, 1996). The purpose of this study was to investigate the relationship between the phenological behavior of a neotropical species of Amaryllidaceae, *Eucharis caucana*, and the bimodal rainfall pattern of the tropical dry forest ecosystem that it inhabits.

The Hacienda El Medio is a large ranch in the Cauca Valley, between the Western and Central Cordilleras of the Andes. The Cauca Valley formerly was covered by marshes and forests, but now is dominated by sugar cane plantations; only a few small patches of secondary forest remain. One of the most diverse of these is located in the western part of the Hacienda El Medio, between the towns of La Paila and Zarzal, at 4º20'07"N, 76º04'52"W. The elevation is 950 m, with a mean annual temperature of about 23º C and mean annual precipitation of 1316 mm. It lies in Holdridge's (1967) Tropical Dry Forest zone, with two dry seasons (December to February and

June to August) and two rainy seasons (March to May and September to November). The driest month is January, and the wettest month is October. This 12.5 ha secondary forest is the last remnant of a large cacao grove that was abandoned in the 1930's; it is dominated by trees of *Anacardium excelsum* (Kunth) Skeels (Anacardiaceae) that attain 40 m height and 2 m dbh.

Field observations were made at El Medio from 1989 to 1998; from 31 October 1992 to 24 February 1996, visits were made every two weeks. Leaf phenology of 115 plants at El Medio was studied from 7 March 1993 to 13 August 1994. Phenology of flowering and fruiting of 179 adults of the wild population at El Medio was studied for five full years, from 1991 through 1995. Plants were considered adult if they flowered at least once during the study. Plants, flowers, fruits, and leaves were labeled. For calculating leaf life-span, new leaves were considered to have been produced on the day when first seen and dead leaves to have died on the day when found dead. Rainfall records are from rain gauge 592-17 at the Hacienda El Medio.

To study survival under field conditions, a cohort of 100 seeds from wild plants of *E. caucana* was planted on 16 June 1991 at 50 cm intervals at the type locality, within the forest of El Medio, behind the phenology study area; the positions of the seeds were marked by plastic labels. No care was given to these plants. Counts of survivors were made after 1 mo, 2.5 mo, 6 mo, and every 6 mo thereafter for the next 6 yr.

Eucharis caucana is found only in forest; it is a terrestrial, perennial, bulbiferous herb (geophyte). It lacks an aerial stem. The number of leaves present per wild plant at a given time varies from none to four, but usually is one or two.

Only one new leaf is produced at a time. Production of new leaves occurs simultaneously among many individuals and is concentrated at the beginning of each rainy season (Fig. 2.1a). A small number of new leaves is produced at other times, but their growth in the dry seasons is very slow.

Some leaf loss occurs throughout the year, but peak losses occur in the dry seasons (Fig. 2.1b). The number of individuals without leaves also reaches maximum levels in the dry seasons (Fig. 2.2). Leaves are lost one at a time; many individuals lose all their leaves, but total leaf loss never occurs in the entire population simultaneously. Of the 115 individuals included in the leaf phenology study, there were only 33 individuals (28.7%) without leaves simultaneously even at the peak period of leaflessness. Fifty-nine plants (51.3%) were totally leafless at least once during the study period, and 11 of these (9.6%) lost all their leaves twice during one year. Thus *E. caucana* is facultatively deciduous. The behavior of cultivated individuals of this species also shows that total leaf loss is facultative; when watered three times a week, they never are leafless.

The number of days that an individual was leafless ranged from 27 to 209 (mean = 81.5 d = 2.7 mo, n = 23 plants). Life-span of marked leaves was 29-533 d (mean = 284 d = 9.5 mo, n = 78 leaves).

Although cultivated plants of *E. caucana*, watered three times a week, can flower at the age of 1.5 yr, wild plants in the forest of El Medio, subjected to seasonal drought, reach reproductive maturity much later (surviving individuals of a cohort planted in the forest had not yet flowered 6.5 yr after germination).

At the beginning of each flowering season, the plants produce a single erect peduncle 21-79 cm tall. Two to six flowers are produced per plant. The perianth is white and 6.5-8 cm long. Flowers open in succession; no more than two flowers are open simultaneously on the same plant. Each flower remains open continuously for 5-6 d.

The population of *E. caucana* at El Medio flowers twice a year. The time of initiation of new inflorescences is not known. Emergence of the first new inflorescences occurred in the middle or end of the dry seasons. In the study period, peak anthesis (number of plants with at least one open flower) coincided with peak rainfall, except in one season, in which it slightly preceded peak rainfall (Fig. 2.3a).

The proportion of adults participating in each flowering never exceeded one-third. There is no consistent relationship between fluctuations in numbers of flowering plants and fluctuations in current and previous rainfall (Table 2.1).

Although the population flowers twice a year, individuals rarely do so (Table 2.2). Only 11% of 155 sequential flowerings, involving only 15 of 179 adults, occurred in two flowering seasons in a row. Only one plant flowered three seasons in a row. After flowering, most plants paused from one to seven seasons before flowering again. The most common behavioral pattern (39.3% of sequential flowerings) was pausing one season. In more than half of all sequential flowerings (56.1%), plants paused one or two seasons.

In cultivated plants, the period from pollination of a flower to dehiscence of the fruit derived from that flower is 75-99 d (mean = 86 d, $n = 73$ flowers). In six wild plants, this period was 93-108 d ($n = 7$ flowers).

The number of plants with only immature undehisced fruits peaked at the height of the rainy seasons. Fruit dehiscence (as measured by the number of plants with at least one seed-bearing open fruit on a standing peduncle) began in the latter part of the rainy seasons and peaked in the dry seasons (Fig. 2.3b).

There are five to six ovules per locule; a theoretical maximum of 18 seeds thus could be produced in the three-loculed fruit, but the maximum number of seeds per fruit found in wild plants was 14. Seeds lack a dormant period, and if not dispersed, they sometimes germinate within the open fruits. Reproductive success of the wild population at El Medio was relatively high (Table 2.3). Of a cohort of 100 seeds planted by hand within the forest of the Hacienda El Medio, 98% germinated. Most mortality occurred in the first 1.5 yr; after 6.5 yr, 12% of the original cohort still survived (Fig. 2.4).

Fig. 2.4 shows heavy mortality in the initial period of life. This is a Deevey Type III survivorship curve (Silvertown, 1982). In *E. caucana*, as in most plants, the seedling stage is the most vulnerable period. Herbivore damage to seedlings was not observed.

Causes of mortality may be chiefly desiccation during dry seasons and burial by leaf litter and fallen branches (seedlings lack bulb reserves needed to grow through a substantial overlying layer of litter). Scariot (2000) reported that litterfall can be an important cause of seedling mortality in the tropics (14-38% of cohorts).

Maximum life-span in *E. caucana* is unknown. The first wild adult individual marked in this study still survived after nine years. An individual cultivated by the author is still alive after 12 years. In another geophytic species of Amaryllidaceae, *Haemanthus pubescens* L., maximum life-span is at least 24 years (Ruiters et al., 1993).

Eucharis caucana is a facultatively deciduous geophyte. Its leaf phenology is the result of selection for avoidance of dehydration in a tropical dry forest climate. Dafni et al. (1981) noted that in geophytes, storage organs may be renewed annually or may be perennial, and leaves may be hysteranthous (present only when plants are not in flower) or synanthous (present simultaneously with the flowers); they also noted that leaf phenology may follow a "rapid route" (rapid leaf production and short-lived leaves adapted to a brief photosynthetic period) or a "slow route" (slow leaf production and relatively long-lived leaves adapted to a longer photosynthetic period). In *Eucharis caucana*, storage organs are perennial, leaves usually are synanthous, and leaf phenology follows a "slow route."

The environmental stimulus that triggers initiation and subsequent emergence of inflorescences is not known. Since the first inflorescences emerge in mid or late dry season, the stimulus is not rain itself, although changes in cloud cover, relative humidity, and temperature associated with the impending rainy season may play a role. It is also possible that the timing of the beginning of flowering has been selected to allow initiation of fruit dehiscence at a favorable season.

Fruit dehiscence begins in the latter part of the rainy seasons, and the number of plants with at least one open fruit peaks in the dry seasons. This strategy seems maladapted, since the apparent outcome would be dispersal of most of the seeds at the season least favorable for germination and seedling growth. Note, however, that the intact ecosystem, including its faunal component, to which *E. caucana* originally belonged no longer exists. Under original conditions, seeds displayed in open fruits would have been dispersed soon after fruit dehiscence. But *E. caucana* in the forest fragment at El Medio may have lost its dispersers (evidence supporting this hypothesis is presented in Chapter 4 of this book). Thus after fruit dehiscence its seeds remain attached to the open fruits for an average of 3 wk (until the

peduncle dies and falls), and the number of plants with open seed-bearing fruits reaches a peak in the dry season. Under original conditions, many seeds would have been dispersed and, perhaps, their seedlings established, before cessation of the rains.

The number of plants participating in each flowering season was not uniform (Table 2.1). The percentage of adult plants that flowers each season probably depends on the number of plants with sufficient reserves in their bulbs. In synanthous-leaved geophytes with perennial bulbs, first flowering occurs only after accumulation of surplus reserves; Daphni et al. (1981) called these reserves the "shortage fund," which they defined as the reserves in excess of the amount needed for maintenance for one year. They suggested that if the "shortage fund" is large enough, after its first flowering an adult will flower almost every year. This is the most common phenological pattern in *Eucharis caucana*. The population flowers twice a year, but individual plants usually flower once a year. They usually do not flower in two consecutive seasons because they must pause, to replenish their "shortage fund," at least one (and sometimes more) seasons before their next reproductive effort (Table 2.2). Of the 17 sequential flowerings (only 11% of total sequential flowerings) that did take place in two consecutive seasons, four involved plants that had flowered but had not produced fruits in the first season and thus had not depleted their reserves. After several heavy flowering seasons, there will be a decrease in the number of plants flowering, until reserves can be augmented. Ruiters et al. (1993) noted similar behavior in a South African amaryllidaceous geophyte.

Eucharis caucana is in serious danger of extinction in the wild; it should be placed in the category CR (critically endangered), according to IUCN Red List criteria (IUCN, 2001).

PÁGINA EN BLANCO
EN LA EDICIÓN IMPRESA

Capítulo 3

LA BIOLOGÍA DE POLINIZACIÓN DE UN LIRIO AMAZÓNICO COLOMBIANO, *Eucharis caucana* Meerow (AMARYLLIDACEAE)

El valle geográfico del río Cauca comprende 400.000 ha de terreno, en su mayoría plano, entre las cordilleras Occidental y Central de los Andes de la parte occidental de Colombia. Antiguamente estaba cubierto por bosques (parte de los cuales se inundaba estacionalmente), guaduales, pantanos abiertos y lagunas. La vegetación original ha sido, en su mayoría, reemplazada por plantaciones extensas de caña de azúcar. Sólo un número reducido de manchas de bosque permanece; ninguna de éstas cubre más de 25 ha. La fauna y flora original del valle geográfico del río Cauca, adaptadas a bosque, actualmente sobreviven solamente en estos fragmentos de bosque.

Desde 1986, personal de la Universidad del Valle ha realizado estudios de la biota de estos bosques secos tropicales. En 1987, el autor y colegas descubrieron una nueva especie de Amaryllidaceae en uno de estos bosques (El Medio); esta especie, *Eucharis caucana*, fue descrita por Alan Meerow (1989). De esta especie actualmente se conocen sólo cuatro poblaciones, y probablemente es endémica en el valle geográfico del río Cauca y el piedemonte adyacente de los Andes. La causa de su escasez es la destrucción de su hábitat.

La población silvestre de *Eucharis caucana* en la localidad tipo de El Medio florece dos veces al año, pero las plantas individuales usualmente florecen no más de una vez al año. La antesis máxima de la población coincide con la precipitación máxima (vea el Capítulo 2 de este libro).

Se sabe muy poco sobre la ecología de polinización del género *Eucharis*, excepto unos pocos reportes de visitas por abejas euglosinas (Vogel, 1963; Zucchi et al., 1969). Los polinizadores reportados en géneros de Amaryllidaceae, aparte de *Eucharis*, son aves (Nectariniidae, Trochilidae), murcié-

lagos, abejas (*Andrena*, *Anthophora*, *Apis*, *Proxylocopa*), mariposas, polillas esfíngidas y moscas sírfidas (Ford et al., 1979; Dafni & Werker, 1982; Grant, 1983; Howell & Prakash, 1990; Johnson & Bond, 1994; Arroyo & Dafni, 1995; Herrera, 1995; Alan Meerow, com. pers.). La mayoría de estos estudios fue realizada en regiones extratropicales.

El objetivo de este estudio fue aumentar el conocimiento de la biología de polinización de las especies tropicales de la familia Amaryllidaceae y elucidar una faceta de las relaciones planta-polinizador de los bosques nativos del valle geográfico del río Cauca, antes de que este ecosistema remanente desaparezca por completo.

Este estudio fue realizado en la localidad tipo de *E. caucana*, en un bosque secundario remanente de 12,5 ha en la hacienda El Medio, en el municipio de Zarzal, Departamento del Valle del Cauca, Colombia (4°20'07"N, 76°04'52"W), a 950 m sobre el nivel del mar. La precipitación medio anual es 1.316 mm, y la temperatura medio anual es aproximadamente 23° C. Hay dos épocas lluviosas (marzo a mayo y septiembre a noviembre) y dos épocas secas. En el sistema de Holdridge (1967), esta zona se ubicaría aproximadamente en la formación Bosque Seco Tropical, pero la proximidad al río La Paila (a 120 m) causa una capa freática alta; así, el bosque florísticamente y fisonómicamente se asemeja a Bosque Tropical Húmedo, con un porcentaje muy bajo de árboles deciduos. Este bosque era un cacaotal, el cual fue abandonado en la década de 1930. Está dominado por árboles gigantes de caracolí, *Anacardium excelsum* (Kunth) Skeels, Anacardiaceae, que alcanzan 40 m de altura y 2 m de DAP.

