

FENOLOGIA DE DOS ESPECIES DE *TILLANDSIA* (BROMELIACEAE) EN UN BOSQUE MONTANO ALTO DE LA CORDILLERA ORIENTAL COLOMBIANA

M. ALEJANDRA JARAMILLO^{1,2} Y JAIME CAVELIER¹

¹Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, A. A. 4976, Santafé de Bogotá, D. C., Colombia.

²Correspondence. Current address: Department of Botany, Duke University, Box 90339, Durham, NC 27708, USA

RESUMEN. La fenología de la floración y fructificación de *Tillandsia complanata* Benth y *T. turneri* Baker fue estudiada en un bosque montano alto de la Cordillera Oriental Colombiana. Se realizaron censos quincenales de 200 individuos (50 epífitos y 50 terrestres por especie) entre febrero de 1994 y enero de 1995. Se ubicaron pluviómetros al lado de 20 individuos epífitos de cada especie para medir la precipitación que llegaba a cada roseta a diferentes alturas dentro del dosel. La población de *T. complanata* floreció durante 9 meses y no hubo diferencias significativas entre la fenología de plantas epífitas o terrestres. Por el contrario, la población de *T. turneri* floreció durante dos periodos de 3 meses cada uno. El número de plantas epífitas que floreció durante el período de estudio (n = 19) fue significativamente mayor que el número de plantas terrestres (n = 8). Estos resultados sugieren que el hábito terrestre es desventajoso para la reproducción de individuos de *T. turneri* terrestres, que usualmente son producto de la caída de individuos epífitos. Las dos especies de Bromeliaceae estudiadas abrieron sus cápsulas en el mes más seco, facilitando la dispersión de las semillas. Los individuos de *T. complanata* ubicados a mayor altura dentro del dosel recibieron más agua y fueron más productivos que las bromelias ubicadas a menor altura. Las dos especies de bromelias presentan síndromes de ornitofilia y probablemente son polinizadas por *Eriocnemis mosquera*, la única especie de colibrí que se observó en el sitio de estudio. El hábito terrestre de *T. turneri* es desventajoso para la reproducción de las rosetas que parecen ser el producto de la caída de individuos epífitos.

ABSTRACT. The flowering and fruiting phenology of *Tillandsia complanata* Benth and *T. turneri* Baker was studied in a montane cloud forest in the Eastern Andes of Colombia. Censuses of 200 individuals (50 epiphytes and 50 terrestrials per species) were carried out every two weeks between February 1994 and January 1995. Homemade rain gauges were placed beside 20 epiphytic rosettes of each species to measure the rain water reaching rosettes at different heights in the canopy. The population of *T. complanata* flowered for 9 consecutive months and there were no significant differences between the phenology of epiphytic and terrestrial plants. In contrast, the population of *T. turneri* flowered during two 3-month periods. The number of epiphytic plants of *T. turneri* that flowered during the study (n = 19) was significantly higher than the number of terrestrial plants (n = 8). These results suggest that the terrestrial habit, which usually is the result of fallen epiphytes, is detrimental to the reproduction in *T. turneri*. The two bromeliad species opened their capsules during the driest month, facilitating seed dispersal. The rosettes located higher in the canopy received more rain and were more productive than the rosettes at lower heights. The two bromeliad species present ornithophilic syndromes and are probably pollinated by *Eriocnemis mosquera*, the only hummingbird species seen in the study site. The terrestrial habit of *T. turneri* is detrimental to reproduction, and these rosettes seem to be the result of the fall of epiphytic individuals.

INTRODUCCION

La fenología de la floración es un factor decisivo en la reproducción de las plantas. Responde a fuerzas selectivas como la regulación de flujo de polen, comportamiento de forrajeo de los polinizadores, hábitat y recursos disponibles (Bawa 1983). La floración puede presentarse en masa (individuos produciendo un gran número de flores en un período de tiempo corto) o puede tratarse de una floración constante (individuos produciendo pocas flores diariamente por períodos prolongados [Augspurger 1983]). Mientras un florecimiento en masa atrae un gran número de polinizadores no especializados y

oportunistas, un florecimiento constante o extendido puede alimentar una población de un polinizador específico y especialista durante un periodo de tiempo prolongado (Hilty 1980, Takakazu 1987). En algunos estudios fenológicos que incluyen plantas epífitas se ha encontrado que éstas presentan épocas de floración semejantes a las de árboles de dosel bien sea en la época seca (Stiles 1978), o esparcidas durante todo el año (Nevling 1971). Este último tipo de floración (constante) les permite mantener poblaciones de polinizadores específicos, debido a que usualmente presentan polinización especializada (Bush y Beach 1995).

