

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 Deevy 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 geófito 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), <i>n</i> lóculos Seeds / locule: min.- max. (mean), <i>n</i> locules	0-6 (1,9), 114	0-6 (1,9), 63
Semillas / fruto: min. - max. (media), <i>n</i> frutos Seeds / fruit: min.- max. (mean), <i>n</i> fruits	1-14 (5,6), 38	1-14 (5,7), 21

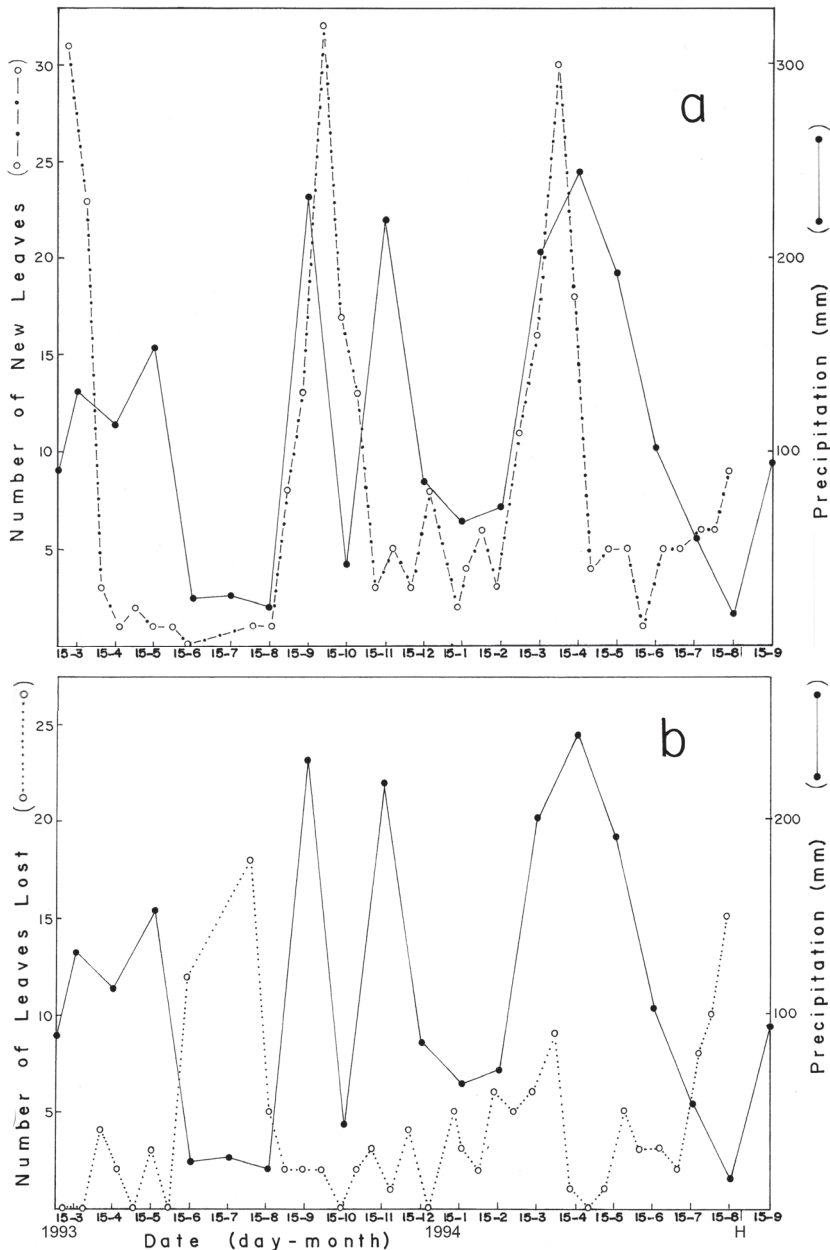


Fig. 2.1 La fenología de hojas de *Eucharis caucana* en la hacienda El Medio del 7 de marzo de 1993 al 13 de agosto de 1994, comparada con la precipitación medio mensual durante el mismo periodo. Los registros de lluvia se colocan al 15 de cada mes. Los datos de hojas fueron obtenidos cada dos semanas 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.

