

ECOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN DE *BROMELIACEAE* EN EL DOSEL DE LOS BOSQUES NEOTROPICALES DE MONTAÑA*

Jaime A. Carranza-Quiceno¹ y Jaime V. Estévez-Varón²

Resumen

Se presentan aspectos generales sobre la polinización de bromelias epifitas en los bosques neotropicales de montaña, a partir de una revisión de temas que involucran desde la biología floral y los síndromes de polinización hasta las interacciones a nivel comunitario con sus grupos de polinizadores, haciendo énfasis en la polinización ornitofila, la cual generalmente es realizada por colibríes, y algunos aspectos evolutivos en las interacciones bromelia-colibrí. Finalmente se hacen algunas consideraciones en cuanto a la influencia humana sobre las interacciones a nivel comunitario y se destacan algunas perspectivas y necesidades futuras de investigación.

Palabras clave

Bosques tropicales de montaña, bromelias, colibríes, ecología de la floración, interacciones planta-animal, polinización.

BROMELIACEAE POLLINATION ECOLOGY IN THE CANOPY OF THE NEOTROPICAL MOUNTAIN FORESTS

Abstract

This text introduces general aspects regarding the pollination of epiphyte bromeliads in the neotropical mountain forests. The study was based on the review of topics that range from floral biology and pollination syndromes to the interactions with the pollinators groups; emphasizing bird pollination that is generally carried out by hummingbirds, and some evolutive aspects regarding the bromeliad-hummingbird interaction. Finally, some considerations concerning the effects humans have on the bromeliad-pollinators interactions were made, as well as highlighting some perspectives and future researches.

Key words

Tropical mountain forests, bromeliads, hummingbirds, flowering ecology, plant-animal interactions, pollination.

INTRODUCCIÓN

La ecología del dosel, el estudio de los procesos ecosistémicos y la diversidad por encima del nivel del suelo, es un campo de la biología que se ha desarrollado rápidamente y ha permitido incrementar nuestro entendimiento de los ecosistemas boscosos, especialmente en los trópicos (LOWMAN & WITTMAN,

* Recibido 10 de marzo de 2008, aceptado 20 de julio de 2008.

¹ Estudiante Maestría en Biología Vegetal. Universidad de Caldas. Profesor Catedrático Auxiliar Universidad Tecnológica de Pereira. jaimecarranza@utp.edu.co

² Grupo de Investigación en Ecosistemas Tropicales, Universidad de Caldas. Jaime.estevez@ucaldas.edu.co

1996). Un aspecto importante en la ecología del dosel es el estudio de las plantas epifitas; estas son plantas no parásitas que viven sobre un tejido vegetal vivo o muerto (MOFFET, 2000). Las epifitas juegan un rol muy importante en los bosques tropicales en términos de diversidad específica (GENTRY & DODSON, 1987) y funcionamiento de los ecosistemas (ZOTZ & ANDRADE, 2002), especialmente en los ambientes de montaña. GENTRY & DODSON (1987); reportaron que las epifitas vasculares en el dosel de los bosques tropicales constituyen más del 35% de la diversidad florística.

Uno de los aspectos más importantes de la ecología de las plantas del dosel es el estudio de sus estrategias reproductivas, las cuales generalmente implican procesos a nivel de comunidad (OLENSEN & JORDANO, 2002). Los patrones fenológicos de las plantas en el dosel de los bosque tropicales constituyen un proceso fundamental en la organización de las comunidades de epifitas (VAN DULMEN, 2001), y la fenología de la floración puede tener como consecuencia competencia por polinizadores o facilitar procesos en los que varias especies de plantas mantienen una población de polinizadores.

MADISON (1977), enfatizó que la polinización por animales es una característica generalizada en las epifitas vasculares, llegando inclusive a existir una tendencia en la especialización a algunos grupos de polinizadores. Particularmente en los trópicos, la polinización por colibríes ocurre con mayor frecuencia en epifitas que en otros grupos de plantas (GENTRY & DODSON, 1987), sin embargo se ha reportado un amplio espectro en los modos de polinización que incluyen desde pequeños insectos hasta murciélagos en algunas especies de la familia Bromeliaceae (VAN DULMEN, 2001).

