

## BIOLOGÍA FLORAL, SISTEMA REPRODUCTIVO Y POLINIZADORES EFFECTIVOS DE LA BROMELIA EPÍFITA *TILLANDSIA LIMBATA*

BRUNO ENRIQUE TÉLLEZ-BAÑOS<sup>1\*</sup>, JOSÉ G. GARCÍA-FRANCO<sup>2</sup>, M. CRISTINA MACSWINEY G.<sup>1</sup>,  
 JUAN CARLOS LÓPEZ-ACOSTA<sup>1</sup>, THORSTEN KRÖMER<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

<sup>2</sup> Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.

\*Autor de correspondencia: [bioltellez@gmail.com](mailto:bioltellez@gmail.com)

### Resumen

**Antecedentes:** La familia Bromeliaceae presenta una de las radiaciones adaptativas más notables dentro de las angiospermas, en parte debido a su diversidad de estrategias reproductivas. No obstante, apenas se conocen los polinizadores para el 4 % de sus aproximadamente 3,800 especies.

**Preguntas:** ¿Cómo es el patrón de floración? ¿Cuáles son las características del néctar? ¿Cuál es el sistema reproductivo? ¿Cuáles son los polinizadores efectivos?

**Especie estudiada:** *Tillandsia limbata* Schldl.

**Lugar de estudio y fechas:** Catemaco, Veracruz, México, de abril a octubre de 2021.

**Métodos:** La fenología se determinó registrando diariamente el número de flores abiertas y sus características morfológicas en las diferentes etapas de la antesis. La secreción de néctar se evaluó realizando extracciones durante la antesis. Los visitantes florales se registraron mediante grabaciones y observaciones directas. El sistema reproductivo y la efectividad de los polinizadores se determinó empleando experimentos de polinización controlada.

**Resultados:** *Tillandsia limbata* produce en promedio 2.6 flores diarias, con una secreción de néctar constante durante el día y un sistema de autoincompatibilidad con alta capacidad xenógama. Se registraron diez especies de visitantes florales, los más frecuentes fueron la abeja *Trigona fulviventris* y el colibrí *Anthracothorax prevostii*.

**Conclusiones:** Los polinizadores efectivos de *T. limbata* son los colibríes, ya que propician la mayor producción de frutos y semillas. Las abejas son polinizadores secundarios; sin embargo, roban polen y néctar, consumen partes florales y desplazan a los colibríes de las flores, lo que afecta negativamente el éxito reproductivo de esta bromelia.

**Palabras clave:** Autoincompatibilidad, éxito reproductivo, florivoría, limitación de polen, ornitofilia, secreción de néctar.

### Abstract

**Background:** The Bromeliaceae family has undergone one of the most remarkable adaptive radiations within angiosperms, partly due to its diversity of reproductive strategies. However, pollinators are known for only 4 % of its about 3,800 species.

**Questions:** What is the flowering pattern like? Which are the characteristics of nectar? What is the breeding system? Which are the effective pollinators?

**Studied species:** *Tillandsia limbata* Schldl.

**Study site and dates:** The study was carried out in Catemaco, Veracruz, Mexico, from April to October, 2021.

**Methods:** Phenology was determined by recording daily the number of open flowers and their characteristics at different stages of anthesis. Nectar secretion was evaluated by extractions during anthesis. Identification of floral visitors was carried out through recordings and direct observations. The breeding system and pollinator effectiveness were determined using controlled pollination experiments.

**Results:** *Tillandsia limbata* produces on average 2.6 flowers per day, with a constant nectar secretion during the day and a self-incompatibility system with high xenogamous capacity. Ten species of floral visitors were recorded, of which the most frequent were the bee *Trigona fulviventris* and the hummingbird *Anthracothorax prevostii*.

**Conclusions:** The effective pollinators of *T. limbata* are hummingbirds, as they favor the highest fruit and seed production. Bees are secondary pollinators; however, they steal pollen and nectar, consume floral parts and displace hummingbirds from flowers, which negatively affects the reproductive success of this bromeliad.