Se hicieron observaciones de *Eucharis caucana* en el campo y en el laboratorio desde 1989 hasta 1998; se rotularon 324 plantas silvestres en El Medio. Los insectos que visitaron las plantas silvestres fueron observados por 276 horas en El Medio desde el 16 de septiembre de 1989 hasta el 21 de septiembre de 1991. Especímenes voucher de los insectos visitantes fueron depositados en la colección del Departamento de Biología de la Universidad del Valle; especímenes voucher adicionales de Syrphidae fueron depositados en el National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., U.S.A.

Experimentos de cría fueron realizados con plantas silvestres en El Medio y con plantas cultivadas en Cali. En todos los experimentos de cría, las flores fueron rotuladas individualmente, y las inflorescencias fueron encerradas antes de la antesis con bolsas de malla fina. En las flores que fueron probadas por la agamospermia, se quitaron las anteras poco antes de la antesis. También se quitaron las anteras de las flores que se usaron para la polinización a mano en las pruebas de polinización cruzada y autopolinización; algunas de estas flores fueron polinizadas antes del agrandamiento del estigma, y otras fueron polinizadas después del agrandamiento del estigma. Las anteras no fueron removidas de las flores que fueron probadas por la auto-

gamia sin intervención. En tres experimentos para probar si *Plebeia* sp. nov. (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae) puede polinizar *E. caucana*, la inflorescencia de una planta silvestre fue encerrada en una bolsa antes de la antesis. Al principio de la antesis, se quitó la bolsa, y sólo *Plebeia* sp. nov. fue permitida a visitar la flor, por 80-103 minutos; todos los otros visitantes fueron ahuyentados. Luego la flor fue emasculada, las otras flores en yema fueron removidas, y la inflorescencia fue encerrada nuevamente en una bolsa.

Para medir la duración de viabilidad del polen, seis anteras de una flor fueron removidas y colocadas en un frasquito seco y estéril. Cada día durante los seis días siguientes se frotó una de estas anteras contra una placa portaobjetos; se adicionaron unas pocas gotas de una solución de ácido bórico, glucosa, sulfato de magnesio y nitrato de potasio, y se colocó una placa cubreobjetos. La placa fue colocada en una caja de Petri cubierta, la cual fue forrada con papel filtro húmedo, y después de 24 horas se examinó la placa bajo el microscopio para averiguar la germinación del polen.

Para probar la receptividad del estigma, los estigmas fueron cortados 24, 48 y 72 horas después de la polinización; se colocaron en el colorante de Alexander (Alexander, 1969; Snow & Roubik, 1987) por 75-90 minutos, y fueron observados con un microscopio de disección (estéreo).

Muestras de néctar fueron medidas con micropipetas Drummond e inmediatamente fueron colocadas en papel de filtro Whatman # 1; el análisis del contenido de azúcar fue realizado por Ben-Erik van Wyk en Rand Afrikaans University en África del Sur, utilizando cromatografía líquida de alta presión.

El significado de las diferencias en la producción de frutos fue probado por una prueba Z, que compara dos proporciones (Zar, 1999).

Eucharis caucana es una hierba perenne y bulbífera que carece de un tallo aéreo. Al principio de la época de floración produce un solo pedúnculo erguido, 21-79 cm de alto, el cual se cubre con una pruina blancuzca y cerosa (que no se encuentra en los pecíolos); esta pruina puede ser un mecanismo para proteger el néctar contra las hormigas, que se resbalan cuando tratan de treparse a los pedúnculos.

El perianto blanco tiene 6,5-8 cm de longitud, con un tubo encorvado y un limbo patente. En plantas silvestres se producen por planta de dos a seis flores (promedio cuatro). Las flores se abren de forma secuencial, frecuentemente con un traslapo de un día entre el último día de antesis de la flor vieja y el primer día de antesis de la flor joven. Usualmente no hay más de dos flores abiertas de manera simultánea, y cuando esto sucede, una flor siempre es varios días mayor que la otra.

El período de antesis de cada flor es de cinco a seis días. Las flores son protandras; las anteras usualmente se abren un poco antes de la antesis, pero al principio de la antesis, el estigma está pequeño (ca. 1,5 mm de diámetro) y no receptivo. Durante la antesis, el estigma se agranda (a 4 mm de diámetro) y se pone receptivo.

E. caucana es capaz de reproducirse asexualmente por "offsets" (vástagos basales cortos y subterráneos); esto y la dispersión pobre de las semillas explican su distribución agrupada en la localidad tipo.

Parte del polen de *E. caucana* permanece viable por lo menos seis días después de la dehiscencia de las anteras (la germinación en medio sobre placas portaobjetos de una antera de un día de edad fue 15%, y de una antera de seis días de edad, de la misma flor, fue 10%). Así, por lo menos parte del polen colocado por un insecto sobre un estigma inmaduro no receptivo el primer día de antesis puede permanecer viable hasta que el estigma se pone receptivo, y luego puede germinar.

El polen sobre los estigmas que fueron cortados uno y dos días después de la polinización todavía no había germinado, y los ovarios de las flores de las cuales estos estigmas habían sido extraídos se abortaron. El polen sobre un estigma cortado tres días después de la polinización presentó 25% de germinación, y el ovario de la flor de la cual este estigma fue removido se desarrolló en un fruto. Así, el estigma se tornó receptivo el tercer día de la antesis (es decir, en aproximadamente el punto medio del período de cinco a seis días de la antesis); esto coincidió con el agrandamiento notable del estigma.

E. caucana, a diferencia de la mayoría de las especies de *Eucharis* (Meerow, 1989), es auto-compatible (Tabla 3.1). [Otro género de Amaryllidaceae, *Zephyranthes*, también incluye tanto especies auto-compatibles como especies auto-incompatibles (Ghosh & Shivanna, 1984; Broyles & Wyatt, 1991)]. Experimentos de exclusión en plantas cultivadas y silvestres de *E. caucana* mostraron que esta especie es capaz de reproducirse por la autogamia, sin la polinización a mano y sin visitas de polinizadores (pero con éxito muy reducido comparado con la polinización por un vector). La agamospermia probablemente no ocurre en esta especie (Tabla 3.1).

En experimentos con plantas cultivadas (Tabla 3.1), no hubo una diferencia significativa (prueba Z, Zar [1999]) en el porcentaje de producción de frutos entre las auto-polinizaciones de estigmas pequeños y las de estigmas grandes, las polinizaciones cruzadas de estigmas pequeños y las de estigmas grandes, el total de auto-polinizaciones y el de polinizaciones cruzadas, y el total de polinizaciones de estigmas pequeños y el de polinizaciones de estigmas grandes. La progenie (F1 y F2) que resultó de la auto-polinización es viable y fértil.

En plantas cultivadas, el néctar fue producido solamente durante el primer día de antesis (durante el día o de noche); el volumen por flor fue 9-63,5 µl (media = 29 µl, $n = 21$ flores). La composición de azúcares del néctar fue analizada de cuatro muestras de plantas cultivadas y dos muestras de plantas silvestres. Las proporciones de fructosa:glucosa:sacarosa en plantas cultivadas fueron: 6:6:88, 7:6:87, 7:7:86, 8:8:84; en plantas silvestres: 9:8:83, 14:13:73. Así, la proporción de fructosa a glucosa en todas las muestras

fue aproximadamente 1:1, y la razón media de sacarosa:hexosa fue 6,35 en plantas cultivadas y 3,79 en plantas silvestres.

El limbo del perianto de *E. caucana* está abierto, y el polen está disponible para todos los visitantes. El néctar, sin embargo, el cual se produce en nectarios septales (Meerow, 1989), está escondido dentro del tubo del perianto, y está disponible sólo a insectos de lengua larga o a insectos pequeños capaces de arrastrarse hacia abajo, hasta la base de la copa estaminal, e ingerir néctar de la boca del tubo de perianto.

Las flores de *E. caucana* no emiten ningún olor perceptible, ni de día ni de noche. Las flores comienzan a abrirse de día o de noche. Una vez que una flor se abre, permanece abierta continuamente, día y noche, hasta el fin del periodo de antesis de cinco a seis días.

Los únicos visitantes durante 18 horas de observación nocturna, incluyendo una noche entera, fueron zancudos (Culicidae), los cuales utilizan las flores como percha. Todos los otros visitantes observados son diurnos. Aparte de los depredadores y ladrones de néctar, 43 especies de insectos visitaron las flores de *E. caucana* durante 258 horas de observación diurna en El Medio (Tabla 3.2). Los visitantes más comunes fueron *Plebeia* sp. nov. (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae), *Copestylum chalybescens*, *C. tympanitis* y *C. vagum* (Diptera: Syrphidae), y *Cyrsulus* sp. (Coleoptera: Chrysomelidae) (Fig. 3.1). *Apis mellifera* fue visto sólo una vez y no es un visitante importante. No hubo visitas de animales vertebrados.

Las abejas y moscas visitaron las flores de *E. caucana* mucho más frecuentemente que los coleópteros y mariposas (Tabla 3.3). Hay una diferencia notable en el número máximo de visitas entre las moscas sírfidas y las abejas melipóninas y halíctidas (Fig. 3.2). Las moscas sírfidas buscaron sólo polen; nunca descendieron la copa estaminal para buscar néctar, aunque se sabe que muchas especies de sírfidas (sobre todo los machos) se alimentan de néctar (Gilbert, 1986). En cambio, las abejas buscaron tanto polen como néctar, y frecuentemente descendieron hasta la base de la copa estaminal. Las abejas tocaron los estigmas con mayor frecuencia que los otros insectos, con excepción de las mariposas (pero las mariposas no fueron visitantes frecuentes). Cuando buscaba néctar, *Plebeia* sp. nov. frecuentemente descendía un filamento y seguía la línea longitudinal verde que se alinea con cada filamento, a lo largo de la copa estaminal, hasta que alcanzaba la boca del tubo de perianto. Este comportamiento sugiere que estas líneas verdes funcionan como guías de néctar. Experimentos de exclusión selectiva mostraron que *Plebeia* sp. nov. puede polinizar *E. caucana* (Tabla 3.1).

Las mariposas hesperíidas usualmente pasaron por dos etapas de comportamiento en sus visitas (Fig. 3.3). Primero, ellas posaron en el borde del limbo del perianto, inclinaron su cuerpo hacia adelante, e insertaron su lengua en el perianto. Después de (aparentemente) no lograr alcanzar el néctar por

medio de este método, ellas insertaron el cuerpo entero en el perianto, con sólo la parte posterior de las alas sobresaliendo. Cuando entraron al perianto, tocaron las anteras y el estigma con sus patas, alas dobladas y abdomen.

Aunque *Eucharis caucana* es completamente auto-compatible, bajo condiciones naturales probablemente practica la xenogamia con frecuencia. Posee dos mecanismos para bloquear la auto-polinización: primero, las flores son protandras, y cuando el estigma se pone grande y receptivo, los insectos visitantes probablemente ya habrán removido la mayoría del polen de las anteras; segundo, las flores se abren en secuencia, usualmente con un traslapo de no más de un día entre dos flores sucesivas. En estos casos de traslapo, la flor más vieja probablemente ya habrá sido polinizada antes de que el polen de la flor más joven pueda ser llevado por un insecto al estigma de la flor más vieja.

La auto-compatibilidad en esta especie pueda actuar principalmente como un mecanismo secundario en caso de que la xenogamia no ocurra. La auto-polinización, por medio de vectores como insectos, puede ocurrir por geitonogamia (la deposición del polen de la flor recién abierta sobre el estigma de la flor más vieja, en la misma planta, en su último día de antesis), o por la deposición sobre el estigma pequeño e inmaduro de polen de las anteras de la misma flor, con subsecuente maduración del estigma y germinación del polen. Los experimentos arriba descritos [viabilidad de polen, receptividad de estigma, auto-polinización de estigmas pequeños (Tabla 3.1)] muestran que ésta es posible. *Plebeia* sp. nov., en su movimiento desde una antera a otra antera de la misma flor, toca frecuentemente el estigma. Especímenes de *Plebeia* sp. nov. y abejas halíctidas colectados durante sus visitas a las flores de *E. caucana* llevaban los granos de polen grandes y distintivos (Meerow, 1989) de la especie sobre la superficie ventral de sus abdómenes; así, ellos pueden auto-polinizar las flores en la etapa de estigma pequeño.

La proporción fructosa:glucosa de 1:1 es típica de Amaryllidaceae, pero la proporción muy alta de sacarosa:hexosa no es típica; se conoce en Amaryllidaceae sólo en el género *Hymenocallis* (Ben-Erik van Wyk, com. pers.), el cual es polinizado por polillas esfíngidas. Las especies altamente fragantes de *Eucharis* subgénero *Heterocharis* probablemente también son polinizadas por esfíngidos (Alan Meerow, pers. com.).