En este documento se presentan aspectos generales de la ecología de la polinización de bromelias epifitas en bosques de montaña, con énfasis en aquellas que son polinizadas por aves, especialmente colibríes. Se hacen algunas consideraciones en torno a las perspectivas y necesidades futuras de investigación en un contexto de conservación de las interacciones planta-animal en los bosques tropicales de montaña.

LA POLINIZACIÓN DE EPIFITAS EN LOS BOSQUES TROPICALES DE MONTAÑA

La polinización, entendida como el proceso mediante el cual el polen es transferido de un órgano sexual masculino a uno femenino, para lograr la fecundación de los óvulos, es apenas el primero de una serie de procesos que conducen a la reproducción sexual de las plantas superiores (MURCIA, 2002). La Ecología de la polinización, sin embargo, abarca todos los procesos que intervienen en la reproducción de una planta, esto incluye la floración, las visitas florales y el transporte del polen por vectores bióticos o abióticos.

Durante la polinización, el polen puede ser transportado por medios abióticos o bióticos; el primero de ellos, el cual se vale de la acción del viento o el agua, ocurre generalmente en plantas monoicas (MURCIA, 2002), este sistema de polinización es primitivo y dominante en las gimnospermas; el segundo, la polinización por medios bióticos, es más frecuente en los ecosistemas tropicales, dadas las condiciones de alta humedad y mayor densidad de la vegetación que no favorecen otros medios.

BAWA (1990), menciona que entre un 98 y un 99% de las plantas en los bosques húmedos tropicales son polinizadas por animales; entre estas, las angiospermas epifitas (MADISON, 1977). Sin embargo, los hábitos de crecimiento epifitas implican una serie de adaptaciones entre las cuales se incluye el desarrollo de sistemas de polinización especializados (GRAVENDEL *et al*, 2004). De esta manera, es frecuente encontrar entre las epifitas de los bosques tropicales sistemas de polinización especializados y posibles relaciones coevolutivas con algunos grupos de polinizadores.

En el dosel de los bosques tropicales de montaña, los grupos de polinizadores más importantes son, en orden descendente, abejas y abejorros, cucarrones, aves, avispas y mariposas (VAN DULMEN, 2001); sin embargo, algunas orquídeas pueden ser polinizadas por moscas (GRAVENDEL *et al*, 2004), y en el caso de algunas bromelias, se ha reportado polinización por murciélagos (SAZIMA *et al*, 1999). En estos bosques, la abundancia de polinizadores frecuentemente está asociada a la diversidad de especies epifitas (GENTRY & DODSON, 1987; KRÖMER *et al*, 2006) y al parecer, existe una correlación en la variación de grupos de epifitas y organismos polinizadores en un gradiente de elevación (KRÖMER *et al*, 2006; CARDELÚS *et al*, 2006). En los bosques tropicales de montaña, muchas epifitas angiospermas son polinizadas principalmente por aves. Particularmente en Bromeliaceae, ocurre un alto grado de especialización para ser polinizadas por colibríes (KESSLER & KRÖMER, 2006); lo cual sugiere patrones en la interacción que obedecen a biología floral, comportamiento de los polinizadores y fenología de la floración.

LAS BROMELIAS EPIFITAS EN LOS BOSQUES NEOTROPICALES

Las bromelias epifitas (Bromeliaceae) tienen una distribución exclusivamente neotropical (GENTRY & DODSON, 1987); de un total de 56 géneros en la familia, 18 de estos son exclusivamente epifitas. Las bromelias han sido tradicionalmente divididas en tres subfamilias: Bromelioideae, Pitcairnioideae y Tillandsioideae (BENZING, 1980), y al parecer existen tendencias evolutivas en la predominancia de determinados síndromes de polinización entre las subfamilias (SAZIMA *et al*, 1996; KESSLER & KRÖMER, 2000). En este caso, se dispone de información en cuanto a las adaptaciones ecofisiológicas y su papel en el mantenimiento de una alta diversidad de organismos asociados a su forma de vida (ZOTZ & HIETZ, 2001), pero son escasos los estudios en aspectos reproductivos, aun en los ecosistemas de montaña, donde estas alcanzan su mayor riqueza de especies y abundancia (CARDELÚS *et al*, 2006).