Las bromelias presentan principalmente sín-

drome de ornitofilia (Benzing 1980), pero también de quiropterofilia (Salas 1973), lepidopterofilia (Gardner 1986), dipterofilia, himenopterofilia y anemofilia (McWilliams 1974, Utleby 1983) así como también cleistogamia (Gilmartin y Brown 1985). Las características de ornitofilia como corola tubular, antesis diurna, colores vivos en los pétalos o brácteas, ausencia de olor (Faegri y van der Pijl 1979) son muy desarrolladas en las bromelias (Stiles 1981) y al parecer, los colibríes son los principales polinizadores de éstas (McWilliams 1974, Stiles 1981).

En el presente trabajo se presentan los resultados del estudio de la fenología de *Tillandsia complanata* y *T. turneri*, en un bosque montano alto de la Cordillera Oriental Colombiana. Los siguientes interrogantes guiaron el desarrollo de esta investigación: Existen diferencias en los patrones fenológicos de *T. complanata* y *T. turneri*? Están estos patrones fenológicos correlacionados con factores climáticos (v.g. patrones de precipitación) o se trata de ritmos endógenos? Existen diferencias en la reproducción de individuos epífitos y terrestres de las dos especies de *Tillandsia*? Cuáles son los polinizadores de las especies de *Tillandsia* estudiadas?

MATERIALES Y METODOS

AREA DE ESTUDIO Y MATERIAL VEGETAL. El estudio se realizó en la estación científica Fundación Encenillo de la Universidad de los Andes (4°46'N, 74°10'W), a 3100 m de altitud, en las cercanías del municipio de Guasca, Cundinamarca, Colombia (FIGURA 1). El municipio de Guasca presenta un régimen de lluvias bimodal con máximos entre marzo-mayo y entre octubre-noviembre. La precipitación media anual para la estación de Guasca (4°52'N, 73°53'W) es de 778 mm y una evaporación media anual de 565 mm. La temperatura media mensual es de 12.3C que fluctúa entre un máximo de 19.5C y un mínimo de 3.9C (FIGURA 2). La zona del estudio está localizada en un parche de bosques montano alto (Grubb 1977). El dosel está dominado por *Weinmannia* aff. *microphylla* R. and P. de 10 m de alto. Los árboles están densamente cubiertos por epífitos (briofitos, pteridofitos, bromelias, orquídeas y ericáceas). En el bosque se presenta un manto de musgo continuo cubriendo el suelo donde crecen gran diversidad de especies herbáceas, de las familias Orchidaceae, Bromeliaceae y gran abundancia de helechos de la familia Polypodiaceae.

Se estudiaron dos especies del género *Tillandsia* (Bromeliaceae), *T. turneri* y *T. complanata*. Estas dos especies fueron escogidas entre ocho especies de Bromeliaceae presentes en el bosque (*Greigia* sp., *Guzmania squarrosa*, *Puya*

sp., *Tillandsia compacta*, *T. complanata*, *T. riocreuxi*, *T. tetrantha*, *T. turneri*) por ser las más abundantes y porque ambas especies presentan hábitos epífitos y terrestres, permitiendo así una comparación de la fenología de individuos en los dos hábitos.

El género *Tillandsia* es parte de la subfamilia Tillandsioideae representada principalmente por hierbas epífitas, caulescentes o acaules cuyas raíces suelen funcionar únicamente como sostén. La absorción de nutrientes y agua es principalmente foliar (Benzing y Ott 1981, Benzing y Burt 1970), realizándose a través de tricomas. Presentan fruto capsular con semillas plumosas que se dispersan por el viento (Smith 1977). La primera especie estudiada *T. complanata* es una hierba predominantemente epífita que presenta varias inflorescencias axilares y cada roseta produce inflorescencias en varias ocasiones durante su vida. Se encuentra entre 800 y 3,500 m de altitud y se distribuye desde Costa Rica, pasando por las Antillas (Cuba y Jamaica) hasta Brazil (Smith 1977). La segunda especie estudiada, *T. turneri* es también una hierba epífita y cada roseta produce una sola inflorescencia terminal durante su vida. Se encuentra entre 2,700 y 3,500 m de altitud y su distribución se extiende desde el Estado de Táchira en Venezuela hasta el Departamento de Nariño en Colombia. Las dos especies de *Tillandsia* estudiadas son relativamente cercanas filogenéticamente ya que pertenecen al mismo subgénero *Allardtia* (Smith 1977).