Baker & Baker (1983) clasificaron el néctar según la proporción sacarosa: hexosa (<0,1 = hexosa-dominante, 0,1-0,499 = hexosa-rico, 0,5-0,999 = sacarosa-rico, ≥1,0 = sacarosa-dominante). Ellos encontraron que las flores polinizadas por las abejas de lengua corta, moscas y murciélagos tienden a ser hexosa-ricas o hexosa-dominantes; en cambio, las flores polinizadas por las abejas de lengua larga y los colibríes, y las flores de tubo largo polinizadas por lepidópteros (incluyendo Sphingidae y Hesperiidae) tienden a ser sacarosa-ricas o sacarosa-dominantes.

El néctar de *Eucharis caucana* es extremadamente sacarosa-dominante. Las observaciones realizadas en el campo indican que en la localidad tipo sus flores no son, actualmente, visitadas por colibríes ni lepidópteros nocturnos; son visitadas por lepidópteros diurnos (en su mayoría Hesperiidae), pero éstos no son visitantes comunes. Las flores de *E. caucana* (la cual pertenece al subgénero *Eucharis*) carecen de la fragancia fuerte típica de las especies de *Eucharis* subgénero *Heterocharis*, que son polinizadas por Sphingidae. Meerow (1989) notó que el subgénero *Heterocharis* es el más primitivo de los dos subgéneros.

Una hipótesis para investigación en el futuro es que *E. caucana* desciende de un ancestro cuyas flores eran fuertemente fragantes y polinizadas por esfíngidos; ha perdido la fragancia fuerte y ha cambiado de polinizadores, pero ha retenido el contenido de néctar típico de las flores polinizadas por esfíngidos. La carencia de fragancia fuerte (durante el período entero de antesis) sugiere que los esfíngidos ahora no son polinizadores de *E. caucana*.

Actualmente, *Eucharis caucana* utiliza lo que Baker (1961) llamó un "sistema de polinización combinado". Ninguna especie ni orden actúa como el único polinizador. La polinización puede realizarse por especies de todos los cuatro órdenes de insectos que visitan las flores; muchas especies de todos estos órdenes tocan las anteras y el estigma durante sus visitas.

Sin embargo, algunas especies de insectos (sobre todo los visitantes más comunes) probablemente polinizan con más frecuencia que los otros visitantes. Creo que *Plebeia* sp. nov. y las tres especies más comunes de *Copestylum* son los polinizadores más importantes en el sitio de estudio. La polinización por moscas en los bosques tropicales se conoce en ciertas otras especies de plantas de sotobosque, y (por lo menos en algunos lugares) puede ser restringida a especies de sotobosque (Henderson, 1986; Kress & Beach, 1994; Ervik & Feil, 1997).

En algunas especies de otras familias de plantas se ha mostrado que ciertas especies de *Trigona* s.l. son ladrones de néctar en vez de polinizadores (Roubik, 1982; Mori & Boeke, 1987), aunque algunas especies de *Trigona* s.l. aparentemente sí polinizan (Mori & Boeke, 1987). Para *Eucharis caucana*, *Plebeia* sp. nov. (clasificada antes como *Trigona*) es un polinizador (Tabla 3.1).

Para alcanzar el néctar, las mariposas tienen que insertar sus cuerpos enteros dentro del perianto. Este comportamiento, el cual ha sido fotografiado en *Datura* (Solanaceae), en California, por Baker (1961), es el resultado de una estrategia de las plantas para obligar al insecto a polinizar; la planta mantiene la distancia entre el estigma y el néctar más larga que la longitud de la lengua del polinizador, para que el insecto no pueda obtener el néctar desde una cierta distancia mientras que evita el contacto con las anteras y el estigma (Nilsson, 1988; Goldblatt et al., 1995).

La diferencia notable entre las horas del mayor número de visitas de moscas sírfidas y abejas (Fig. 3.2) puede ser causada por la selección para

evitar los encuentros agonísticos, con el fin de llevar al máximo la actividad de recolección de polen durante las visitas. Esta separación en el tiempo puede tener la misma función que la separación en el espacio de las sírfidas y abejas que ocurre en las flores de una especie de Amaryllidaceae del Viejo Mundo, *Sternbergia clusiana* (Dafni & Werker, 1982). También es posible que las horas del número máximo de visitas no estén vinculadas a interacciones interespecíficas, sino que son una respuesta a algún parámetro ambiental (como por ejemplo, la temperatura óptima para la actividad).

Varios de los insectos que visitan *Eucharis caucana* son muy escasos o son especies indescritas. Estos polinizadores, la planta que ellos polinizan, y todo el ecosistema, con sus interacciones bióticas complejas, del cual los polinizadores forman una parte, están en grave peligro de extinción. Estas especies, que persisten en fragmentos pequeños de su hábitat original, están condenadas a la extinción a causa de la pérdida de dispersores, recursos alimenticios inadecuados, y acervos genéticos reducidos. Una vez que desaparezcan, todo nuestro conocimiento de ellos estará basado en unos pocos estudios como éste.

***Tabla 3.1. Experimentos de cría en** Eucharis caucana.*

***Breeding experiments in** Eucharis caucana.*

Tipo de experimento Type of experiment	Npl	Nfl	Nfr	%fr	Nse
PLANTAS CULTIVADAS: CULTIVATED PLANTS:					
Agamospermia Agamospermy	2	9	0	0	0
Autogamia Autogamy	10	46	7	15,2	1-14 (n.c.)
Auto-polinización, estigma peq. Self-pollination, stigma small	10	30	15	50,0	1-12 (5,4)
Auto-polinización, estigma gran. Self-pollination, stigma large	9	28	18	64,3	1-15 (5,7)
Polinización cruzada, estig. peq. Cross-pollination, stigma small	12	33	22	66,7	1-11 (4,8)
Polinización cruzada, estig. gran. Cross-pollination, stigma large	14	31	17	54,8	2-12 (6,9)
Auto-polinización total Total self-pollination	19	58	33	56,9	1-15 (5,5)
Polinización cruzada total Total cross-pollination	26	64	39	60,9	1-12 (5,7)
Estigma pequeña total Total small stigma	22	63	37	58,7	1-12 (5,1)
Estigma grande total Total large stigma	23	59	35	59,3	1-15 (6,3)
PLANTAS SILVESTRES: WILD PLANTS:					
Autogamia Autogamy	8	19	10	52,6	n.c.
Polinización por *Plebeia* sp. nov Pollination by *Plebeia* sp. nov.	3	3	3	100	3-13 (n.c.)

Npl = número de plantas que recibieron polen, Nfl = número de flores experimentales que recibieron polen, Nfr = número de frutos producidos por flores experimentales, %fr = % de flores experimentales que produjeron frutos maduros, Nse = número de semillas por fruto: mínimo-máximo (media), nc = no fue posible contar. En experimentos de autogamia, las inflorescencias fueron ensacadas sin intervención; en experimentos de autopolinización y polinización cruzada, las flores fueron polinizadas a mano.

Npl = number of pollen-recipient plants, Nfl = number of experimental pollen-recipient flowers, Nfr = number of fruits produced by experimental flowers, %fr = % of experimental flowers that produced mature fruits, Nse = number of seeds per fruit: minimum-maximum (mean), nc = not possible to count. In autogamy experiments, inflorescences were bagged without intervention; in self- and cross-pollination experiments, flowers were hand-pollinated.

Tabla 3.2. Visitantes diurnos a las flores de** Eucharis caucana **en el bosque de la hacienda El Medio (258 horas de observación, 16 de septiembre de 1989 a 21 de septiembre de 1991).

Diurnal visitors to flowers of** Eucharis caucana **in the forest of the hacienda El Medio (258 h of observation, 16 September 1989 to 21 September 1991).

Coleoptera (9 spp.):
Chrysomelidae: * *Cyrsulus* sp.; *Diabrotica* sp.; 7 spp. indet.
Diptera (22 spp.):
Drosophilidae: *Drosophila* sp.
Muscidae: 1 sp. indet.
Syrphidae: * *Copestylum chalybescens* (Wiedemann); *Copestylum musciana* (Curran); * *Copestylum tympanitis* (Fabricius); * *Copestylum vagum* (Wiedemann); *Copestylum* sp., near *correctum* Curran (F. C. Thompson sp. no. 92-9); *Copestylum* sp., near *mocanum* Curran; *Ocyptamus neuralis* (Curran) (fue conocido sólo del tipo; was known only from type); *Ocyptamus pumila* (Austen); *Ocyptamus* sp. (*tristis* sp. group); *Ocyptamus* sp. (v*ictoria* sp. group); *Ornidia obesa* (Fabricius); *Trichopsomia urania* Hull (fue conocido sólo del macho; was known only from male); *Xanthandrus bucephalus* (Wiedemann); 4 spp. indet.
Families indet. (mosquitos; gnats): 3 spp. indet.
Hymenoptera (4 spp.):
Apidae: Apinae: *Apis mellifera* L.; Meliponinae: *Plebeia* sp. nov. (será descrito por P. Moure; will be described by P. Moure).
Halictidae: *Augochlora* (*Augochlora*) sp. aff. *smaragdina* Fr.
Family indet.: 1 sp. indet.
Lepidoptera (8 spp.):
Hesperiidae: 6 spp. indet.
Families indet.: 2 spp. indet.

* = visitantes más comunes
* = most common visitors

Tabla 3.3. Número y porcentaje de visitas a** Eucharis caucana **(Amaryllidaceae) y comportamiento durante visitas de cuatro órdenes de insectos durante 258 horas de observación en el bosque de la hacienda El Medio.

Number and percentage of visits to** Eucharis caucana **(Amaryllidaceae) and visiting behavior by four orders of insects during 258 h of observation in the forest of the hacienda El Medio.

Orden Order	**No. visitas No. visits**	**% visitas totales % total visits**	**Contacto con antera (%) Anther contact (%)**	**Contacto con estigma (%) Stigma contact (%)**	**Búsqueda de néctar (%) Nectar-seeking (%)**
Diptera	686	41,7	32,1	8,5	0
Hymenoptera	639	38,8	75,7	13,3	23,9
Coleoptera	236	14,4	31,8	8,5	8,9
Lepidoptera	84	5,1	52,4	15,5	65,5

Las visitas se definen como contacto físico con cualquier parte de una flor abierta (contactos repetidos muy pronto con la misma flor por el mismo individuo de insecto se cuentan como una visita; contactos con flores separadas por el mismo insecto se cuentan como visitas separadas). Contactos con anteras separadas de la misma flor (o con la misma antera más de una vez) en la misma visita se cuentan como un contacto con la antera. La búsqueda de néctar se define como caminar hacia adentro a lo largo de la copa estaminal hasta la boca del tubo del perianto o (en mariposas) insertar la lengua en el perianto. % visitas totales = porcentaje de visitas por todos los insectos. Contacto con antera, contacto con estigma, y búsqueda de néctar son el porcentaje de visitas solamente por este orden de insectos. Visitas por zancudos (Culicidae) y hormigas (Formicidae) fueron escasas y no están incluidas en esta tabla.

Visits are defined as physical contact with any part of an open flower (closely repeated contacts with the same flower by the same individual insect are counted as one visit; contacts with separate flowers by the same insect are counted as separate visits). Contacts with separate anthers of the same flower (or the same anther more than once) on the same visit are counted as one anther contact. Nectar-seeking is defined as walking inward along the staminal cup to the mouth of the perianth tube or (in butterflies) inserting the tongue into the perianth. % total visits = percentage of visits by all insects. Anther contact, stigma contact, and nectar-seeking are percentage of visits by this order of insects only. Visits by mosquitoes (Culicidae) and ants (Formicidae) were rare and are not included in this table.



Fig. 3.1 Insectos que visitan las flores de *Eucharis caucana*. (a) *Plebeia* sp. nov. (Hymenoptera: Apidae); cuerpo del insecto: 5 mm de largo. (b) *Copestylum vagum* (Wiedemann) (Diptera: Syrphidae); cuerpo del insecto: 8 mm de largo.

Insect visitors to flowers of *Eucharis caucana*. (a) *Plebeia* sp. nov. (Hymenoptera: Apidae); insect body: 5 mm long. (b) *Copestylum vagum* (Wiedemann) (Diptera: Syrphidae); insect body: 8 mm long.