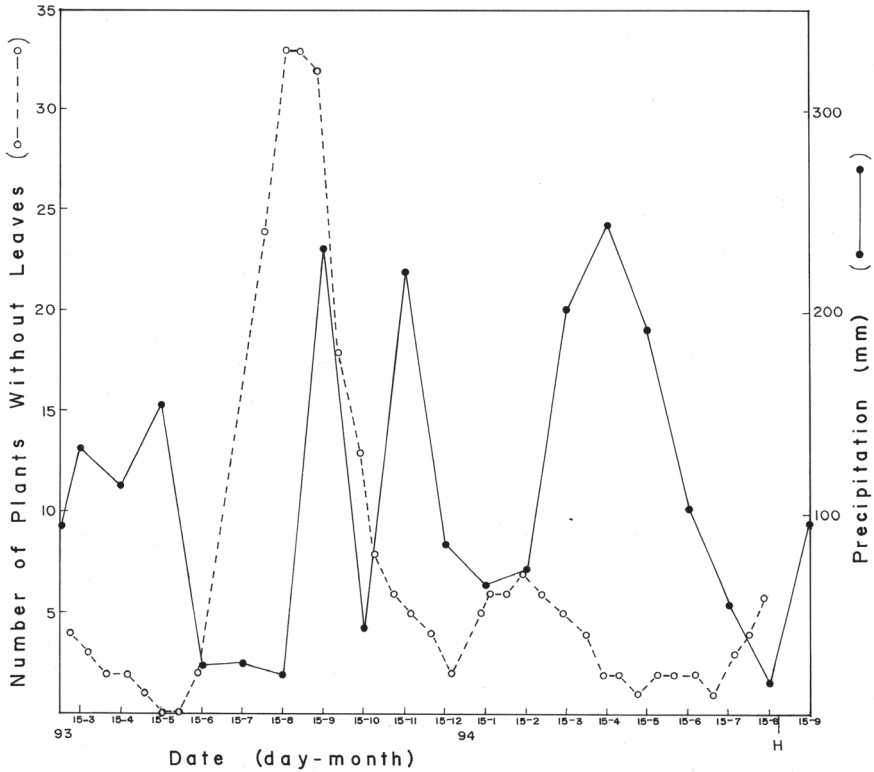


Fig. 2.2 El número de plantas de *Eucharis caucana* sin hojas en la hacienda El Medio del 7 de marzo de 1993 al 13 de agosto de 1994, comparado con la precipitación mensual durante el mismo periodo. Los registros de lluvia se colocan al 15 de cada mes. Los datos de hojas fueron obtenidos cada dos semanas 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.