FENOLOGÍA. En el campo, los estadíos fenológicos de *T. turneri* y *T. complanata* fueron medidos en 50 individuos epífitos y 50 terrestres por especie. Mediciones preliminares determinaron que los individuos de las especies comparadas florecen al alcanzar un diámetro promedio de 30 cm y por lo tanto, los individuos seleccionados para este estudio tuvieron este tamaño mínimo. Los individuos epífitos estudiados estaban ubicados en el dosel entre los 0.4 y 6.5 m de altura. Los censos se realizaron quincenalmente entre febrero de 1994 y enero de 1995. En cada censo se anotó el estado fenológico de cada individuo: ausencia de algún estado reproductivo, presencia de botón floral, presencia de flor en antesis, flor dehiscente, fruto, aborto y cápsula abierta. Para comparar el número de individuos epífitos y terrestres de cada especie se reprodujeron durante el período de estudio se utilizó la prueba de McNemar, prueba-pareada para datos en escala nominal (McNemar 1947).

ESTUDIO DE LA POLINIZACION. Durante los períodos de floración se realizaron observaciones entre las 6:00 y las 9:00 a.m. del comportamiento de visitantes a los individuos en flor. Se realizaron

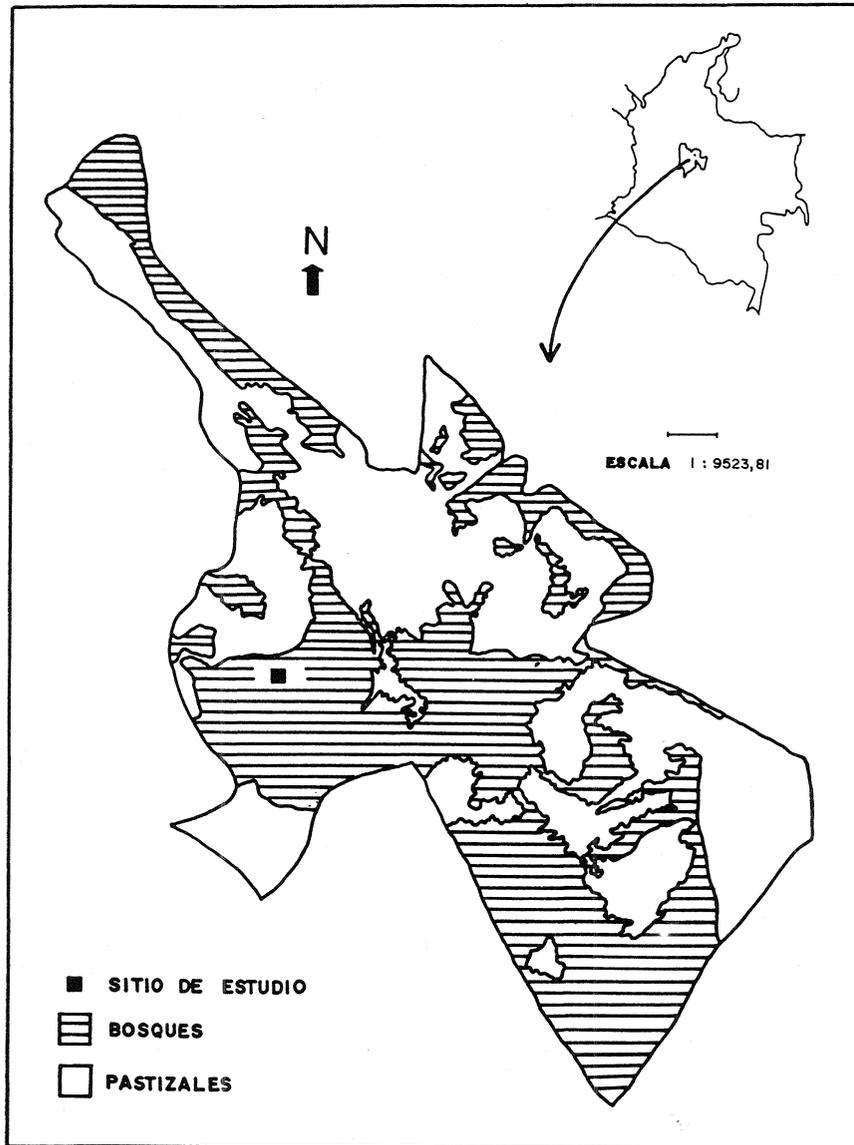


FIGURA 1. Localización del área de estudio. Estación Biológica Fundación Encenillo (Universidad de los Andes), municipio de Guasca, Cundinamarca, Colombia.

observaciones de 30 minutos en cuatro individuos en flor por especie. Ello permitió recoger datos durante las épocas de floración hasta alcanzar un total de 52 horas de observación. Se anotó la hora de la visita, especie que visitó la flor, número de flores visitadas y duración de la visita. También se describieron las características florales como la concentración de néctar, longitud de la corola y color del escapo, brácteas y corola. Para medir la concentración de néctar se escogieron cinco inflorescencias que se cubrieron al atardecer con una

bolsa de tul y en la madrugada se midió la concentración de néctar con un refractómetro Leica 10431 utilizado exitosamente en otros estudios (de Escobar y Girón 1982).