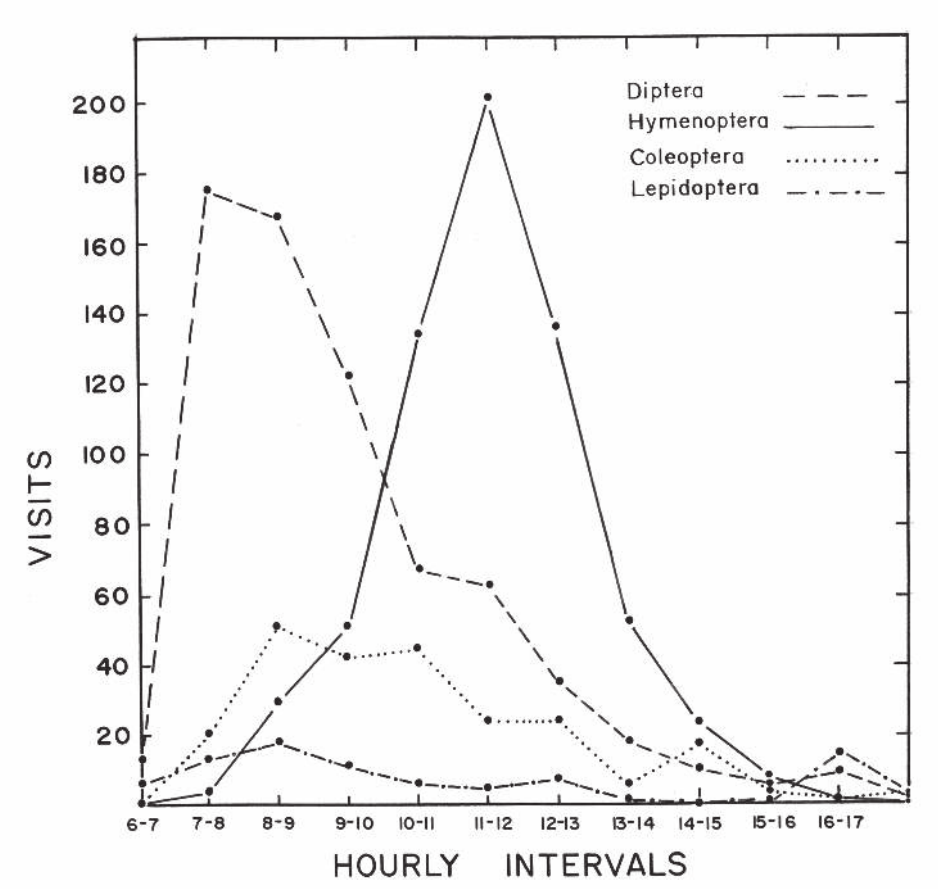


Fig. 3.2 Número de visitas de insectos a las flores de *Eucharis caucana* (Amaryllidaceae) por intervalo de horas en el bosque de El Medio. Los datos de 258 horas diurnas de observación (del 16 de septiembre de 1989 al 21 de septiembre de 1991) están combinados. Cada punto representa el número total de visitas por un orden determinado de insectos durante un intervalo determinado de una hora durante todos los días de observación. Note la separación temporal de los puntos máximos de visitas de las moscas y las abejas.

Number of insect visits to flowers of *Eucharis caucana* (Amaryllidaceae) per hourly interval at the forest of El Medio. Data from 258 h of diurnal observation (16 September 1989 to 21 September 1991) are combined. Each point represents total number of visits by a given order of insects during a given one-hour interval during all days of observation. Note temporal separation of peak visiting hours of flies and bees.

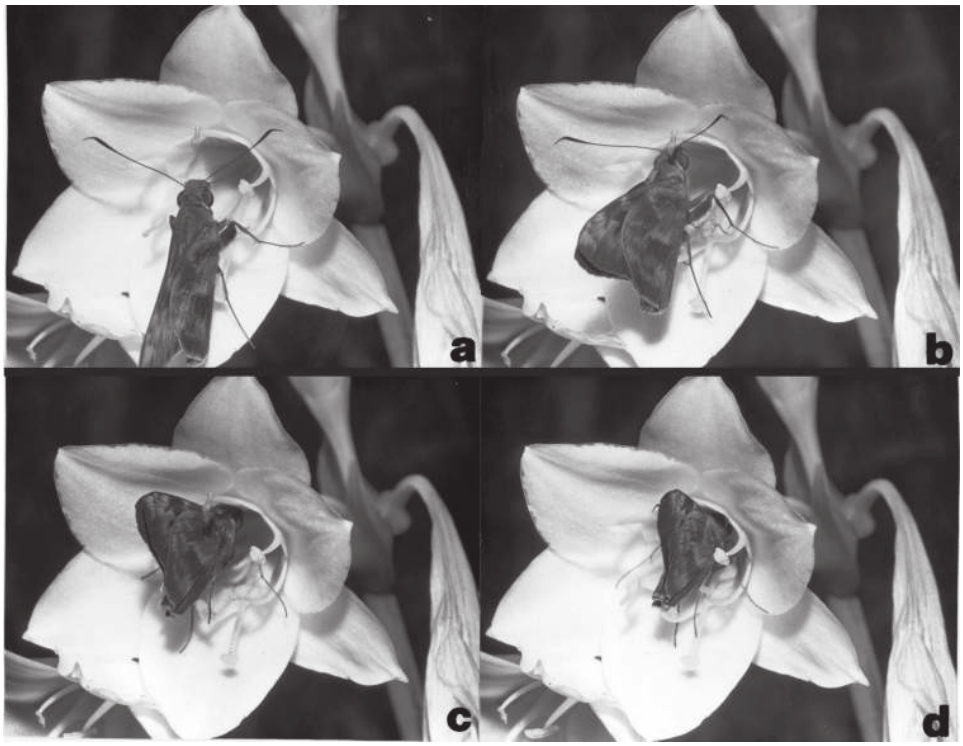


Fig. 3.3 El comportamiento de una mariposa hesperíida durante una visita a una flor de *Eucharis caucana* (Amaryllidaceae) en el bosque de El Medio; la secuencia de comportamiento es: a, b, c, d; cuerpo del insecto (sin incluir las alas): 18 mm de largo.

Behavior of a hesperiid butterfly (skipper) visiting a flower of *Eucharis caucana* (Amaryllidaceae) at the forest of El Medio; behavioral sequence: a, b, c, d; insect body (not including wings): 18 mm long.

CHAPTER 3

POLLINATION BIOLOGY OF A COLOMBIAN AMAZON LILY, *Eucharis caucana* (AMARYLLIDACEAE)

The Cauca Valley comprises 400,000 ha of mostly flat terrain lying between the Western and Central Cordilleras of the Andes in western Colombia. It formerly was covered by forests (partly seasonally inundated), bamboo groves, marshes, and lagoons. The original vegetation has now mostly been replaced by extensive sugar cane plantations. Only a small number of forest patches remains; none of these covers more than 25 ha. The original forest-adapted fauna and flora of the Cauca Valley now survive only in these forest fragments.

Since 1986, personnel of the Universidad del Valle have carried out studies of the biota of these tropical dry forests. In 1987, the author and colleagues discovered a new species of Amaryllidaceae in one of these forests (El Medio); this species, *Eucharis caucana*, was described by Alan Meerow (1989). This species now is known from only four populations and probably is endemic to the Cauca Valley and adjacent piedmont of the Andes. The cause of its rarity is the destruction of its habitat.

The wild population of *Eucharis caucana* at the type locality of El Medio flowers twice a year, but individual plants usually flower no more than once a year. Peak anthesis of the population coincides with peak rainfall (see Chapter 2 of this book).

Very little is known about the pollination ecology of the genus *Eucharis*, except a few reports of visitation by euglossine bees (Vogel, 1963; Zucchi et al., 1969).

Pollinators reported in genera of Amaryllidaceae other than *Eucharis* are birds (Nectariniidae, Trochilidae), bats, bees (*Andrena*, *Anthophora*, *Apis*, *Proxylocopa),* butterflies, hawkmoths, and syrphid flies (Ford et al., 1979;

Dafni & Werker, 1982; Grant, 1983; Howell & Prakash, 1990; Johnson & Bond, 1994; Arroyo & Dafni, 1995; Herrera, 1995; Alan Meerow, pers. comm.). Most of these studies were done in extratropical regions.

The purpose of this study was to expand knowledge of the pollination biology of tropical species of the family Amaryllidaceae and to elucidate one facet of plant-pollinator relationships of native forests of the Cauca Valley before this remnant ecosystem disappears entirely.

This study was carried out at the type locality of *E. caucana*, in a remnant secondary forest of 12.5 ha at the Hacienda El Medio in the Municipio de Zarzal, Departamento del Valle del Cauca, Colombia (4º20'07"N, 76º04'52"W), at 950 m elevation. Mean annual precipitation is 1316 mm and mean annual temperature is about 23º C. There are two rainy seasons (March to May and September to November) and two dry seasons. In the Holdridge (1967) system, this zone would be placed approximately in the Tropical Dry Forest formation, but proximity to the Río La Paila (120 m distant) causes a high water table, so that the forest floristically and physiognomically resembles Tropical Moist Forest, with a very low percentage of deciduous trees. This forest formerly was a cacao grove which was abandoned in the 1930's. It is dominated by giant *caracolí* trees, *Anacardium excelsum* (Kunth) Skeels, Anacardiaceae, which attain 40 m height and 2 m dbh.

Field and laboratory observations of *E. caucana* were made from 1989 to 1998; 324 wild plants at El Medio were labeled. Insect visitors to wild plants were observed for 276 h at El Medio from 16 September 1989 to 21 September 1991. Voucher specimens of insect visitors were deposited in the collection of the Departamento de Biología of the Universidad del Valle; additional voucher specimens of Syrphidae were deposited in the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D. C., U. S. A.

Breeding experiments were carried out with wild plants at El Medio and with cultivated plants in Cali. In all breeding experiments, flowers were individually labeled and inflorescences were enclosed before anthesis with fine-mesh bags. In flowers tested for agamospermy, anthers were removed shortly before onset of anthesis. Anthers also were removed from flowers used for hand-pollination in cross- and self-pollination tests; some of these flowers were pollinated before stigma enlargement and others after stigma enlargement. Anthers were not removed from flowers tested for autogamy without intervention. In three experiments to test whether *Plebeia* sp. nov. (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae) can pollinate *E. caucana*, the inflorescence of a wild plant was bagged before anthesis. At the onset of anthesis, the bag was removed, and only *Plebeia* sp. nov. were allowed to visit the flower, for 80-103 min; all other visitors were driven away. The flower was then emasculated, the other flowers in bud were removed, and the inflorescence was rebagged.

To measure duration of pollen viability, six anthers from a single flower were removed and placed in a dry sterile vial. Each day during the following six days, one of these anthers was rubbed on a slide; a few drops of a solution of boric acid, glucose, magnesium sulfate, and potassium nitrate were added, and a cover slip was applied. The slide was placed in a covered Petri dish lined with wet filter paper and was examined for pollen germination under the microscope after 24 h.

To test stigma receptivity, stigmas were excised 24, 48, and 72 h after pollination, placed in Alexander's stain (Alexander, 1969; Snow & Roubik, 1987) 75-90 min, and observed with a dissecting microscope.

Nectar samples were measured with Drummond micropipettes and immediately spotted onto Whatman #1 filter paper; analysis of sugar content was carried out by Ben-Erik van Wyk at Rand Afrikaans University in South Africa, using high pressure liquid chromatography.

Significance of differences in fruit set was tested by a Z test comparing two proportions (Zar, 1999).

Eucharis caucana is a herbaceous bulbiferous perennial that lacks an aerial stem. At the onset of the flowering season, it produces a single erect peduncle 21-79 cm tall, which is covered with a whitish, waxy bloom (not present on petioles); this may be a mechanism to protect nectar against ants, which slip when they attempt to climb the peduncles.

The white perianth is 6.5-8 cm long, with a curved tube and a patent limb. In wild plants, two to six flowers (mean four) are produced per plant. Flowers open sequentially, often with a one-day overlap between the last day of anthesis of the older flower and the first day of anthesis of the younger flower. Usually there are no more than two flowers open simultaneously, and when this occurs, one flower always is several days older than the other. The period of anthesis of each flower is five to six days. Flowers are protandrous; anthers usually dehisce shortly before anthesis, but at the beginning of anthesis, the stigma is small (ca. 1.5 mm diameter) and unreceptive. During anthesis, the stigma enlarges (to 4 mm diameter) and becomes receptive.

E. caucana is capable of reproducing asexually by offsets (short basal subterranean shoots); this and poor seed dispersal explain its clumped distribution at the type locality.

Some pollen of *E. caucana* remains viable for at least six days after anther dehiscence (germination in medium on slides from a one-day-old anther was 15%, and from a six-day-old anther from the same flower, 10%). Thus at least some of the pollen placed by an insect on an immature unreceptive stigma on the first day of anthesis can remain viable until the stigma becomes receptive, and then germinate.

Pollen on stigmas excised one and two days after pollination had not yet germinated, and the ovaries of the flowers from which these stigmas had

been excised aborted. Pollen on a stigma excised three days after pollination showed 25% germination, and the ovary of the flower from which this stigma was removed developed into a fruit. Thus the stigma becomes receptive on the third day of anthesis (that is, at about the midpoint of the five- to six-day period of anthesis); this coincides with noticeable enlargement of the stigma.

E. caucana, unlike most species of *Eucharis* (Meerow, 1989), is self-compatible (Table 3.1). (Another amaryllidaceous genus, *Zephyranthes*, also includes both self-compatible and self-incompatible species [Ghosh & Shivanna, 1984; Broyles & Wyatt, 1991].) Exclusion experiments in both cultivated and wild plants of *E. caucana* showed that this species is capable of reproducing, without hand-pollination and without pollinator visits, by autogamy (but with greatly reduced success compared with pollination by a vector). Agamospermy probably does not occur in this species (Table 3.1).

In experiments with cultivated plants (Table 3.1), there was no significant difference [Z test, Zar (1999)] in percentage of fruit-set between small- and large-stigma self-pollinations, small- and large-stigma cross-pollinations, total self- and cross-pollinations, and total small- and large-stigma pollinations. Offspring (F1 and F2) resulting from self-pollination are viable and fertile.

In cultivated plants, nectar was produced only during the first day of anthesis (during daylight or at night); volume per flower was 9-63.5 µl (mean = 29 µl, n = 21 flowers). Nectar sugar composition was analyzed from four samples from cultivated plants and two samples from wild plants. Ratios of fructose: glucose: sucrose were, in cultivated plants: 6:6:88, 7:6:87, 7:7:86, 8:8:84; in wild plants: 9:8:83, 14:13:73. Thus the ratio of fructose to glucose in all samples was about 1:1, and the mean sucrose: hexose ratio was 6.35 in cultivated plants and 3.79 in wild plants.