El hábito epifito de algunas bromelias, requiere de ciertas adaptaciones ecofisiológicas (ZOTZ & HIETZ, 2001), entre las que se encuentran por ejemplo: la presencia de una capa cerosa en su superficie externa, ruta metabólica CAM (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas), el cual posibilita la absorción de dióxido de carbono durante la noche, esta característica permite que las epifitas mantengan cerrados sus estomas durante el día, para reducir la pérdida de agua por evapotranspiración.

Las bromelias epifitas poseen también una estructura foliar de células muertas o indumento, el cual retiene el agua de escorrentía de las hojas. Otro mecanismo al que recurren estas plantas es conocido como "consumo redundante", el cual consiste en absorber más nutrientes de los que se necesitan, con el fin de obtener reservas para tiempos de escasez.

La investigación en ecología de bromelias epifitas se ha centrado particularmente en el problema del establecimiento y la distribución, desde un enfoque autoecológico o ecología de poblaciones. Los aspectos reproductivos y las interacciones a nivel de comunidad en la que se involucran las bromelias son mucho menos conocidas, algunos estudios en el suroriente brasileiro (FISCHER, 1994; VARASSIN, 2002; CANELA & SAZIMA, 2003; ARAÚJO *et al.*, 2004; KAEHLER *et al.*, 2005; DE QUEIROZ, 2006) y algunos trabajos aislados en ecosistemas de montaña (JARAMILLO & CAVELIER, 1998; KESSLER & KRÖMER, 2006; KRÖMER *et al.*, 2006), son apenas algunos de los acercamientos a este tema.

POLINIZACIÓN Y ESPECIALIZACIÓN EN BROMELIACEAE

Bromeliaceae es una familia de plantas que es polinizada principalmente por animales, esto sugiere el desarrollo de atributos florales especializados para esto y probablemente implica procesos de coevolución entre las bromelias y sus principales grupos de polinizadores, ya sean aves, murciélagos o insectos. De igual manera, es posible encontrar atributos cuya presencia no es posible asociarla a ningún grupo de polinizadores en particular, lo cual sugiere coevolución difusa (LUNAU, 2004).

Las bromelias epifitas son principalmente polinizadas por aves. Aunque los murciélagos, las borboletas (mariposas) y las abejas son también polinizadores conocidos de la familia (FISCHER, 1994; MACHADO, 2000; ARAÚJO *et al.*, 2004); sin embargo, son los colibríes los que principalmente desempeñan este papel: cerca del 61% de las especies de bromelias en Los Andes Bolivianos (KESSLER & KROMER, 2000) y cerca del 85% de las de la Mata Atlántica son polinizadas por colibríes (FISCHER, 1994; VARASSIN, 2002; DE QUEIROZ, 2006).

La especialización en los sistemas de polinización de Bromeliaceae, ha sido propuesta por varios autores (para mayor referencia ver KAEHLER *et al.*, 2005; KESSLER & KRÖMER, 2006); sin embargo, es probable que exista una especialización asimétrica en la que un pequeño grupo de polinizadores poliniza una gran cantidad de especies, es decir, sólo algunos de los polinizadores especialistas interactúan con plantas con sistemas de polinización especializados (VÁZQUEZ & AIZEN, 2003); en otras palabras, muchos polinizadores visitan una especie de planta y varias plantas sirven como alimento a cada especie de animal antófilo (HOWE, 1984). De este modo, sería necesario abordar el estudio de la polinización de Bromeliaceae y en general de epifitas en el dosel de los bosques tropicales, como un proceso a nivel comunitario en el que la redundancia en procesos ecológicos puede tener consecuencias en la influencia recíproca ejercida por los organismos interactuantes en procesos ecológicos y evolutivos.

Biología floral y síndromes de polinización en Bromeliaceae

La descripción morfológica de las flores y sus partes en Bromeliaceae, es determinante en el conocimiento de la biología reproductiva de la familia. Sin embargo, la conservación de flores de Bromeliaceae en herbarios de referencia es pobre y en muchas ocasiones el holotipo carece de flores para su descripción (BROWN & GILMARTIN, 1984). Como consecuencia, los tratamientos monográficos

sobre biología floral de la familia revelan pocos datos morfológicos del androceo y el gineceo de las especies y apéndices florales especializados, directamente involucrados en la polinización.