MEDICION DE LA PRECIPITACION. Para medir la variación de la precipitación de los epífitos en diferentes alturas dentro del dosel se ubicaron 41 pluviómetros de fabricación casera, que consisten en un embudo plástico de 9.4 cm de diámetro y una garrafa plástica de 3.78 l de capa-

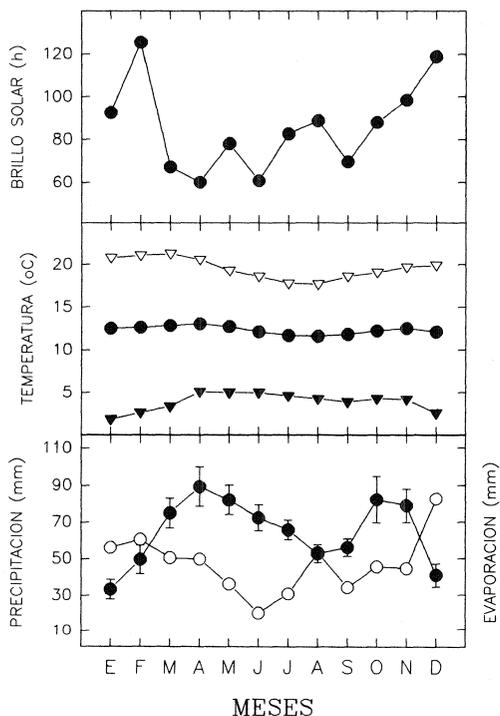


FIGURA 2. Climadiagrama del municipio de Guasca. Estación metereológica Guasca (1974-1993). Datos proporcionados por el Instituto Colombiano de hidrología, meteorología y adecuación de tierras (HIM-AT). Panel central, (●) temperatura media, (■) temperatura máxima, (▲) temperatura mínima. Panel inferior, (●) precipitación y (○) evaporación.

ciudad. Se colocaron 20 pluviómetros al lado de 20 individuos epífitos de cada una de las dos especies y un pluviómetro en un claro, para conocer la precipitación bruta. A pesar de que la precisión de estos pluviómetros no fue medida, estos han sido usados con éxito en otras localidades tropicales (Cavelier *et al.* 1996).

RESULTADOS

FENOLOGÍA DE TILLANDSIA COMPLANATA. La diferenciación de los botones de *T. complanata* se inició en agosto durante la época de lluvias y su desarrollo se extendió por cinco meses (FIGURA 3). Se registraron dos períodos de floración: el primero en los meses de marzo (epífitos) y abril de 1994 (terrestres) y el segundo en enero (epífitos) y febrero de 1995 (terrestres), todos estos meses con baja precipitación (FIGURA 2). La aparición de frutos se registró a principios de mayo, uno o dos meses después de la floración máxima. El desarrollo de los frutos se extendió por nueve meses. Como se ilustra en la figura 2,

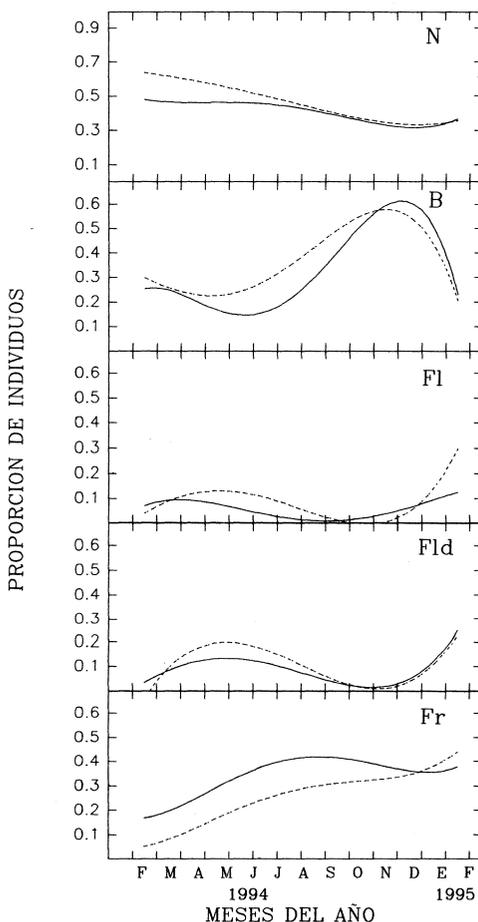


FIGURA 3. Patrón de floración y fructificación de *Tillandsia complanata* (n=100), entre febrero 1994 y enero 1995. Ausencia de algún estado reproductivo (N), presencia de botón floral (B), presencia de flor en anthesis (Fl), flor dehiscente (Fld), fruto (Fr). Individuos epífitos línea continua e individuos terrestres línea a trazos.

el mes de febrero de 1995 correspondió al mes más seco y durante este tiempo se registró una disminución en la proporción de los frutos debido a la transformación de frutos en cápsulas abiertas (FIGURA 3).

