

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*, *Proxyclopa*), mariposas, polillas esfingidas 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 agamosperma, 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 agamosperma 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 μ l (media = 29 μ l, 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 hesperiídas 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 anthesis), 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 halictidas 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 esfingidas. Las especies altamente fragantes de *Eucharis* subgénero *Heterocharis* probablemente también son polinizadas por esfingidos (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 Hesperidae) 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 Hesperidae), 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* descien- de de un ancestro cuyas flores eran fuertemente fragantes y polinizadas por esfingidos; ha perdido la fragancia fuerte y ha cambiado de polinizadores, pero ha retenido el contenido de néctar típico de las flores polinizadas por esfingidos. La carencia de fragancia fuerte (durante el período entero de an- tesis) sugiere que los esfingidos 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 visi- tantes. Creo que *Plebeia* sp. nov. y las tres especies más comunes de *Cop- pestylum* 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 cier- tas 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 en- teros 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 <i>Plebeia</i> sp. nov. Pollination by <i>Plebeia</i> 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: * *Cyrusulus* 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. (*victoria* 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.

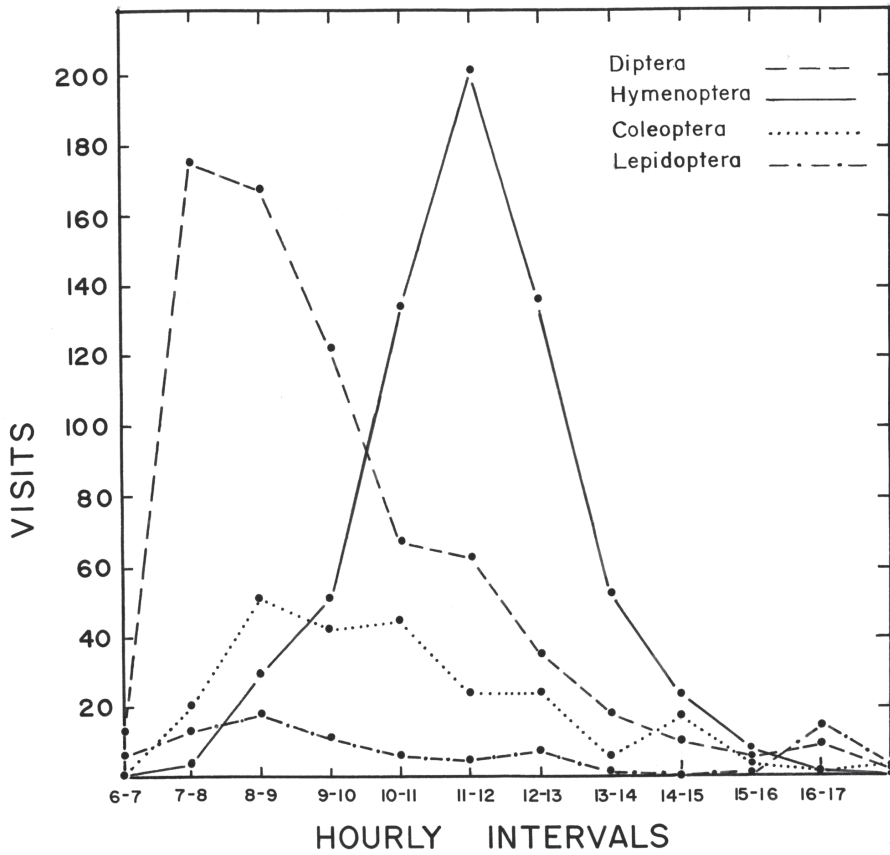


Fig. 3.2 Número de visitas de insectos a las flores de *Eucharis caucana* (Amaryllidaceae) por intervalo de horas en el bosque de El Medio. Los datos de 258 horas diurnas de observación (del 16 de septiembre de 1989 al 21 de septiembre de 1991) están combinados. Cada punto representa el número total 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.

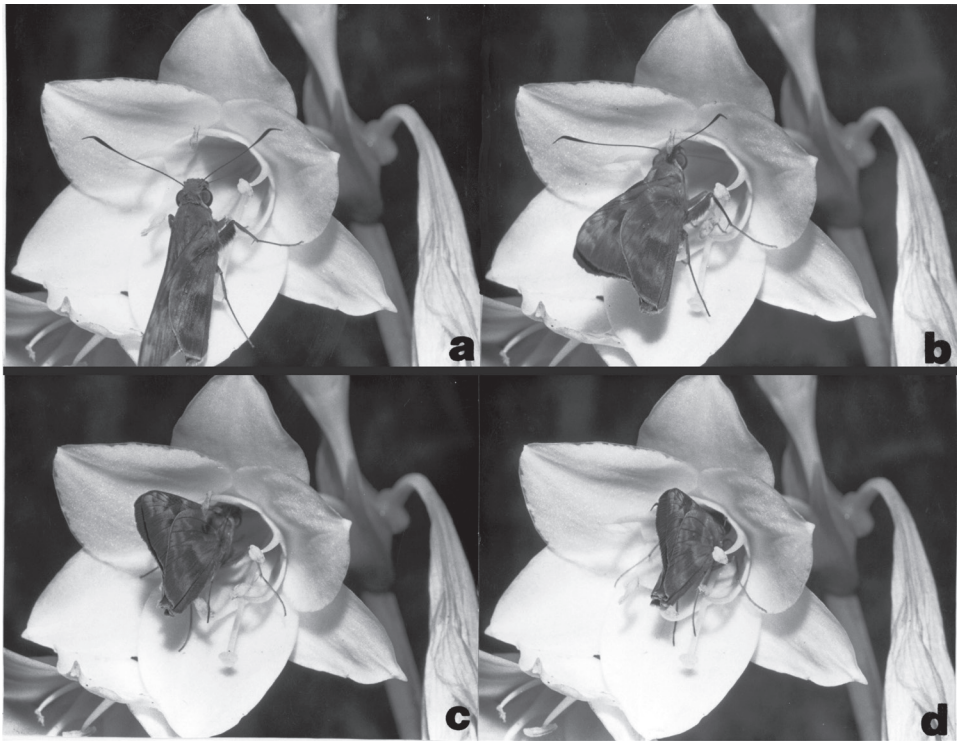


Fig. 3.3 El comportamiento de una mariposa hesperíida durante una visita a una flor de *Eucharis caucana* (Amaryllidaceae) en el bosque de El Medio; la secuencia de comportamiento es: a, b, c, d; cuerpo del insecto (sin incluir las alas): 18 mm de largo.

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.