Bromeliaceae presenta inflorescencias terminales o laterales, generalmente compuestas pero en algunas ocasiones simples, racemosas, espigadas, capituliformes, paniculadas o raramente reducidas a una sola flor. Estas son generalmente pedunculadas pero algunas especies presentan flores sesiles (BROWN & BERRY, 1992). Las inflorescencias son generalmente bracteadas, con el principal objetivo de atraer polinizadores. Las flores son perfectas, a veces imperfectas o funcionalmente imperfectas, con cinco verticilos, presentes en gran número (ESPEJO & LÓPEZ, 2005).

Las flores pueden ser actinomorfas o zigomorfas y generalmente presentan tres sépalos libres aunque en algunas especies los dos sépalos dorsales están connados o imbricados. Los sépalos son generalmente simétricos y verdes, raramente coloridos; tres pétalos que pueden estar libres o connados, forman una corola tubular simétrica y colorida; a menudo se presentan con un par de apéndices en la base, en la parte interna de la corola (BROWN & BERRY, 1992).

Los estambres son seis, dispuestos en dos verticilos; los filamentos pueden estar libres o connados, algunas veces adnados a la corola. Las anteras por su parte, se presentan libres, introrsas, basifijas o peltadas, bitecas, con dehiscencia longitudinal, generalmente amarillas o negras; a veces estas también presentan apéndices. En cuanto al polen, se presentan granos monosulcados o bisulcados, o raramente con dos o más poros. El ovario es generalmente súpero, tricarpelar, trilocular, con placentación axilar y con nectarios usualmente septales (VARADARAJAN & BROWN, 1988).

La morfología floral, ha sido tradicionalmente usada para determinar el tipo de polinización y los principales vectores de polen en angiospermas. En Bromeliaceae, usualmente se ha asociado el mecanismo de polinización a las características morfológicas del estigma (VARADARAJAN & BROWN, 1988), sin embargo, algunos autores han combinado este atributo con otros como el tipo de inflorescencia, la hora de apertura de las flores, el color y la orientación de las flores; el grado de compactación de los lóbulos y la producción y concentración del néctar, para la determinación del tipo de polinización (BERNADELLO *et al*, 1991).

Aunque como se mencionó anteriormente, la polinización es efectuada por una gran cantidad de organismos; atributos florales como la longitud y orientación de la corola, y la producción de néctar y su concentración de azúcares sugieren que Bromeliaceae, particularmente la subfamilia Tillandsioidae, presenta síndromes de polinización ornitófilicos (TEMELES *et al*, 2002; MCDADE & WEEKS, 2004). Una revisión de literatura sobre los sistemas de polinización en 192 taxones de Bromeliaceae, sugiere también que los principales polinizadores son colibríes (MARTINELLI, 1994).

Si bien la relación entre plantas polinizadas por colibríes ha sido descrita como una especialización, esto debería ser estudiado con detalle, pues en Bromeliaceae parece haber una fuerte tendencia a que las semejanzas en las características florales de conjuntos de especies de una misma comunidad, resulten en grupos

de polinizadores similares (KAEHLER *et al.*, 2005); esto podría sugerir tendencias a una coevolución difusa entre las bromelias y sus grupos de polinizadores. Tal es el caso de los colibríes ermitaños y bromelias de tierras bajas, y colibríes ruteros y bromelias de tierras altas.

ECOLOGÍA DE LA FLORACIÓN Y POLINIZADORES DE BROMELIAS EPIFITAS

Las interacciones entre flores y polinizadores han sido consideradas un componente importante para el entendimiento de las interacciones planta-animal (MURCIA, 2002). Los polinizadores, debido a las variaciones en morfología y comportamiento de forrajeo, difieren en eficiencia en la remoción y depositación de polen en las flores de diferentes especies (GOODELL & THOMSON 1997; MIYAKE & YAHARA 1999). De esta manera, la eficiencia de los polinizadores puede influenciar la estructura genética de las poblaciones vegetales (LINHART *et al.*, 1987).

Como se ha mencionado anteriormente, el espectro de posibilidades en la polinización de Bromeliaceae es bastante amplio y está mediado por una gran diversidad de factores y condiciones que van desde los periodos de floración, la abundancia y el comportamiento de los polinizadores, y las recompensas y atributos florales de la familia. Esto nos brinda una nueva perspectiva para el estudio de la polinización, ya que la gran diversidad de formas, tamaños y colores de las flores en Bromeliaceae polinizadas por colibríes da origen a una amplia variedad de interacciones planta-polinizador; que incluyen especificidades en la interacción, que reflejan algún grado de especialización o coevolución entre las plantas y sus polinizadores (BAWA, 1990; VÁSQUEZ & AIZEN, 2003, 2004).