Los picos de floración para individuos epífitos estuvieron un poco adelantados con respecto a los terrestres pero estas diferencias fueron muy pequeñas. Aunque la producción de frutos fue menor en los individuos terrestres, no se encontraron diferencias significativas ($P > 0.05$) entre el número de individuos epífitos y terrestres que produjeron flores y frutos durante el período de estudio (FIGURA 4).

La precipitación disminuyó con la altura dentro del dosel (n = 40, $r = -0.62$, $P < 0.01$). La

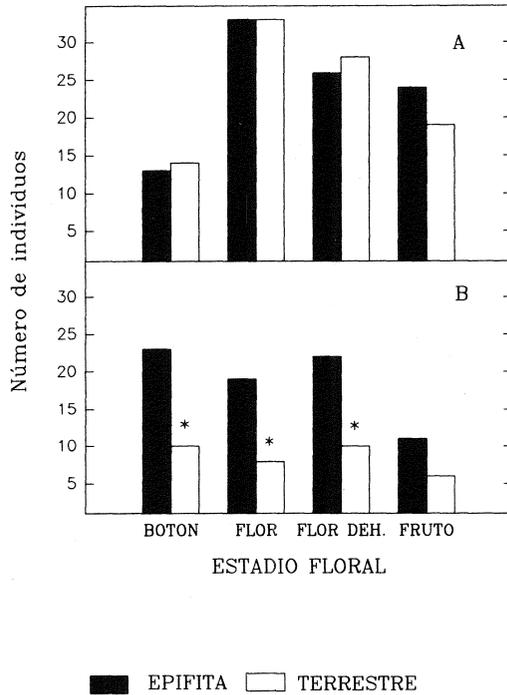


FIGURA 4. Número de individuos reproductivos durante el período de estudio (Febrero 1994 a Enero 1995). (A) *Tillandsia complanata*, (B) *T. turneri*. (*) diferencia significativa con $p < 0.05$ entre individuos epífitos y terrestres.

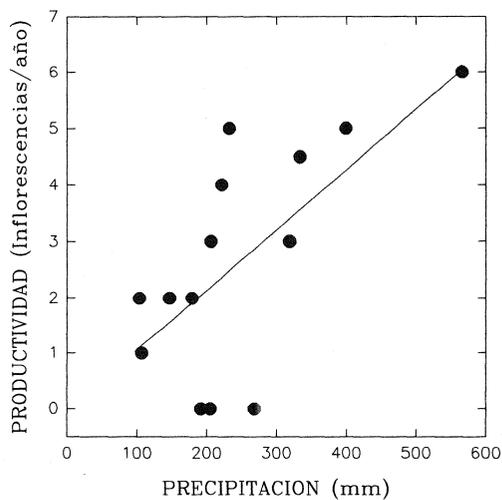


FIGURA 5. Relación entre la precipitación a diferentes alturas dentro del dosel (totales para el período febrero 1994-marzo 1995) y la producción de inflorescencias por individuo epífito de *Tillandsia complanata* ($Y = 0.0023 X + 0.1066$, $r^2 = 0.398$, $p = 0.007$).

