

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 bicolors 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 bicolors 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 bicolors o tricolors 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 pírido 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 “tritador”), 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).

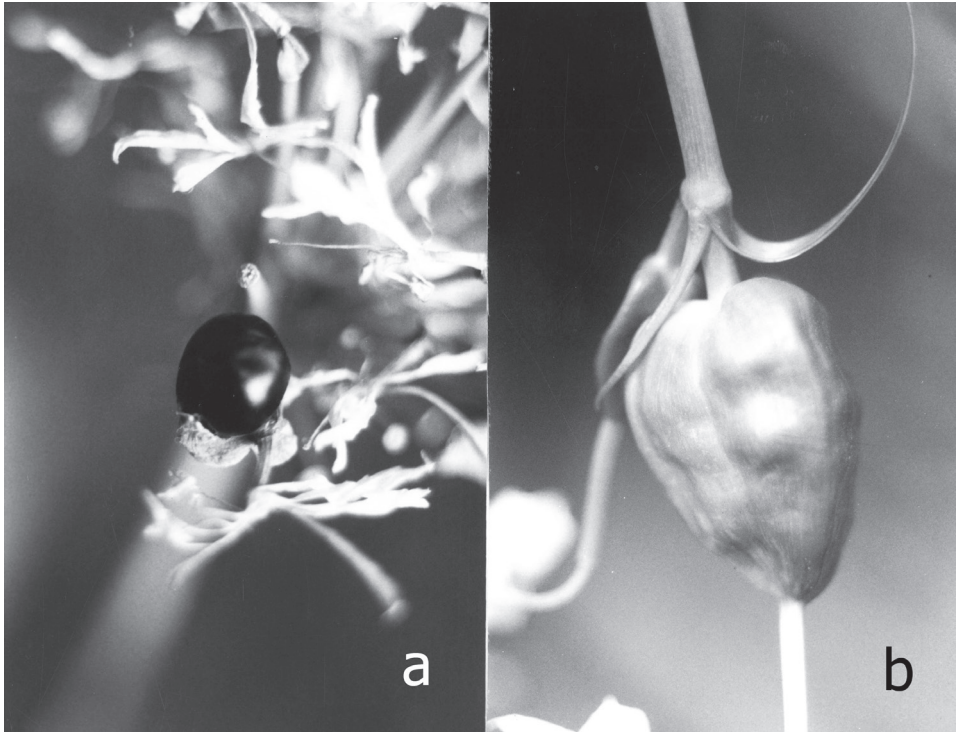


Fig. 4.1 (a) Fruto abierto de *Plagiolirion horsmannii*; las valvas del fruto abierto están debajo de la semilla solitaria, la cual imita una baya negra. (b) Fruto de *Eucharis sanderi*; el pedúnculo está encorvado hacia abajo.

(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 encurvado 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.

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

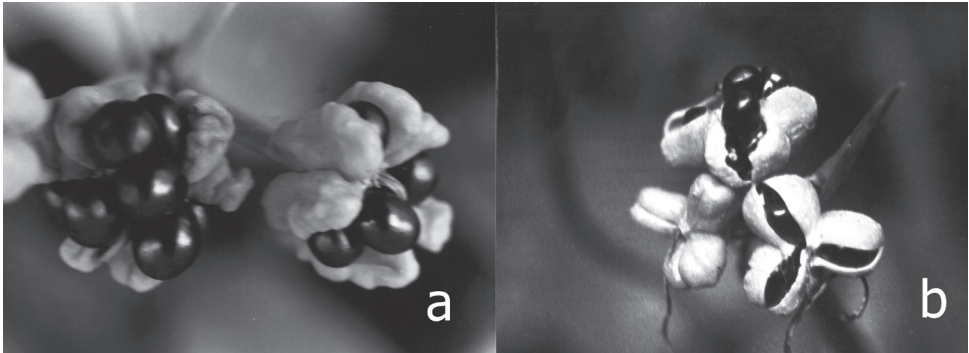


Fig. 4.4 Frutos de dos especies de Amaryllidaceae.

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