Fenología de la floración

El entendimiento de los patrones fenológicos de una comunidad vegetal es un factor fundamental en el entendimiento de las interacciones planta-animal, y la distribución espacial y temporal de los recursos para los animales asociados (MACHADO & SEMIR, 2006). La reproducción de las angiospermas ocurre en una serie de etapas que culminan con la producción de frutos; la primera de ellas es producción de flores. Los periodos de floración obedecen a muchas razones que van desde condiciones hidroclimatológicas (p. ej. estacionalidad de las precipitaciones) hasta presiones evolutivas y de selección de grupos de polinizadores (HILTY, 1980); esto último generalmente en plantas con mecanismos de polinización o grupos de polinizadores especializados; inclusive se sugiere que los síndromes de polinización en Bromeliaceae parecen seguir los patrones exhibidos por sus polinizadores preferenciales (KRÖMER *et al.*, 2006).

En muchas familias de angiospermas, la floración generalmente coincide con el inicio de la estación lluviosa (HILTY, 1980); sin embargo, para Bromeliaceae (aunque en algunas comunidades se conserva este patrón) es posible que exista una secuencialidad en la floración (MACHADO & SEMIR, 2006), lo que evidencia una alta eficiencia en el sistema de polinización, especialmente en bromelias ornitófilas (WASER & REAL, 1979; FEINSINGER, 1983; ARAÚJO *et al.*, 1994; FISCHER & ARAÚJO, 1995). Esto se evidencia además en los patrones de abundancia de polinizadores

y la repartición temporal de los recursos aprovechados (KRÖMER *et al.*, 2006). Esta secuencialidad en la floración, probablemente minimiza la competencia por polinizadores y aumenta la efectividad en la transferencia de polen.

El período de floración en Bromeliaceae tiene una duración entre dos y tres meses, durante los cuales abren una o dos flores diarias, las cuales permanecen disponibles entre uno y tres días, dependiendo de la especie (MACHADO & SEMIR, 2006). Adicionalmente, algunas comunidades de bromelias presentan patrones espaciales en la floración; KRÖMER *et al.* (2006) demostraron que existen diferencias en la floración de bromelias ornitófilas en un gradiente altitudinal, y en diferentes vertientes de la cordillera de Los Andes bolivianos con condiciones climáticas y de temperatura diferentes.

Recompensas florales

Las angiospermas polinizadas por animales generalmente ofrecen néctar como recompensa para mediar la transferencia de polen entre individuos de la misma especie (MITCHELL, 1993); sin embargo, el néctar es un recurso que está restringido espacial y temporalmente, lo cual puede mediar sobre la abundancia de polinizadores y la frecuencia de visitas a las flores. Aunque la interacción entre una planta y un polinizador es, en la mayoría de los casos, de “beneficio mutuo”, la relación no podría describirse como de “mutuo acuerdo” (MURCIA, 2002). Más bien, es una interacción en la que tanto la planta como el polinizador balancean los costos y los beneficios.

En Bromeliaceae, al parecer existe una tendencia a regular la producción y la concentración de néctar como recompensa a colibríes durante su período de floración (ORDANO & ORNELAS, 2004), considerándose la familia como “generosa” en la cantidad de néctar y las concentraciones de azúcares. Esto constituye a las bromelias como un recurso importante para los colibríes en los ecosistemas de montaña. Adicionalmente, en Bromeliaceae la producción de néctar no se ve afectada por la remoción y se mantiene más o menos constante durante el periodo en el que está disponible la flor (ORDANO & ORNELAS, 2004), así mismo, la concentración de azúcares sólo se ve afectada en algunas ocasiones por dilución en agua lluvia del néctar almacenado en la base de la corola.

Respuestas y comportamiento de los polinizadores

Como se ha mencionado en repetidas ocasiones, los colibríes son el principal grupo de polinizadores de las bromelias epifitas en los bosques de montaña, esto probablemente resultado de una larga historia de coevolución. Los colibríes (Aves: Trochilidae) son una familia de aves del nuevo mundo pertenecientes al orden de los Apodiformes (HILTY & BROWN, 1987).