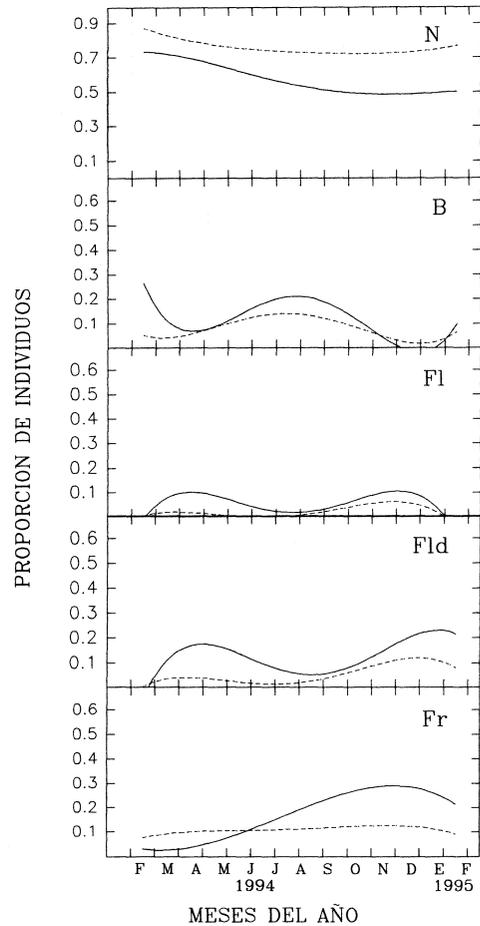


FIGURA 6. Patrón de floración y fructificación de *Tillandsia turneri* ($n=100$), entre febrero 1994 y enero 1995. Ausencia de algún estado reproductivo (N), presencia de botón floral (B), presencia de flor en antesis (Fl), flor dehiscente (Fld), fruto (Fr). Individuos epífitos línea continua e individuos terrestres línea a trazos.

producción de inflorescencias en *T. complanata* aumentó con el incremento de precipitación (FIGURA 5).

FENOLOGÍA DE TILLANDSIA TURNERI. El inicio del desarrollo de los botones de *T. turneri* se registró en mayo (mes de alta precipitación) y su desarrollo se extendió por cinco meses (FIGURA 6). Se observaron dos períodos de floración con picos en los meses de abril y octubre de 1994, meses relativamente lluviosos. En el primer período de floración, el inicio de la fructificación se registró al principio del mes de agosto, cuatro meses después de la floración máxima. Hasta el final del estudio y después de cinco meses de desarrollo de nuevos frutos, es-

TABLA 1. Datos de fenología de algunas especies de Bromeliaceae reportados en la literatura.

Especie	Floración		Estudio
	Epoca	Duración (meses)	
<i>Aechmea mariae-reginae</i>	Seca	1.50-2.50	Stiles (1978)
<i>Aechmea pubescens</i>	Seca	—	
<i>Aechmea mexicana</i>	Lluvia	1.00	
<i>Aechmea nudicaulis</i>	Seca	2.00-5.50	
<i>Guzmania berteroniana</i>	Seca	4.00	Nevling (1971)
<i>Guzmania monostachia</i>	Lluvia	1.50-2.50	
<i>Guzmania minor</i>	Seca-lluvia	1.00-3.00	
<i>Guzmania scherzeriana</i>	Lluvia	2.50	
<i>Tillandsia turneri</i>	Lluvia	3.00	
<i>Tillandsia complanata</i>	Seca	9.00	Este estudio
<i>Tillandsia deppeana</i>	—	2.25	García-Franco & Rico-Gray
<i>Vriesea gladioliflora</i>	Seca	2.00	
<i>Vriesea ororiensis</i>	Seca	—	Utley (1983)
<i>Vriesea sintenisii</i>	—	9.00	

tos no habían alcanzado su madurez. Por su parte, los frutos que estaban presentes desde el inicio del estudio se abrieron durante el mes más seco (febrero de 1995) cuando se registra una disminución en la proporción de los frutos debido a la apertura de las cápsulas (FIGURA 6).

En esta especie la época de floración máxima de individuos epífitos y terrestres coincidieron. Sin embargo, los individuos epífitos produjeron el doble de flores que los individuos terrestres (FIGURA 4).

OBSERVACIONES. Las dos especies de *Tillandsia* estudiadas poseen caracteres de ornitofilia. Presentaron antesis diurna, inflorescencias y corolas de colores vivos (escapo y brácteas: rojo fuerte, granate o naranja y corolas: blanco-rosado o violeta), sépalos carinados y ausencia de olores. Además, los valores de sucrosa medidos en este estudio (24 % en *T. complanata* y 24.5 % en *T. turneri*), están dentro del rango de valores del 13 al 30% compilados por Baker (1975) para flores ornitofílicas.

La única especie de colibrí observada en el área de estudio fue *Eriocnemis mosquera*. Este colibrí se observó visitando las inflorescencias de *T. turneri* pero no las de *T. complanata*. Los períodos de floración de *T. complanata* coincidieron con aquellos de *Cavendishia* sp. (Ericaceae) cuyas flores fueron muy apetecida por los colibríes y probablemente representaron una fuerte competencia para esta especie.