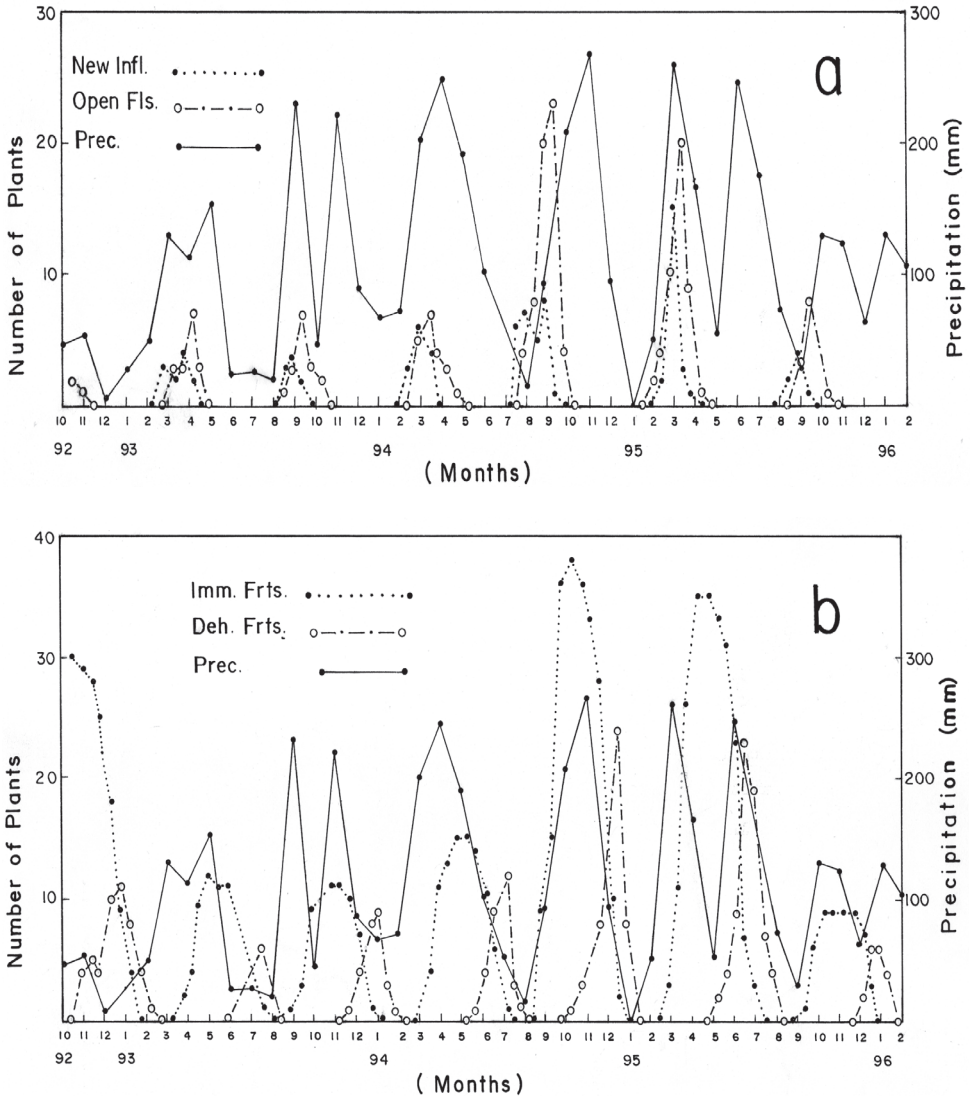


Fig. 2.3 La fenología de floración y fructificación de *Eucharis caucana* en la hacienda El Medio del 31 de octubre de 1992 al 15 de febrero de 1996, comparada con la precipitación mensual del mismo periodo. Los datos de lluvia se colocan al 15 de cada mes. Los datos fenológicos fueron obtenidos cada 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.

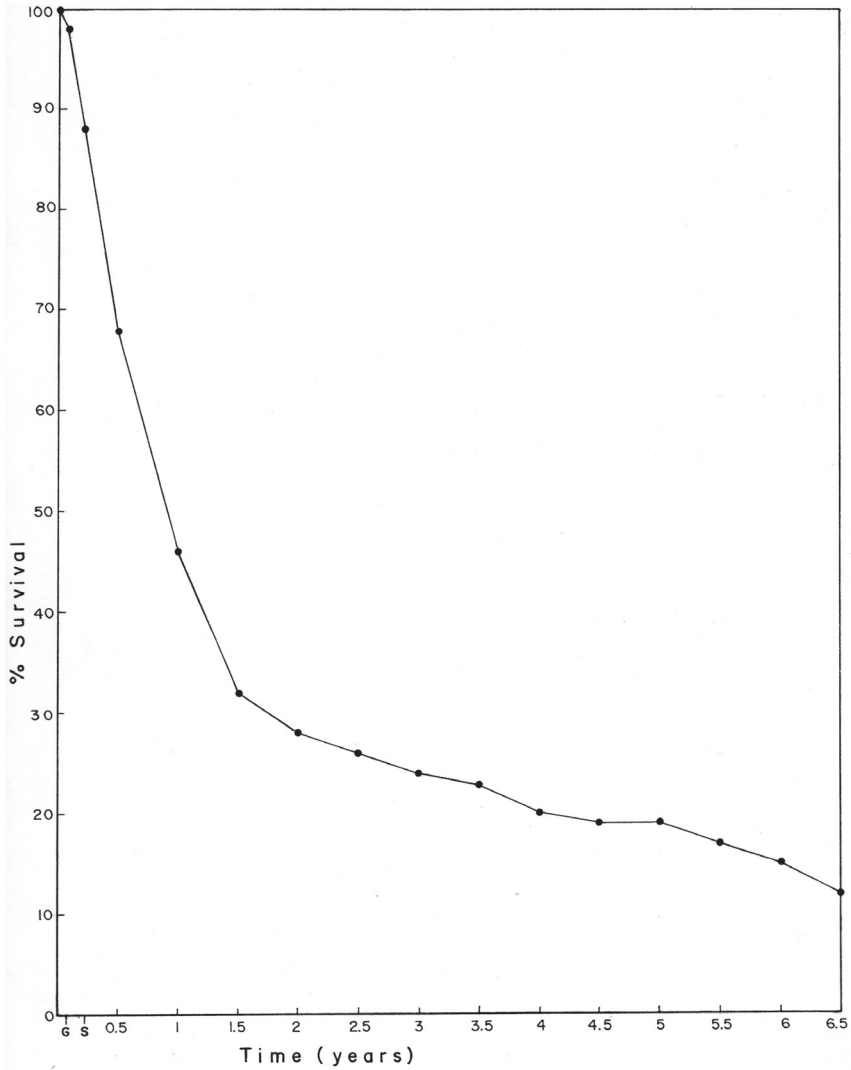


Fig. 2.4 La curva de supervivencia por 6,5 años de una cohorte de 100 semillas de *Eucharis caucana* sembradas a intervalos de 50 cm dentro del bosque de la hacienda El Medio el 16 de junio de 1991.

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.