Las interacciones planta-colibrí dependen en gran medida de los requerimientos energéticos de las aves y del comportamiento ínter e intraespecífico de las especies involucradas en la interacción. Los colibríes de montaña presentan ritmos estacionales de reproducción, muda y movimientos poblacionales (STILES 1979, 1980 y 1985) que al parecer obedecen a los patrones de floración en las plantas,

pero existen pocos datos de diferentes comunidades o gradientes ambientales al mismo tiempo (WOLF *et al.*, 1976, FEINSINGER 1980, STILES 1985). Por esta razón, es difícil hacer generalizaciones a nivel regional, ya que la fenología de la floración en las plantas, como el factor limitante en la organización de estas comunidades, presenta grandes variaciones de una comunidad a otra (FRANKIE *et al.*, 1974; STILES 1978); es decir, que los cambios ambientales y en la composición de especies generan patrones fenológicos particulares en diferentes localidades.

En Los Andes existen pocas referencias que evidencien estos patrones entre los colibríes y las comunidades de bromelias epifitas que estos polinizan, con excepción de los trabajos de KESSLER & KRÖMER (2000) y KRÖMER *et al.* (2006); sin embargo, existen vacíos de información en el tema y por lo tanto es necesario realizar investigaciones que analicen los patrones de cambio de procesos ecológicos en relación a la distribución espacial de las comunidades en el espacio tanto vertical como horizontal. Sin embargo, parece existir una correlación positiva entre los patrones de cambio en la ecología de floración de bromelias con respecto a la elevación en un gradiente altitudinal y los cambios en la abundancia de colibríes polinizadores, esto también se refleja en una escala temporal, tal como fue demostrado por GUTIÉRREZ *et al.* (2004).

PERSPECTIVAS FUTURAS DE INVESTIGACIÓN

La investigación en el campo de la ecología de la polinización de bromelias epifitas y las interacciones con los colibríes que las polinizan se ha concentrado en ecosistemas de tierras bajas, principalmente en el sureste brasilero (Mata Atlántica) y existen muy pocas referencias en ecosistemas de montaña, por lo cual es necesario abordar este tema, dado que tanto las bromelias epifitas como los colibríes tienen picos de riqueza y abundancia en ecosistemas de media y alta montaña.

En Bromeliaceae, es característico que los sistemas de polinización sean redundantes (MURCIA, 2002), es decir, varias especies de polinizadores visitan la misma especie de planta o varias plantas son visitadas por el mismo polinizador; se desconoce cuáles son las implicaciones en las poblaciones de plantas por la disminución de la eficiencia de la interacción como efecto de esa redundancia; así mismo, se conoce poco sobre las estrategias de las plantas y los polinizadores para reducir este efecto, como es el caso del desplazamiento de fenologías u otras estrategias de competencia inter-específica por polinizadores. En las interacciones a nivel comunitario en ecosistemas de montaña media y alta, se conoce poco sobre los ritmos a corto plazo (mensuales o anuales) de la oferta de recursos por Bromeliaceae y la dinámica de los colibríes polinizadores.

Finalmente, en un contexto de degradación acelerada de los ecosistemas boscosos de montaña para el establecimiento de sistemas de producción agropecuarios, se desconocen los efectos sobre las interacciones planta-animal.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a Gabriel Jaime Castaño y Fabiola Ospina por sus comentarios y sugerencias. Este manuscrito es un producto del proyecto

número 0346208, "Ecología de la polinización de una comunidad de bromelias epifitas ornitófilas en un bosque de montaña", financiado por la Vicerrectoría de Investigaciones y Postgrados de la Universidad de Caldas.