DISCUSION

EPOCAS DE FLORACIÓN Y FRUCTIFICACIÓN. Las épocas de diferenciación de los botones (época de lluvias) y la apertura de las cápsulas (época seca) coincidió para las dos especies y hábitos

estudiados (FIGURAS 3 y 6). La diferenciación de los botones en ambas especies, parece ser de regulación autónoma, es decir que no responde a una señal del medio ambiente (v. gr. cambios en la temperatura o el fotoperíodo). En estas especies de regulación autónoma, la diferenciación de los botones comenzaría después de que se ha alcanzado un determinado tamaño como lo sugiere Halevy (1984). Serían necesarios estudios detallados de la regulación genética del proceso de floración para poder determinar cuales son las señales que promueven la diferenciación de los botones florales. La apertura de las cápsulas que ocurre en la época seca en *T. complanata* y *T. turneri* puede deberse, como lo sugirió Janzen (1967), por un lado a que el aire seco es un factor importante en el proceso de desecamiento que acompaña la maduración de las cápsulas y por otro lado a que la velocidad del viento aumenta durante esta época permitiendo la dispersión de las semillas.

Las especies estudiadas presentaron épocas de floración distintas. Mientras *T. complanata* presentó la floración máxima durante épocas secas, *T. turneri* floreció en épocas de lluvia. Estas diferencias son comunes entre bromelias epífitas, las cuales presentan variados patrones fenológicos (TABLA 1).

DURACION DE CADA EVENTO. El tiempo de desarrollo de botones y frutos es bastante largo para ambas especies y hábitos (epífitos y terrestres). Esta prolongada persistencia de botones coloridos podría tener una función de señalización de rutas de forrajeo para colibríes ruteros que son los que generalmente polinizan las plantas epífitas (Ackerman 1986). El prolongado desarrollo de los frutos parece deberse a la espera de la época seca, donde se presentan las condi-

ciones óptimas para la apertura de cápsulas y dispersión de semillas, como se ha observado en estudios fenológicos en América Central (Janzen 1967).

Mientras que la duración de la época de floración fue diferente para las dos especies, esta época fué similar en individuos epífitos y terrestres. A pesar de que *T. turneri* presentó una floración más corta (3 meses) que *T. complanata* (9 meses), ésta no se alcanza a catalogar como una floración en masa puesto que para ello debería presentarse en el lapso de solo unos muy pocos días de acuerdo a Newstrom y colaboradores (1994). Para *T. complanata*, y en menor medida para *T. turneri*, estos amplios períodos de floración favorecerían la especialización de los polinizadores ya que representan un recurso alimentario confiable del cual los polinizadores pueden depender durante la mayor parte del año (Hilty 1980, Takakazu 1987).

El número de rosetas que produjo flores durante el periodo de estudio fue mayor para *T. complanata* que para *T. turneri*, y en esta, aproximadamente un 50% de las rosetas epífitas y un 20% de las terrestres produjo flores. En *T. complanata* no hubo diferencias en el porcentaje de rosetas epífitas y terrestres con flores. Las diferencias entre las especies pueden deberse por un lado a que *T. turneri* sea más exigente en cuanto a las condiciones necesarias para su reproducción, lo que se vería reflejado en su restringida distribución geográfica, mientras *T. complanata* sería menos exigente en cuanto a las condiciones para su reproducción lo que se refleja en su amplia distribución desde Costa Rica hasta Brazil y entre 800 y 3,500 m alt. (Smith 1977). Una segunda razón para explicar la menor producción de flores en *T. turneri* es que esta especie se reproduce no solo por semillas sino también por rebrotes teniendo que asignar menores recursos a la producción de estructuras florales como ocurre en *T. deppeana* (García-Franco y Rico-Gray 1991).

Las rosetas terrestres de *T. turneri* parecen ser el producto de la caída de rosetas epífitas, ya que no se observó ningún juvenil terrestre de esta especie y la mayoría de rosetas terrestres aunque enraizadas en la tierra, presentaban restos de antiguas ramas entre sus raíces. Esta caída de elementos epífitos va acompañada de una reducción en la producción de flores. Por el contrario, las rosetas de *T. complanata* se puede establecer tanto en el hábito epífito como terrestre sin ser afectada en la producción de flores. Las rosetas epífitas de *T. complanata* localizadas a mayor altura dentro del dosel estaban más expuestas a la luz (no cuantificado), recibieron más agua y produjeron más flores. Estos resultados contrastan con lo encontrado por García-Franco y Rico-Gray

(1991) para *T. deppeana* en Xalapa, Veracruz, México, quienes no encontraron correlación entre la altura en los árboles y las características reproductivas de las plantas.

POLINIZACIÓN. Los visitas de *Eriocnemis mosquera* a las inflorescencias de *T. turneri* y de *Coelegina prunellei* a las inflorescencias de *T. aff. turneri* (Snow y Snow 1980) apoyan la idea de que los caracteres florales de las especies de este género, son en verdad ornitofílicas. Ya que no se observó ningún polinizador en *T. complanata* pero si la presencia de frutos, es muy posible que en esta especie la reproducción sea autogámica, proceso observado en varias bromelias epífitas (Bush y Beach 1995).