The perianth limb of *E. caucana* is open, and pollen is available to all visitors. Nectar, however, which is produced in septal nectaries (Meerow, 1989), is hidden within the perianth tube and is available only to long-tongued insects or to small insects able to crawl down to the base of the staminal cup and ingest nectar from the mouth of the perianth tube.

Flowers of *E. caucana* do not emit any perceptible odor, neither by day nor at night.

Flowers begin to open either in daylight or at night. Once a flower opens, it remains open continuously, day and night, until the end of the five- to six-day period of anthesis.

The only visitors observed during 18 h of nocturnal observation, including one entire night, were mosquitoes (Culicidae), which use the flowers as a perch. All other visitors observed are diurnal. Apart from predators and nectar thieves, 43 species of insects visited the flowers of *E. caucana* during 258 h of diurnal observation at El Medio (Table 3.2). The most common visitors were *Plebeia* sp. nov. (Hymenoptera: Apidae:

Meliponinae), *Copestylum chalybescens*, *C. tympanitis*, and *C. vagum* (Diptera: Syrphidae), and *Cyrsulus* sp. (Coleoptera: Chrysomelidae) (Fig. 3.1). *Apis mellifera* was seen only once and is not an important visitor. There were no vertebrate visitors.

Bees and flies visited flowers of *E. caucana* much more frequently than did beetles and butterflies (Table 3.3). There is a marked difference in peak visiting hours between syrphid flies and meliponine and halictid bees (Fig. 3.2). Syrphid flies sought only pollen; they never descended the staminal cup to seek nectar, although many species of syrphids (particularly males) are known to feed on nectar (Gilbert, 1986). In contrast, bees sought both pollen and nectar and often descended to the base of the staminal cup. Bees touched the stigmas with greater frequency than other insects except butterflies (but butterflies were infrequent visitors). When seeking nectar, *Plebeia* sp. nov. often descended a filament and followed the green longitudinal line that is aligned with each filament, along the staminal cup, until reaching the mouth of the perianth tube. This behavior suggests that these green lines function as nectar guides. Selective exclusion experiments showed that *Plebeia* sp. nov. can pollinate *E. caucana* (Table 3.1).

Hesperiid butterflies usually passed through two behavioral stages in their visits (Fig. 3.3). First, they perched on the border of the perianth limb, inclined their body forward, and inserted their tongue into the perianth. After (apparently) failing to reach the nectar by this method, they inserted their entire body into the perianth, with only the posterior portion of the wings protruding. While entering the perianth, they touched the anthers and stigma with their feet, folded wings, and abdomen.

Although *Eucharis caucana* is completely self-compatible, under natural conditions it probably frequently practices xenogamy. It possesses two mechanisms to block self-pollination: first, the flowers are protandrous, and by the time the stigma becomes enlarged and receptive, insect visitors probably will have removed most pollen from the anthers; second, the flowers open sequentially, with usually no more than a one-day overlap in anthesis between two successive flowers. In these cases of overlap, the older flower probably already will have been pollinated before pollen from the younger flower can be carried by an insect to the stigma of the older flower.

Self-compatibility in this species may act primarily as a "back-up mechanism," in case xenogamy does not occur. Self-pollination, by means of insect vectors, could occur either by geitonogamy (deposition of pollen from the recently opened flower upon the enlarged stigma of the older flower, on the same plant, in its final day of anthesis) or by deposition on the small, immature stigma of pollen from anthers of the same flower, with subsequent stigma maturation and pollen germination. Experiments described above (pollen viability, stigma receptivity, small-stigma self-pollination [Table

3.1]) show that the latter is possible. *Plebeia* sp. nov., in its passage from one anther to another of the same flower, frequently touches the stigma. Specimens of *Plebeia* sp. nov. and of halictid bees collected while visiting flowers of *E. caucana* bore the distinctive large pollen grains (Meerow, 1989) of that species on the ventral surface of their abdomens; thus they could self-pollinate flowers at the small-stigma stage.

The fructose: glucose ratio of 1:1 is typical of Amaryllidaceae, but the very high sucrose: hexose ratio is not typical; it is known in Amaryllidaceae only in the genus *Hymenocallis* (Ben-Erik van Wyk, pers. comm.). *Hymenocallis* is pollinated by sphingid moths, and the strongly fragrant species of *Eucharis* subgenus *Heterocharis* probably also are pollinated by sphingids (Alan Meerow, pers. comm.).

Baker & Baker (1983) classified nectar according to the sucrose: hexose ratio (<0.1 = hexose-dominant, 0.1-0.499 = hexose-rich, 0.5-0.999 = sucrose-rich, ≥1.0 = sucrose-dominant). They found that flowers pollinated by short-tongued bees, flies, and bats tend to be hexose-rich or hexose-dominant, whereas flowers pollinated by long-tongued bees and hummingbirds, and long-tubed flowers pollinated by lepidopterans (including sphingids and skippers) tend to be sucrose-rich or sucrose-dominant.

The nectar of *Eucharis caucana* is extremely sucrose-dominant. Field observations indicate that at the type locality its flowers are not, at present, visited by hummingbirds nor nocturnal lepidopterans; they are visited by diurnal lepidopterans (mostly hesperiids [skippers]), but these are not common visitors. Flowers of *E. caucana* (which belongs to subgenus *Eucharis*) lack the strong fragrance typical of sphingid-pollinated species of *Eucharis* of the subgenus *Heterocharis*. Meerow (1989) noted that subgenus *Heterocharis* is the more primitive of the two subgenera.

I propose the following hypothesis for future investigation: *E. caucana* is descended from an ancestor whose flowers were strongly fragrant and sphingid-pollinated; it has lost strong fragrance and changed pollinators, but has retained nectar content typical of sphingid-pollinated flowers. Lack of strong fragrance (during the entire period of anthesis) suggests that sphingids are not now pollinators of *E. caucana*.

At present, *Eucharis caucana* employs what Baker (1961) called a "combined pollination system." No single species nor order acts as the sole pollinator. Instead, pollination may be carried out by species of all four orders of insects that visit the flowers; many species of all these orders contact both anthers and stigma during their visits.

Nevertheless, some species of insects (particularly the most common visitors) probably pollinate more frequently than do other visitors. I believe that *Plebeia* sp. nov. and the three most common species of *Copestylum* are the most important pollinators at the study site. Fly pollination in tropical forests is known in certain other understory species of plants and (at least

in some places) may be restricted to understory species (Henderson, 1986; Kress & Beach, 1994; Ervik & Feil, 1997).

In some species of other plant families, certain species of *Trigona*, s.l., have been shown to be nectar thieves rather than pollinators (Roubik, 1982; Mori & Boeke, 1987), although some species of *Trigona*, s.l., apparently do pollinate (Mori & Boeke, 1987). For *Eucharis caucana*, *Plebeia* sp. nov. (previously placed in *Trigona*) is a pollinator (Table 3.1).

To reach the nectar, butterflies must insert their entire bodies into the perianth. This behavior, which has been photographed in Californian *Datura* (Solanaceae) by Baker (1961), results from a plant strategy to force the insect to pollinate; the plant maintains its stigma-nectar distance longer than the tongue length of the pollinator, so that the insect may not obtain nectar from a distance while avoiding contact with the anthers and stigma (Nilsson, 1988; Goldblatt et al., 1995).

The noteworthy difference between peak visiting hours of syrphid flies and bees (Fig. 3.2) may be caused by selection for avoidance of agonistic encounters, to maximize pollen-gathering activity during visits. This temporal separation may serve the same function as the spatial separation of syrphids and bees found in the flowers of an Old World species of Amaryllidaceae, *Sternbergia clusiana* (Dafni & Werker, 1982). It also is possible that peak visiting hours are not linked to interspecific interactions, but are a response to some environmental parameter (such as optimal temperature for activity).

Several of the insect visitors to *E. caucana* are very rare or undescribed species. These pollinators, the plant they pollinate, and the whole ecosystem, with its complex biotic interactions, of which they form a part, are in grave danger of extinction. These species, persisting in small fragments of their original habitat, are doomed because of loss of dispersers, inadequate food resources, and reduced gene pools. Once they disappear, our entire knowledge of them will be based on a few studies such as this one.

PÁGINA EN BLANCO
EN LA EDICIÓN IMPRESA

Capítulo 4

ESTRATEGIAS POSIBLES DE DISPERSIÓN, Y PÉRDIDA DE DISPERSORES, DE LOS GÉNEROS *Eucharis* y *Plagiolirion* (AMARYLLIDACEAE) EN EL SUROCCIDENTE DE COLOMBIA

En los departamentos del Valle del Cauca y Risaralda, en la parte suroccidental de Colombia, existen en estado silvestre por lo menos diez especies de plantas de la familia Amaryllidaceae. Entre 1989 y 2008 el autor realizó estudios de cuatro de estas especies: *Eucharis bonplandii* (Kunth) Traub, *E. caucana* Meerow, *E. sanderi* Baker y *Plagiolirion horsmannii* Baker. Durante un análisis fenológico de *E. caucana*, se notó la falta de dispersión de las semillas, y esto condujo a observaciones sobre la estrategia de dispersión de las cuatro especies incluidas en este estudio.

El sitio de estudio de la población silvestre de *Eucharis caucana* fue un bosque secundario de 12,5 ha en el sector llamado "La Flora", de la parte occidental de la hacienda El Medio (4°20'07"N, 76°04'52"W), al occidente de la carretera Panamericana, al norte del pueblo de La Paila, en el municipio de Zarzal, departamento del Valle del Cauca, Colombia. Este bosque es el único remanente de un cacaotal grande que existía aquí antes de 1960 (Iván Cadavid, com. pers.).

Se realizó un estudio fenológico de *Eucharis caucana* en este bosque entre 1989 y 1996. Todas las plantas adultas fueron marcadas con etiquetas plásticas. La población silvestre fue visitada cada 15 días durante 3,5 años, desde octubre de 1992 hasta febrero de 1996. Las observaciones se hicieron con base en la producción y pérdida de las hojas, la floración, la producción y maduración de los frutos, y la presencia y duración de las semillas en los frutos abiertos. En 1990, un observatorio fabricado de tela verde fue colocado dentro del bosque, adyacente a un grupo de plantas de *E. caucana* que tenía frutos abiertos. Los individuos con frutos abiertos fueron

observados desde el observatorio, de día, durante 54 horas, en ocho días diferentes, con el fin de averiguar cuáles animales dispersaban las semillas.

Entre 1995 y 2008, se realizaron observaciones en Cali sobre la morfología de frutos y semillas y la fenología de individuos cultivados de *Eucharis bonplandii*, *E. sanderi* y *Plagiolirion horsmannii*. Estos individuos fueron cultivados de semillas procedentes de poblaciones silvestres de estas especies (*E. bonplandii*: hacienda Vera Cruz, municipio de Cartago, Valle del Cauca; *E. sanderi*: costa pacífica cerca de Buenaventura, municipio de Buenaventura, Valle del Cauca; *P. horsmannii*: hacienda Alejandría, municipio de Pereira, Risaralda).

Eucharis sanderi

El profesor Robert Tulio González Mina, de la Universidad del Pacífico en Buenaventura, ha estudiado poblaciones silvestres de *Eucharis sanderi* en su hábitat natural en la región de la costa pacífica del departamento del Valle del Cauca. Él observó que estas plantas crecen a lo largo de las orillas de quebradas. Antes de la madurez de los frutos, el pedúnculo se encorva hacia abajo, y los frutos tocan el suelo. Cuando los frutos se abren, las semillas permanecen articuladas a los frutos por aproximadamente una semana, y luego se caen (Robert Tulio González Mina, com. pers.).

Cultivé *E. sanderi* de semillas suministradas por R. T. González Mina. Esta especie es auto-compatible; las plantas auto-polinizadas a mano produjeron frutos. Usualmente se producen sólo dos flores y frutos (Fig. 4.1b). Antes de la maduración de los frutos, el pedúnculo se encorva hacia abajo en forma de arco. Entre 27 y 38 días después del inicio de la antesis, los pedúnculos de las plantas en fruto se habían encorvado hacia abajo hasta alcanzar el nivel del suelo (Fig. 4.2). Esto ocurrió mucho antes de la madurez de los frutos (el cambio final de color del fruto sucedió aproximadamente 95 a 98 días después de la polinización). El color de los frutos fue anaranjado muy pálido apagado a café muy pálido. Cuando el color del fruto cambió a café pálido, la textura del pericarpo se puso cartácea (como papel).

Las semillas negras tienen una cubierta floja, arrugada y mate (a diferencia de la cubierta turgente, lisa y brillante de las otras tres especies estudiadas), con una gruesa capa esponjosa debajo de la superficie, y flotan en el agua. Son mucho más grandes que las semillas de las otras tres especies [12-21 mm de largo versus 8-12 mm de largo (Fig. 4.3)].

El hábitat ribereño, la encorvadura del pedúnculo hacia abajo antes de la madurez de los frutos, el color apagado del fruto y de la semilla, y la capa gruesa y esponjosa debajo de la superficie de la semilla sugieren que el mecanismo de dispersión de las semillas es la hidrocoria. La ubicación de las plantas silvestres observadas por el profesor González Mina sugiere que los frutos puedan dejar caer las semillas directamente en una quebrada,

o tan cerca que el desbordamiento durante los períodos lluviosos pudiera llevar las semillas quebrada abajo.