BIBLIOGRAFÍA

- ARAÚJO, A. C., FISCHER, E. A. & SAZIMA, M., 1994.- Floração seqüencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região da Juréia, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 17 (2): 113-118.
- BAWA, K. S., 1990.- Plant-Pollinator interactions in tropical rainforest. *Annual review of Ecology and Systematics*, 21: 399-422.
- BENZING, D. H., 1980.- *The biology of Bromeliads*. Mad River Press, Eureka.
- BERNARDELLO, L., GALETTO, L. & JULIANI, H. R., 1991.- Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinian Bromeliaceae. *Ann. Bot.*, 67: 401-411.
- BROWN, G. & GILMARTIN, A. J., 1984.- Stigma structure and variation in Bromeliaceae - Neglected Taxonomic characters. *Brittonia*, 36 (4): 364-374.
- BROWN, G. & TERRY, R., 1992.- Petal appendages in Bromeliaceae. *American Journal of Botany*, 79 (9): 1051-1071.
- CANELA, M. B. F. & SAZIMA, M., 2003.- Florivory by the Crab Armases *angustipes* (Grapsidae) Influences Hummingbird Visits to *Aechmea pectinata* (Bromeliaceae). *Biotropica*, 35 (2): 289-294.
- CARDELÚS, C., COLWELL, R. & WATKINS, J., 2006.- Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology*, 94 (1): 144.
- DE QUEIROZ P., VITOR., 2006.- *Relações entre floração de bromélias e uma comunidade de beija-flores numa área de Floresta Ombrófila Densa do Sul do Brasil*. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Paraná.
- ESPEJO, A. & LÓPEZ, A. R., 2005.- Bromeliaceae. *Flora de Veracruz 136*. Instituto de Ecología Xalapa, Veracruz. México.
- FEINSINGER, P., 1980.- Asynchronous migration patterns and the coexistence of tropical hummingbirds: 411-419 (en) KEAST, A. & E. MORTON (eds.) *Migrant bird in the Neotropics: ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- _____, 1983.- Variable nectar secretion in a *Heliconia* species pollinated by hermit hummingbirds. *Biotropica*, 15: 48-52.
- FISCHER, E. A., 1994.- *Polinização, fenologia e distribuição espacial de Bromeliaceae numa comunidade de Mata Atlântica, litoral sul de São Paulo*. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- FISCHER, E. A. & ARAUJO, A. C., 1995.- Spatial organization of a bromeliad community in the Atlantic Rainforest, South-Eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 11: 559-567.
- FRANKIE, G., G. BAKER & P. OPLER., 1974.- Comparative phenological studies of threes in tropical wet and dry forests of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 62: 881-919.
- GENTRY, A. H. & DODSON C. H., 1987.- Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74: 205-233.
- GOODELL, K. & THOMSON, J. D., 1997.- Comparisons of pollen removal and deposition by honey bees and bumblebees visiting apple. In: *Proc. 7th Int. Symp. Pollination*, Lethbridge, Alberta, Canada. pp. 103-107.
- GRAVENDEEL, B., SMITHSON, A., SLIKI, F. & SCHUITEMAN, A., 2004.- Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 359: 1523-1535.
- GUTIÉRREZ, A., ROJAS, S. V. & STILES, F. G., 2004.- Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos. *Ornitología Neotropical*, 15 (Suppl.): 1-9.
- HILTY, S., 1980.- Flowering and fruiting periodicity in a premontane rainforest in Pacific Colombia. *Biotropica*, 12 (4): 292-306.
- HILTY, S. & BROWN, W., 1986.- *A Guide to the Birds of Colombia*. Princeton University Press. United States of America.
- HOWE, H. F., 1984.- Constraints on the evolution of mutualisms. *American Naturalist*, 123:764-777.
- JARAMILLO, M. A. & CAVELIER, J., 1998.- Fenología de dos especies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) en un bosque montano alto de la cordillera oriental colombiana. *Selbyana*, 19 (1): 44-51.
- KAEHLER, M., VARASSIN, I. G. & GOLDENBERG, R., 2005.- Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica Alto Montana no Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 28 (2): 219-228.
- KESSLER, M. & KRÖMER, T., 2000.- Patterns and ecological correlates of pollination modes among Bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. *Plant Biology*, (2): 659-669.
- KRÖMER, T., KESSLER, M. & HERZOG, S. K., 2006.- Distribution and Flowering Ecology of Bromeliads along Two Climatically Contrasting Elevational Transects in the Bolivian Andes. *Biotropica*, 38 (2): 183-195.