AGRADECIMIENTOS

Gracias a la Universidad de los Andes, su Comité de Investigaciones por la financiación y su Estación Biológica Fundación Encenillo por facilitar sus instalaciones para el desarrollo de este estudio. Gracias al Herbario Nacional Colombiano (COL) por permitir la revisión de los especímenes de las bromelias estudiadas. Gracias a Julio Betancur, por su valiosa colaboración en la determinación de las especies de Bromeliaceae. Gracias a familiares, amigos y compañeros por su colaboración en el trabajo de campo.

LITERATURA CITADA

- ACKERMAN J.D. 1986. Coping with the epiphytic existence: pollination strategies. *Selbyana* 9: 52-60.
- AUGSPURGER C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257-267.
- BAKER H.G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* 7: 37-41.
- BAWA K. S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In C.E. JONES AND R.J. LITTLE, eds., *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- BENZING D.H. 1980. *The biology of the bromeliads*. Mad River Press Inc., Eureka, California. 304 pp.
- AND K. BURT. 1970. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 97: 269-279.
- AND D.W. OTT. 1981. Vegetative reduction in epiphytic Bromeliaceae and Orchidaceae: its origins and significance. *Biotropica* 13: 131-140.
- BUSH S.P. AND J.H. BEACH. 1995. Breeding systems of epiphytes in a tropical montane wet forest. *Selbyana* 16: 155-158.
- CAVELIER J., D. SOLIS AND M.A. JARAMILLO. 1996. Fog interception in montane forests across the Central Cordillera of Panama. *Journal of Tropical Ecology* 12: 357-369.
- DE ESCOBAR L. AND M. GIRÓN. 1982. *Biología de la*

- reproducción en las plantas superiores. Actualidades biológicas. 11: 78-85.
- FAEGRI K. AND L. VAN DER PIJL. 1979. The Principles of Pollination Ecology, 3rd Ed. Pergamon Press, Oxford.
- GARCIA-FRANCO J.G. AND V. RICO-GRAY. 1991. Biología reproductiva de *Tillandsia deppiana* (Bromeliaceae) en Veracruz, México. *Brenesia* 35: 61-79.
- GARDNER C.S. 1986. Inference about pollination in *Tillandsia* (Bromeliaceae) *Selbyana* 9: 76-87.
- GILMARTIN A.J. AND G.K. BROWN. 1985. Cleistogamy in *Tillandsia capillaris* (Bromeliaceae). *Biotropica* 17: 256-259.
- GRUBB P.J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 83-107.
- HALEVY A.H. 1984. Light and autonomous induction. In D. VINCE-PRUE, B. THOMAS AND K.L. COCKSHULL eds., *Light and the flowering process*. Academic Press, Inc., London.
- HILTY S.L. 1980. Flowering, fruiting periodicity in premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12: 292-306.
- JANZEN D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-237.
- MCNEMAR Q. 1947. Note on the sampling error of the difference between correlated proportions or percentages. *Psychometrika* 12: 153-157.
- MCWILLIAMS E.L. 1974. Evolutionary ecology. In L. B. SMITH, ed. *Flora Neotropica Monographs* No. 14(I). Hafner Press.
- NEVLING L.I. 1971. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 16. The flowering cycle and an interpretation of its seasonality. *Journal of the Arnold Arboretum* 52: 586-613.
- NEWSTROM L.E., G.W. FRANKIE, H.G. BAKER AND R.K. COLWELL. 1994. Diversity of long-term flowering patterns. In L. MCDADE, K.S. BAWA, H.A. HESPENHEIDE AND G.S. HARTSHORN, eds., *La Selva*. The University of Chicago Press, Chicago.
- SALAS S. 1973. Una Bromeliacea costarricense polinizada por murciélagos. *Brenesia* 2: 5-10.
- SMITH L.B. ed. 1977. *Flora Neotropica Monographs* No. 14 (II). Hafner Press.
- STILES F.G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *American Zoologist* 18: 715-727.
- . 1981. Geographic aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 68: 323-351.
- TAKAKAZU Y. 1987. Pollination ecology in the canopy: two corollaries deduced from the energetics of pollination. In S. KAWANO, J.H. CONNELL AND T. HIDAKA, eds., *Evolution and coadaptation in biotic communities*. Tokyo Press, Tokyo.
- UTLEY J.F. 1983. A revision of the Middle America thecophylloid *Vriesea* (Bromeliaceae). *Tulane Studies in Zoology and Botany* 24: 1-81.