Plagiolirion horsmannii

Plagiolirion horsmannii difiere de las otras tres especies estudiadas en sus flores, que son mucho más numerosas, más pequeñas y zigomorfas; usualmente todos los seis tépalos están en el lado superior de la flor (Fig. 1.2a). Las flores son sostenidas por un pedúnculo erguido. Como en las otras tres especies estudiadas, las flores son protandras y auto-compatibles. Varias horas después del comienzo de la antesis, las anteras se abren, pero el estilo está declinado. El estilo se levanta gradualmente, alcanzando una posición horizontal al tercer día de la antesis. El quinto o sexto día, los tépalos se marchitan, pero nunca se cierran.

Los frutos son mucho más pequeños que en las otras tres especies (Tabla 1.1). Son amarillento pálido o verde-amarillos. Usualmente, dos carpelos se abortan, dejando sólo un carpelo fértil, el cual se abre en dos valvas 60-71 días después de la polinización de la flor. Las dos valvas se marchitan el segundo día después de la dehiscencia, dejando la semilla solitaria erguida y completamente expuesta. La semilla es subglobosa, 8-11 mm de largo x 6-9 mm de ancho, turgente, lisa, negra y brillante.

Así, hay una diferencia notable en la estrategia de dispersión entre *P. horsmannii* y las otras tres especies estudiadas. Se produce sólo una semilla por carpelo, y usualmente sólo uno de los tres carpelos produce una semilla. En cambio, *E. caucana* no tiene más de seis flores en una inflorescencia (versus 15-26 o raras veces más en *P. horsmannii*), y los tres carpelos son fértiles, produciendo hasta seis semillas por carpelo.

La diferencia en producción de semillas por fruto pueda estar relacionada con el modo de dispersión. La semilla solitaria de *Plagiolirion horsmannii*, visualmente, es un imitador perfecto de una baya (Fig. 4.1a). No ofrece ninguna recompensa. Se pudiera ingerir entera y pasarse ilesa por el tracto digestivo en otro lugar, efectuando así la dispersión. Pequeñas aves frugívoras pueden ser los dispersores.

Eucharis caucana y *Eucharis bonplandii*

Tanto *Eucharis caucana* como *E. bonplandii* tienen frutos trilobados y capsulares, de un color anaranjado conspicuo. Cuando los frutos se abren, revelan las semillas negras y brillantes por dentro. Como Meerow (1989) notó, el color negro brillante de las semillas contrasta fuertemente con el pericarpo anaranjado (carátula y Fig. 4.4a, 4.4b). Los frutos se abren sucesivamente (no simultáneamente). Los pedúnculos permanecen erguidos por varias semanas después del comienzo de la dehiscencia de los frutos.

La mayoría de las semillas permanece firmemente articulada a los frutos abiertos.

El autor observó plantas de *Eucharis caucana* en fruto desde un observatorio en el bosque de El Medio. Durante 54 horas de observación diurna, en ocho días, no se apreció dispersión de las semillas. Ardillas (*Sciurus granatensis* Humboldt) y Tinamús Chicos (*Crypturellus soui* Hermann) pasaron justo al lado de las plantas de *E. caucana* en fruto, pero no mostraron interés en ellas. Semana tras semana, se observó el mismo número de semillas articuladas a los mismos frutos. Algunas semillas se desprendieron y se cayeron directamente debajo del pedúnculo, pero la mayoría de las semillas permaneció articulada a los frutos abiertos hasta que el pedúnculo senescente se desplomó. Así, la distancia de dispersión no fue más de la longitud del pedúnculo.

Actualmente, las semillas de *E. caucana* en el bosque de El Medio raras veces se dispersan. En el pasado, en cambio, se dispersaban; la especie se encuentra en cuatro localidades en el valle geográfico del río Cauca y el piedemonte adyacente, y dentro del bosque de El Medio, las plantas de esta especie están agregadas en siete grupos principales, con un espacio de varios metros entre los grupos.

¿Cuál fue el agente de dispersión de *Eucharis caucana*? Es improbable que las semillas fueran dispersadas por hormigas. Las semillas dispersadas por hormigas usualmente llevan un elaiosoma rico en nutrientes (Pijl, 1982); las semillas del género amarilidáceo *Sternbergia*, del Viejo Mundo, las cuales son dispersadas por hormigas, tienen elaiosomas (Dafni & Werker, 1982). Los elaiosomas no se encuentran en las semillas de *E. caucana* (ni tampoco en las semillas de las otras tres especies que se incluyen en este estudio). Una hormiga dispersora tendría poco incentivo para llevar una semilla de esta índole. En siete años de observación en el campo, nunca vi las hormigas arrimarse a estas semillas.

Las semillas de todas las cuatro especies de Amaryllidaceae que fueron estudiadas flotan en el agua. Es posible que la hidrocoria fue un mecanismo subsidiario de dispersión (algunos bosques del valle geográfico del río Cauca anteriormente sufrían la inundación estacional), pero (a diferencia de *E. sanderi*) la capa subsuperficial delgada de la semilla, el pedúnculo erguido, los frutos de color anaranjado conspicuo y el contraste notable entre los colores del pericarpo y las semillas de *E. caucana* y *E. bonplandii* sugieren un agente principal de dispersión diferente.

El despliegue de los frutos y semillas muestra cinco de las nueve características que Pijl (1982) incluyó en su síndrome de diásporas dispersadas por aves: colores que señalan cuándo los frutos están maduros, carencia de olor, articulación permanente de semillas, carencia de cáscara cerrada y dura, y semillas expuestas. Las aves perciben colores (Walls, 1942; Goldsmith, 2006) y probablemente utilizan el color para encontrar

frutos idóneos (Wheelwright & Janson, 1985); los despliegues de frutos llenos de color probablemente evolucionaron para la atracción de agentes de dispersión aviares (Willson & Thompson, 1982). Bajo ciertas condiciones experimentales, las aves frugívoras remueven más rápidamente los frutos de despliegues bicolores que los de despliegues de un solo color (Morden-Moore & Willson, 1982; Willson & Melampy, 1983). En dos bosques neotropicales, 71,8% de las especies de plantas con frutos maduros negros tienen colores asociados que contrastan (Wheelwright & Janson, 1985). Los despliegues de frutos bicolores pueden aumentar la probabilidad de dispersión de las semillas cuando las aves frugívoras están escasas (Willson & Thompson, 1982).

Considero que el despliegue notable de frutos y semillas de *Eucharis caucana* y *E. bonplandii* es un caso de ornitocoria mimética (McKey, 1980; Pijl, 1982), no con semillas en sí, sino con colores de fruto y semillas que contrastan. Esta es una estrategia de engaño. La planta en sí no ofrece ninguna recompensa para un ave dispersora. Los modelos bicolores o tricolores que sí ofrecen una recompensa (arilos comestibles) abundan en el bosque de El Medio, por ejemplo, *Drymonia serrulata* (Jacq.) Mart. (Gesneriaceae), *Guarea guidonia* (L.) Sleumer (Meliaceae), *Cupania latifolia* Kunth (Sapindaceae), y *Paullinia fraxinifolia* Triana & Planch (Sapindaceae).

No es sorprendente que los dispersores de *E. caucana* posiblemente ya no existan en El Medio, considerando la destrucción casi total del hábitat y fauna asociada que ha ocurrido en el valle geográfico del río Cauca. El bosque de El Medio es un remanente diminuto inmerso en un mar de caña de azúcar.

Los dispersores anteriores de *E. caucana* y *E. bonplandii* pudieran haber sido aves pequeñas frugívoras o parcialmente frugívoras, como Pipridae, Thraupidae y Tyrannidae. Uno de los mejores candidatos para un antiguo dispersor es el Saltarín Barbiamarillo, *Manacus vitellinus* (Gould), un píprido que era residente en el valle geográfico del río Cauca (Hilty & Brown, 1986). Todavía se encuentra a 1.100 m en la parte baja del piedemonte de la cordillera Occidental en La Buitrera (adyacente a Cali). Esta ave busca alimentos a niveles bajos dentro de bosque, es un "tragador" frugívoro (no un "triturador"), y aunque es pequeña, tiene una boca grande (abertura más de 1 cm), y así puede ingerir fácilmente las semillas de 7 a 8 mm de ancho de *E. caucana* y *E. bonplandii* (Humberto Álvarez, com. pers.). Las semillas de otras familias de plantas pasan por el tracto digestivo de los Pipridae en estado viable (Levey et al., 1994).

Eucharis caucana es una planta que aparentemente ha perdido sus dispersores. Terborgh & Winter (1980) y Ortiz-Quijano (1992) notaron que los animales frugívoros a veces se desaparecen de fragmentos pequeños de hábitat, porque estos fragmentos carecen de los recursos nutritivos suficientes para mantener los frugívoros durante todo el año. La pérdida de

los animales frugívoros reduce significativamente la dispersión de semillas (Cramer et al., 2007). Desafortunadamente, la pérdida de dispersores probablemente será común en manchas pequeñas de bosques tropicales y pueda causar la extinción de muchas especies de plantas que actualmente persisten en fragmentos pequeños de hábitat (Redford, 1992). Estas especies condenadas han sido designadas acertadamente como los "muertos vivientes" (Janzen, 1986, 1988; Raven, 1999).

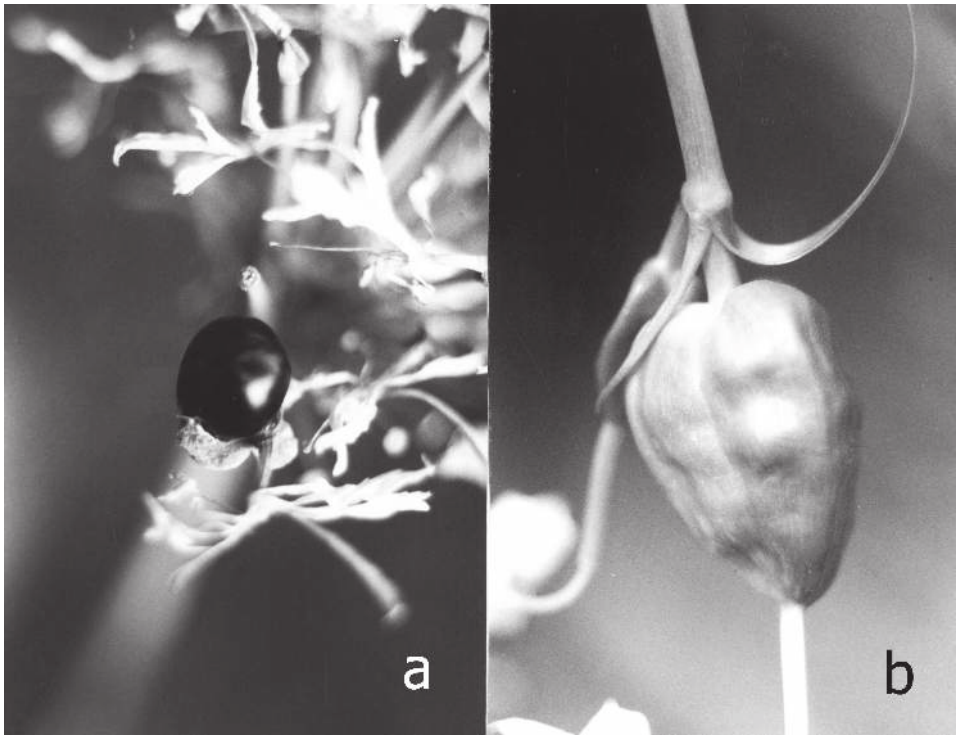


Fig. 4.1 (a) Fruto abierto de *Plagiolirion horsmannii*; las valvas del fruto abierto están debajo de la semilla solitaria, la cual imita una baya negra. (b) Fruto de *Eucharis sanderi*; el pedúnculo está encorvado hacia abajo.

(a) Open fruit of *Plagiolirion horsmannii*; the valves of the open fruit are below the solitary seed, which mimics a black berry. (b) Fruit of *Eucharis sanderi*; the peduncle is curved downward.



Fig. 4.2 *Eucharis sanderi* en fruto, con el pedúnculo encorvado hacia abajo (probablemente una estrategia para facilitar la hidrocoria).

Eucharis sanderi in fruit, with the peduncle curved downward (probably a strategy to facilitate hydrochory).



Fig. 4.3 Semillas de tres especies de Amaryllidaceae; de izquierda a derecha: *Eucharis sanderi, Eucharis caucana, Eucharis bonplandii.* La semilla a la derecha tiene 8 mm de largo.

*S*eeds of three species of Amaryllidaceae; from left to right: *Eucharis sanderi, Eucharis caucana, Eucharis bonplandii. Seed at right is 8 mm long.*

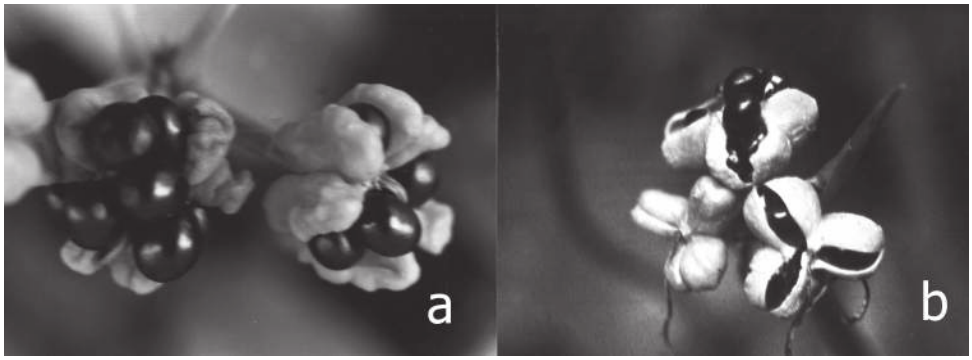


Fig. 4.4 Frutos de dos especies de Amaryllidaceae.