- LINHART, Y. B., BUSBY, W. H., BEACH, J. H. & FEINSINGER, P., 1987.- Forager behavior, pollen dispersal, and inbreeding in two species of hummingbird-pollinated plants. *Evolution*, 41 (3): 679-682.
- LOWMAN, M. & WITTMAN, P., 1996.- Forest canopies: methods, hypotheses and future directions. *Annual review of ecology and systematics*, 27: 55-81.
- LUNAU, K., 2004.- Adaptive radiation and coevolution - pollination biology case studies. *Organisms, Diversity & Evolution*, 4: 207-224.
- MACHADO, C. G., 2000.- *Distribuição espacial, fenologia e polinização de Bromeliaceae na mata atlântica do alto da Serra do Paranapiacaba, SP*. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas.
- MACHADO, C. & SEMIR, J., 2006.- Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 29 (1): 163-174.
- MADISON M., 1977.- Vascular epiphytes: their systematic and salient features. *Selbyana*, 5: 207-213.
- MARTINELLI, G., 1994.- *Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic rainforest of Southeastern Brazil*. PhD thesis. University of St. Andrews. St. Andrews, Scotland.
- MC DADE, L. & WEEKS, J., 2004.- Nectar in Hummingbird-pollinated Neotropical Plants II: Interactions with Flower Visitors. *Biotropica*, 36(2): 216-230.
- MITCHELL R. J., 1993.- Adaptive significance of *Ipomopsis aggregate* nectar production: observation and experiment in the field. *Evolution*, 47: 25-35.
- MIYAKE, T. & YAHARA, T., 1999.- Theoretical evaluation of pollen transfer by nocturnal and diurnal pollinators: when should a flower open? *Oikos*, 86: 233-240.
- MOFFET, M. W., 2000.- What's up? A critical look at the basic terms of canopy biology. *Biotropica*, 32: 59-596.
- MURCIA, C., 2002.- Ecología de la polinización. En: *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Guariguata y Kattan (comp.) LUR. Costa Rica. pp. 493-530.
- OLENSEN, J. & JORDANO, P., 2002.- Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83 (9): 2416-2424.
- ORDANO, M. & ORNELAS, J. F., 2004.- Generous-like flowers: Nectar production in two epiphytic bromeliads and a meta-analysis of removal effects. *Oecologia*, 140: 495-505.
- SAZIMA, I., BUZATO, S. & SAZIMA, M., 1996.- An assemblage of hummingbird - pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Botanical Acta*, 109: 149-160.
- SAZIMA, M., BUZATO, S. & SAZIMA, I., 1999.- Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic Forest Sites in Brazil. *Annals of Botany*, 83: 705-712.
- STILES, F. G., 1978.- Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica*, 10: 194-210.
- _____, 1979.- El ciclo anual de una comunidad coadaptada de colibríes y flores en el bosque tropical muy húmedo de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 27: 75-101.
- _____, 1980.- The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis*, 122: 322-343.
- _____, 1985.- Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs*, 36: 757-787.
- TEMELES, E., LINHART, Y., MASONJONES, M. & MASONJONES, H., 2002.- The Role of Flower Width in Hummingbird Bill Length-Flower Length Relationships. *Biotropica*, 34 (1): 68-80.
- VAN DULMEN, A., 2001.- Pollination and phenology of flowers in the canopy of two contrasting rain forest types in Amazonia, Colombia. *Plant Ecology*, 153: 73-85.
- VARADARAJAN, G. S. & BROWN, G. K., 1988.- Morphological variation of some floral features of the subfamily Pitcairnioidae (Bromeliaceae) and their significance in pollination biology. *Botanical Gazette*, 149 (1): 82-91.
- VARASSIN, I. G., 2002.- *Estrutura espacial e temporal de uma comunidade de Bromeliaceae e seus polinizadores em Floresta Atlântica no sudeste do Brasil*. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas.
- VÁZQUEZ, D. P. & AIZEN, M. A., 2003.- Null model analyses of specialization in plant-pollinator interactions. *Ecology*, 84: 2493-2501.
- _____, 2004.- Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 85:1251-1257.
- WASER, N. M. & REAL, L. A., 1979.- Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature*, 281: 670-672.
- WOLF, L., F. G. STILES, & F. R. HAINSWORTH., 1976.- Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology*, 32: 349-379.
- ZOTZ, G. & ANDRADE, A., 2002.- La Ecología y fisiología de las epifitas y las hemiepifitas. En: *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Guariguata y Kattan (comp.) LUR. Costa Rica. pp. 271-296.
- ZOTZ, G. & HIETZ, P., 2001.- The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of experimental botany*, 52 (354): 2067-2078.