Fruits of two species of Amaryllidaceae.
(a) *Eucharis bonplandii.* (b) *Eucharis caucana.*

PÁGINA EN BLANCO
EN LA EDICIÓN IMPRESA

CHAPTER 4

POSSIBLE DISPERSAL STRATEGIES, AND DISPERSER LOSS, IN THE GENERA *Eucharis* AND *Plagiolirion* (AMARYLLIDACEAE) IN SOUTHWESTERN COLOMBIA

In the departments of Valle del Cauca and Risaralda in southwestern Colombia, there are at least ten wild species of plants of the family Amaryllidaceae. From 1989 to 2008, the author carried out studies of four of these species: *Eucharis bonplandii* (Kunth) Traub, *E. caucana* Meerow, *E. sanderi* Baker, and *Plagiolirion horsmannii* Baker. During a phenological study of *E. caucana*, the author noted the lack of dispersal of the seeds, and this led to observations on the dispersal strategy of the four species included in this study.

The study site of the wild population of *Eucharis caucana* was a secondary forest of 12.5 ha in the sector called "La Flora" of the western part of the hacienda El Medio (4°20'07"N, 76°04'52"W), west of the Panamerican highway, north of the town of La Paila, in the municipality of Zarzal, department of Valle del Cauca, Colombia. This forest is the only remnant of a large cacao grove that existed here before 1960 (Iván Cadavid, pers. comm.).

The author carried out a phenological study of *Eucharis caucana* in this forest from 1989 to 1996. All adult plants were marked with plastic labels. The wild population was visited every two weeks during 3.5 years, from October, 1992, to February, 1996. Observations were made on leaf production and loss, flowering, fruit production and maturation, and presence and duration of seeds in open fruits. In 1990, a blind made of green cloth was placed in the forest adjacent to a group of plants of *E. caucana* that had open fruits. The individuals with open fruits were observed from the blind, in daylight hours, during 54 hours on eight different days, to ascertain which animals dispersed the seeds.

Between 1995 and 2008, observations were made in Cali on the morphology of fruits and seeds and phenology of cultivated individuals of *Eucharis bonplandii*, *E. sanderi*, and *Plagiolirion horsmannii.* These individuals were cultivated from seeds taken from wild populations of these species (*E. bonplandii*: hacienda Vera Cruz, municipality of Cartago, Valle del Cauca; *E. sanderi*: Pacific coast near Buenaventura, municipality of Buenaventura, Valle del Cauca; *P. horsmannii*: hacienda Alejandría, municipality of Pereira, Risaralda).

Eucharis sanderi

Professor Robert Tulio González-Mina, of the Universidad del Pacífico in Buenaventura, has studied wild populations of *Eucharis sanderi* in their natural habitat in the Pacific coastal region of the department of Valle del Cauca. He observed that these plants grow along the shores of small streams (*quebradas*). Before fruit maturity, the peduncle curves downward, and the fruits touch the soil. When the fruits dehisce, the seeds remain attached to the fruits for about one week, and then fall (Robert Tulio González-Mina, pers. comm.).

I cultivated *E. sanderi* from seeds supplied by R. T. González-Mina. This species is self-compatible; plants self-pollinated by hand produced fruits. Usually only two flowers and fruits are produced (Fig. 4.1b). Before fruit maturity, the peduncle curves downward in an arc. By 27-38 days after the beginning of anthesis, peduncles of fruiting plants had curved downward so far that their fruits reached ground level (Fig. 4.2). This occurred well before fruit maturity (final fruit color change occurred about 95-98 days after pollination). Fruit color was very pale dull orange to very pale brown. By the time fruit color changed to pale brown, the texture of the pericarp became chartaceous (papery).

The black seeds have a loose, wrinkled, dull coat (unlike the turgid, smooth, shiny coat of the three other species studied). They have a thick, spongy, subsurface layer and float in water. They are much larger than the seeds of the three other species (12-21 mm long, versus 8-12 mm long, Fig. 4.3).

The streamside habitat, downward curving of the peduncle before fruit maturity, dull fruit and seed color, and thick, spongy, subsurface layer of the seeds suggest that hydrochory is the seed dispersal mechanism. The position of the wild plants observed by Professor González-Mina suggests that the fruits may drop the seeds directly into a stream, or so close that overflow during rainy periods could carry the seeds downstream.

Plagiolirion horsmannii

Plagiolirion horsmannii differs from the other three species studied in its much more numerous and smaller, zygomorphic flowers; usually all six tepals are borne on the upper side of the flower (Fig. 1.2a). The flowers are borne on an erect peduncle. As in the three other species studied, the flowers are protandrous and self-compatible. Several hours after the beginning of anthesis, the anthers dehisce, but the style is declinate. The style gradually rises, reaching a horizontal position by the third day of anthesis. By the fifth or sixth day, the tepals wither, but they never close.

The fruits are much smaller than in the other three species (Table 1.1). They are pale yellowish or yellow-green. Usually, two carpels abort, leaving only one fertile carpel, which opens in two valves 60-71 days after pollination of the flower. The two valves wither by the second day after dehiscence, leaving the solitary seed upright and completely exposed. The seed is subglobose, 8-11 mm long x 6-9 mm wide, turgid, smooth, black, and shiny.

Thus there is a notable difference in dispersal strategy between *P. horsmannii* and the other three species studied. Only one seed per carpel is produced, and usually only one of the three carpels produces a seed. In contrast, *Eucharis caucana* has no more than six flowers in an inflorescence (versus 15-26 or rarely more in *P. horsmannii*), and all three carpels are fertile, producing up to six seeds per carpel.

The difference in seed production per fruit may be related to the mode of dispersal. The solitary seed of *Plagiolirion horsmannii*, visually, is a perfect berry mimic (Fig. 4.1a). It offers no reward. It could be swallowed whole and pass out of the digestive tract unharmed at another place, thus effecting dispersal. Small frugivorous birds might be the dispersers.

Eucharis caucana and *Eucharis bonplandii*

Both *Eucharis caucana* and *E. bonplandii* have conspicuous, orange, three-lobed capsular fruits. When the fruits open, they reveal the shiny, black seeds within. As Meerow (1989) noted, the shiny, black color of the seeds contrasts sharply with the orange pericarp (cover photo and Fig. 4.4a, 4.4b). Fruits dehisce successively (not simultaneously). The peduncles remain erect for several weeks after the beginning of fruit dehiscence. Most seeds remain firmly attached to the open fruits.

The author observed fruiting plants of *Eucharis caucana* from a blind at the forest of El Medio. During 54 hours of diurnal observation on eight days, no seed dispersal was observed. Squirrels (*Sciurus granatensis* Humboldt) and Little Tinamous (*Crypturellus soui* Hermann) passed immediately adjacent to fruiting plants of *E. caucana*, but showed no interest in them.

Week after week, I observed the same number of attached seeds in the same fruits. Some seeds became detached and fell directly beneath the peduncle, but most seeds remained attached to dehisced fruits until the senescent peduncle collapsed. Thus dispersal distance was no more than the length of the peduncle.

Seeds of *E. caucana* in the forest of El Medio rarely are dispersed at present. In the past, however, they were dispersed; the species is found at four localities in the Cauca Valley and adjacent piedmont, and within the forest at El Medio plants of this species are aggregated in seven major clumps, which are separated by several meters from each other.

What was the dispersal agent of *Eucharis caucana*? It is unlikely that seeds were dispersed by ants. Ant-dispersed seeds usually bear a nutrient-rich elaiosome (Pijl, 1982); seeds of the Old World amaryllidaceous genus *Sternbergia*, which are dispersed by ants, have elaiosomes (Dafni & Werker, 1982). Elaiosomes are lacking in the seeds of *E. caucana* (and in the seeds of the three other species included in this study). A dispersing ant would have little incentive to carry off such a seed. In seven years of field observation, I never saw ants approach these seeds.

The seeds of all four amaryllidaceous species studied float in water. It is possible that hydrochory was a subsidiary dispersal mechanism (some forests of the Cauca Valley formerly were subject to seasonal flooding), but (unlike *E. sanderi*) the thin subsurface layer of the seeds, erect peduncle, conspicuous orange fruits, and striking color contrast between pericarp and seeds of *E. caucana* and *E. bonplandii* suggest a different principal dispersal agent.

The fruit-seed display exhibits five of the nine characteristics that Pijl (1982) included in his syndrome of bird diaspores: signalling colors when mature, lack of odor, permanent attachment of seeds, no closed hard rind, and exposed seeds. Birds perceive colors (Walls, 1942; Goldsmith, 2006) and probably use color to find suitable fruits (Wheelwright & Janson, 1985); colorful fruit displays probably evolved for the attraction of avian dispersal agents (Willson & Thompson, 1982). Under certain experimental conditions, frugivorous birds remove fruits more rapidly from bicolored displays than from single-colored displays (Morden-Moore & Willson, 1982; Willson & Melampy, 1983). In two neotropical forests, 71.8% of plant species with black ripe fruits have associated contrasting colors (Wheelwright & Janson, 1985). Bicolored fruit displays may increase the probability of seed dispersal when avian frugivores are scarce (Willson & Thompson, 1982).

I believe that the striking fruit-seed display of *Eucharis caucana* and *E. bonplandii* is a case of mimetic ornithochory (McKey, 1980; Pijl, 1982), not with seeds alone, but with contrasting colors of fruit and seeds. This is a strategy of deceit. The plant itself offers no reward for an avian disperser. Bicolored or tricolored models that do offer a reward (edible

arils) abound in the forest of El Medio, e.g., *Drymonia serrulata* (Jacq.) Mart. (Gesneriaceae), *Guarea guidonia* (L.) Sleumer (Meliaceae), *Cupania latifolia* Kunth (Sapindaceae), and *Paullinia fraxinifolia* Triana & Planch. (Sapindaceae).

It is not surprising that dispersers of *E. caucana* may no longer exist at El Medio, given the near-total destruction of habitat and associated fauna that has occurred in the Cauca Valley. The forest of El Medio is a tiny remnant immersed in a sea of sugar cane.

Former dispersers of *E. caucana* and *E. bonplandii* may have been small frugivorous or partly frugivorous birds, such as Pipridae, Thraupidae, and Tyrannidae. One of the best candidates for a former disperser is the Golden-collared Manakin, *Manacus vitellinus* (Gould), a piprid formerly resident in the Cauca Valley (Hilty & Brown, 1986). It still is present at 1100 m in the lower piedmont of the Western Cordillera at La Buitrera (adjacent to Cali). It forages at low levels within forest, is a frugivorous "gulper" (not a "masher"), and although small, has a large mouth (gape over 1 cm) and thus could easily swallow the 7-8 mm-wide seeds of *E. caucana* and *E. bonplandii* (Humberto Álvarez, pers. comm.). Seeds of other plant families pass through the digestive tract of manakins in viable condition (Levey et al., 1994).

Eucharis caucana is a plant that apparently has lost its dispersers. Terborgh & Winter (1980) and Ortiz-Quijano (1992) noted that frugivorous animals sometimes disappear from small fragments of habitat, because these fragments lack sufficient nutrient resources to maintain frugivores throughout the year. Loss of frugivorous animals significantly reduces seed dispersal (Cramer et al., 2007). Unfortunately, disperser loss probably will become common in the tropics and may cause extinction of many species of plants that now persist in small fragments of habitat (Redford, 1992). These doomed species have been aptly called the "living dead" (Janzen, 1986, 1988 ; Raven, 1999).

PÁGINA EN BLANCO
EN LA EDICIÓN IMPRESA

GLOSARIO
GLOSSARY

Actinomorfo: Se refiere a un objeto que tiene una simetría como una estrella o un círculo; es decir, se puede dividir en mitades iguales mediante un corte en cualquier radio del objeto.

Antera: La parte terminal de un estambre, dentro de la cual se produce el polen.

Antesis: El período en que una flor está abierta.

Arilo: Una estructura carnosa, usualmente con un color llamativo, que cubre parcialmente una semilla; es comestible, y tiene la función de atraer un animal que dispersará la semilla.

Auto-compatible: Se refiere a una planta que es capaz de producir frutos y semillas si su flor es polinizada con polen de la misma planta (el mismo individuo).

Cápsula: Un fruto que se abre en una manera genéticamente programada (a lo largo de ciertas líneas).

Carpelo: Una de las partes femeninas de la flor, que representa, según la teoría clásica de Goethe, una hoja modificada. Un carpelo puede ser solitario o puede haber varios carpelos libres (no unidos); sin embargo, en la mayoría de las flores, los carpelos se unen para formar un pistilo compuesto. Los términos carpelo y pistilo no son sinónimos. Un carpelo es el órgano femenino básico, que representa una hoja modificada. Si está libre, se puede llamar un pistilo simple, pero si los carpelos se unen, el pistilo no es un carpelo, sino un pistilo compuesto que abarca dos o más carpelos.

Connato: Se refiere a partes semejantes que se unen (como un pétalo con otro pétalo).

Copa estaminal: Una copa formada por la unión de los filamentos de los estambres.

Declinado: Inclinado hacia abajo.

Dehiscencia: El proceso de abrirse (se dice de los frutos y las anteras). Un fruto que es capaz de abrirse por sí mismo en un patrón programado genéticamente se llama un fruto dehiscente.

Dispersor: Un animal que mueve las semillas desde la planta madre hasta otro lugar.

Efecto de borde: Se refiere a la influencia de las condiciones ambientales por fuera de un bosque sobre una planta o animal que se ubica dentro del bosque cerca al borde del mismo.

Elaiosoma: Un tipo de arilo con alto contenido de aceite.

Endémico: Se refiere a una especie (u otro taxón, como un género o familia) que se encuentra en estado silvestre sólo en cierta zona (la zona puede ser pequeña, como un valle, o grande, como un país).

Endogamia: Es el cruce entre machos y hembras estrechamente emparentados, lo que puede causar malformaciones o problemas fisiológicos en la progenie.

Equitante: Se refiere a las hojas cuyas bases están montadas una sobre otra, como si fueran jinetes montados sobre un caballo.

Estambre: El órgano masculino de una flor; consiste en dos partes: el filamento y la antera.

Estigma: La parte terminal del órgano femenino (pistilo) de una flor; su función es recibir el polen, el cual germina sobre el estigma.

Estilo: Parte del órgano femenino (pistilo) de la flor; tiene la forma de un tallito, y se extiende hacia arriba desde el ápice del ovario; en su ápice se encuentra el estigma (que recibe el polen).

Exserto: Se refiere a una parte floral que sobresale de la boca del perianto.

Fenología: El estudio de fenómenos naturales que ocurren periódicamente, como la producción y caída de hojas, la floración y la producción de frutos.

Filamento: La parte basal de un estambre, usualmente alargado, como un tallito; no produce polen.

Geitonogamia: Polinización de una flor con polen procedente de otra flor de la misma planta (el mismo individuo).

Geniculado: Doblado, como una rodilla.

Guía de néctar: Una línea o mancha de un color diferente del color de la mayoría de la flor, que tiene la función de indicar a un insecto visitante la ubicación del néctar.

Haz: El lado superior (adaxial) de una hoja.

Hexaploide: Con seis juegos de cromosomas en el núcleo de cada célula.

Hidrocoria: Dispersión de semillas por el agua.

Incluido: Se refiere a una parte floral que no sobresale de la boca del perianto.

Inflorescencia: Un grupo de flores, organizado en un patrón que es característico de cada especie.

Infundibuliforme: De forma de un embudo.

Limbo: La parte terminal de un perianto, donde los pétalos o tépalos están libres (no unidos); se aplica este término a las flores en las cuales la base está unida en un tubo.

Lóculo: Una de las cámaras dentro de un ovario (o un fruto), el cual, incluyendo sus paredes, frecuentemente (pero no siempre) representa un carpelo.

Ornitocoria: Dispersión de semillas por aves.

Ovario: La parte basal del órgano femenino (pistilo) de una flor, la cual contiene los óvulos, y se convierte en el fruto.

Óvulo: Una semilla joven, antes de la fecundación; contiene el gameto femenino (huevo).

Pedúnculo: El tallo de una inflorescencia. No se debe confundir con un pedicelo, que es el tallo de una flor o fruto.

Perianto: Se refiere a los sépalos y los pétalos de una flor, como un conjunto.

Pericarpo: La pared de un fruto.

Pétalo: Una de las partes del segundo verticilo (círculo) de partes florales (desde afuera hacia adentro); usualmente tiene un color vistoso o que contrasta con el resto de la flor, para atraer a un animal polinizador.

Pistilo: El órgano femenino de la flor, ubicado en el centro de la flor; se compone de una parte basal ensanchada (ovario) que contiene los óvulos, un tallito (estilo), y un estigma terminal, que recibe el polen.

Polinización: El aterrizaje de granos de polen sobre el estigma de una flor, o la transferencia de polen al estigma de una flor.

Protandro: Se refiere a una flor en la cual los estambres se maduran antes del estigma; es una estrategia para evitar la autofecundación.

Ribereño: Que vive cerca de un río o quebrada.

Sépalo: Una de las partes del primer verticilo (círculo) de partes florales (el verticilo más externo); usualmente es verde y cubre la flor en la etapa de yema, pero en Amaryllidaceae es del mismo color de los pétalos.

Síndrome: Una combinación de características que adaptan una flor a cierto modo de polinización.

Tépalo: Se refiere a una de las partes del perianto, cuando éste no está diferenciado en sépalos y pétalos.

Tetraploide: Con cuatro juegos de cromosomas en el núcleo de cada célula.

Tubo: La parte basal de un perianto cuando los tépalos o pétalos están unidos (connatos) en la base; la parte apical, donde los tépalos o pétalos están libres, se llama limbo.

Valva: Uno de los lóbulos o segmentos libres de un fruto dehiscente que se ha abierto.

Xenogamia: Polinización de una flor con polen procedente de una flor de otra planta (otro individuo de la misma especie).

Zigomorfo: Se refiere a un objeto que tiene simetría bilateral; es decir, sólo se puede partir en mitades iguales mediante un corte; si se corta en otros sitios, las dos partes no serán iguales. Un ejemplo es el ser humano.

LITERATURA CITADA
LITERATURE CITED

Alexander, M. P. (1969). Differential staining of aborted and nonaborted pollen. Stain Technology 44: 117-122.

Arroyo, J. & A. Dafni (1995). Variations in habitat, season, flower traits and pollinators in dimorphic *Narcissus tazetta* L. (Amaryllidaceae) in Israel. New Phytologist 129: 135-145.

Baker, H. G. (1961). The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. Quarterly Review of Biology 36: 64-73.

Baker, H. G. & I. Baker (1983). Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. pp. 117-141 *in* C. E. Jones & R. J. Little (eds.), Handbook of experimental pollination biology. Scientific and Academic Editions, Van Nostrand Reinhold, New York, New York, U. S. A.

Broyles, S. B. & R. Wyatt (1991). The breeding system of *Zephyranthes atamasco* (Amaryllidaceae). Bulletin of the Torrey Botanical Club 118: 137-140.

Budnikov, G. B. & V. V. Kricsfalusy (1994). Bioecological study of *Galanthus nivalis* L. in the East Carpathians. Thaiszia 4: 49-75.

Cramer, J. M., R. C. G. Mesquita, T. Vizcarra Bentos, B. Moser, & G. B. Williamson (2007). Forest fragmentation reduces seed dispersal of *Duckeodendron cestroides*, a central Amazon endemic. Biotropica 39: 709-718.

Dafni, A., D. Cohen, & I. Noy-Meir (1981). Life-cycle variation in geophytes. Annals ofthe Missouri Botanical Garden 68: 652-660.

Dafni, A. & E. Werker (1982). Pollination ecology of *Sternbergia clusiana* (Ker-Gawler) Spreng. (Amaryllidaceae). New Phytologist 91: 571-577.

Ervik, F. & J. P. Feil (1997). Reproductive biology of the monoecious understory palm *Prestoea schultzeana* in Amazonian Ecuador. Biotropica 29: 309-317.

Ford, H. A., D.C. Paton, & N. Forde (1979). Birds as pollinators of Australian plants. New Zealand Journal of Botany 17: 590-519.

Ghosh, S. & K. R. Shivanna (1984). Structure and cytochemistry of the stigma and pollen-pistil interaction in *Zephyranthes*. Annals of Botany 53: 91-105.

Gilbert, F. S. (1986). Hoverflies. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.

Goldblatt, P., J. C. Manning, & P. Bernhardt (1995). Pollination biology of *Lapeirousia* subgenus *Lapeirousia* (Iridaceae) in southern Africa; floral divergence and adaptation for long-tongued fly pollination. Annals of the Missouri Botanical Garden 82: 517-534.

Goldsmith, T. H. (2006). What birds see. Scientific American 295 (1): 50-57.

Grant, V. (1983). The systematic and geographical distribution of hawkmoth flowers in the temperate North American flora. Botanical Gazette 144: 439-449.

Henderson, A. (1986). A review of pollination studies in the Palmae. The Botanical Review 52: 221-259.

Herrera, C. M. (1995). Floral biology, microclimate and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb. Ecology 76: 218-228.

Hilty, S. L. & W. L. Brown (1986). A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, U. S. A.

Holdridge, L. R. (1967). Life zone ecology, revised edition. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.

Howell, G. & N. Prakash (1990). Embryology and reproductive ecology of the Darling lily, *Crinum flaccidum* Herbert. Australian Journal of Botany 38: 433-444.

IUCN (2001). IUCN Red List Categories and Criteria version 3.1. Prepared by the IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, U. K.

Janzen, D. H. (1986). The future of tropical ecology. Annual Review of Ecology and Systematics 17: 305-324.

Janzen, D. H. (1988). Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth.Annals of the Missouri Botanical Garden 75: 105-116.

Johnson, S. D. & W. J. Bond (1994). Red flowers and butterfly pollination in the fynbos of South Africa. pp. 137-148 *in* M. Arianoutsou & R. H. Groves (eds.). Plant-animal interactions in Mediterranean-type ecosystems. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.

Kress, W. J. & J. H. Beach (1994). Flowering plant reproductive systems. pp. 161-182 *in* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide, & G. S. Hartshorn (eds.). La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, U. S. A.

Levey, D. J., T. C. Moermond, & J. S. Denslow (1994). Frugivory: an overview. pp. 282-294 *in* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide, & G. S. Hartshorn (eds.). La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, U. S. A.

McKey, D. (1980). The ecology of coevolved seed dispersal systems. pp. 159-191 *in* L E. Gilbert & P. H. Raven (eds.). Coevolution of animals and plants, 2nd. ed. University of Texas Press, Austin, Texas, U. S. A.

Meerow, A. W. (1989). Systematics of the Amazon lilies, *Eucharis* and *Caliphruria* (Amaryllidaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden 76: 136-220.

Meerow, A.W. & P.A. Silverstone-Sopkin (1995). The rediscovery of *Plagiolirion horsmannii* Baker (Amaryllidaceae), an Amazon lily endemic to the Cauca Valley, Colombia. Brittonia 47: 426-431.

Morden-Moore, A. L. & M. F. Willson (1982). On the ecological significance of fruit color in *Prunus serotina* and *Rubus occidentalis*: field experiments. Canadian Journal of Botany 60: 1554-1560.

Mori, S. A. & J. D. Boeke (1987). Pollination. pp. 137-155 *in* S. A. Mori & collaborators [sic] (eds.). The Lecythidaceae of a lowland neotropical forest: La Fumée Mountain, French Guiana. Memoirs of the New York Botanical Garden 44.

Nilsson, L. A. (1988). The evolution of flowers with deep corolla tubes. Nature 334: 147-149.

Ortiz-Quijano, R. (1992). Modelos de extinción y fragmentación de hábitats. pp. 25-38 *en* G. Halffter (ed.). La diversidad biológica de Iberoamérica I. Acta Zoológica Mexicana (n.s.), Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.

Pijl, L. van der (1982). Principles of dispersal in higher plants, 3rd. ed. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.

Raven, P. H. (1999). Plants in peril: what should we do? Daily Bulletin, XVI International Botanical Congress, St. Louis, Missouri, U. S. A., 6 August: 1-3.

Redford, K.H. (1992). The empty forest. Bioscience 42: 412-422.

Roubik, D. W. (1982). The ecological impact of nectar-robbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. Ecology 63: 354-360.

Ruiters, C., B. Mckenzie, & L. M. Raitt (1993). Life-history studies of the perennial geophyte, *Haemanthus pubescens* L. subsp. *pubescens* (Amaryllidaceae) in lowland coastal fynbos in South Africa. International Journal of Plant Science 154: 441-449.

Scariot, A. (2000). Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. Biotropica 32: 662-669.

Silvertown, J. W. (1982). Introduction to plant population ecology. Longman, London, U. K.

Snijman, D. A. & H. P. Linder (1996). Phylogenetic relationships, seed characters, and dispersal system evolution in Amaryllideae (Amaryllidaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden 83: 362-386.

Snow, A. A. & D. W. Roubik (1987). Pollen deposition and removal by bees visiting two tree species in Panama. Biotropica 19: 57-63.

Terborgh, J. & B. Winter (1980). Some causes of extinction. pp. 119-133 *in* M. E. Soulé & B.A. Wilcox (eds.). Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, U.S.A.

Vogel, S. (1963). Das sexuelle Anlockungsprinzip der Catasetinen- und Stanhopeen-Blüten und die wahre Funktion ihres sogenannte Futtergewebes. Oesterreichische Botanische Zeitschrift 110: 308-337.

Walls, G. L. (1942). The vertebrate eye and its adaptive radiation. Cranbrook Institute of Science, Bloomfield Hills, Michigan, U.S.A. (Reprinted 1963, Hafner Publishing Company, New York, U.S.A.)

Wheelwright, N. T. & C. H. Janson (1985). Colors of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forests. American Naturalist 126: 777-799.

Willson, M. F. & J. N. Thompson (1982). Phenology and ecology of color in bird-dispersed fruits, or why some fruits are red when they are "green." Canadian Journal of Botany 60: 701-713.

Willson, M. F. & M. N. Melampy (1983). The effect of bicolored fruit displays on fruit removal by avian frugivores. Oikos 41: 27-31.

Zar, J. H. (1999). Biostatistical analysis, 4th. ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey, U. S. A.

Zucchi, R., S. F. Sakagami, & J. M. F. de Camargo (1969). Biological observations on a neotropical parasocial bee, *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera: Apidae): a comparative study. Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University, Ser. 6, Zoology 17: 271-383.



Programa Editorial

Ciudad Universitaria, Meléndez
Cali, Colombia
Teléfonos: (+57) 2 321 2227
321 2100 ext. 7687
http://programaeditorial.univalle.edu.co
programa.editorial@correounivalle.edu.co