**key words:** Florivory, nectar secretion, ornithophily, pollen limitation, reproductive success, self-incompatibility.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution License CCBY-NC (4.0) internacional.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



La familia Bromeliaceae es una de las más ricas en especies del Neotrópico con cerca de 3,800 especies distribuidas en 82 géneros (Gouda *et al.* 2023), la mitad de los cuales incluyen especies epífitas (Zotz 2013, Givnish *et al.* 2014). Esta familia ha pasado por una de las radiaciones adaptativas más notables en las angiospermas, en parte debido a la diversidad de estrategias reproductivas que presenta (Benzing 2000, Givnish *et al.* 2014); la mayoría de las especies muestran flores bisexuales y el sistema reproductivo predominante es la autofecundación o un sistema mixto entre ésta y la fecundación cruzada (Matallana *et al.* 2010, Zanella *et al.* 2012, Cascante-Marín & Núñez-Hidalgo 2023). No obstante, el número de especies en las cuales se ha documentado su sistema reproductivo (152 especies) es bajo considerando la riqueza total de esta familia (Cascante-Marín & Núñez-Hidalgo 2023).

Las flores de las bromelias son polinizadas por insectos (abejas, mariposas diurnas y polillas nocturnas) (Benzing 2000, Krömer *et al.* 2006, Kamke *et al.* 2011), colibríes (Martinelli 1994, Kessler & Krömer 2000, Kessler *et al.* 2020), aves paseriformes (Hornung-Leoni *et al.* 2013) y murciélagos (Aguilar-Rodríguez *et al.* 2019). Sin embargo, la mayoría de las especies no cuentan con observaciones de sus polinizadores, limitándose a inferencias sobre síndromes de polinización (Faegri & van der Pijl 1979, Fenster *et al.* 2004).

Se estima que por lo menos la mitad de las especies de bromelias podrían ser polinizadas por colibríes (Benzing 2000, Canela & Sazima 2005, Kessler *et al.* 2020). Por ejemplo, en cadenas montañosas de los Andes o en la Mata Atlántica de Brasil, 40-85 % de las especies de bromelias son polinizadas principal o exclusivamente por colibríes (Kessler & Krömer 2000, Krömer *et al.* 2006, de Queiroz & Varassin 2007). Estas aves, transportan una mayor carga polínica y a mayores distancias que los insectos (Krauss *et al.* 2017). Además, su comportamiento de forrajeo en rutas de alimentación (*traplining*), favorece la polinización cruzada y un mayor flujo de polen entre poblaciones (Serrano-Serrano *et al.* 2017).

Aunque se espera que los rasgos del síndrome de polinización reflejen la adaptación de las flores a los polinizadores primarios, éstos no excluyen a los polinizadores secundarios (menos efectivos espacio-temporalmente por sus características, comportamiento y/o abundancia) y tampoco a los visitantes antagonistas (p. ej., florívoros, ladrones de polen y de néctar) (McCall & Irwin 2006, Ashworth *et al.* 2015). En algunas familias de plantas como Bromeliaceae, los polinizadores secundarios pueden asegurar su reproducción cuando los polinizadores primarios disminuyen o están ausentes (Schmid *et al.* 2011, Aguilar-Rodríguez *et al.* 2016, Jaeger *et al.* 2023). Por otro lado, los antagonistas influyen directa e indirectamente en la adecuación (*fitness*) de las plantas, por medio del consumo de tejidos florales, lo que tiene un impacto negativo en la atracción de polinizadores (p. ej., afectando la producción de frutos y semillas) (Hargreaves *et al.* 2009, Moreira *et al.* 2019). Por lo tanto, la selección fenotípica ejercida por antagonistas y polinizadores secundarios puede ayudar a explicar los rasgos reproductivos florales que no coinciden con el polinizador primario, así como revelar cuáles rasgos modulan estas interacciones entre especies (Stebbins 1970, Fenster *et al.* 2004, Strauss & Irwin 2004, Rosas-Guerrero *et al.* 2014, Ashworth *et al.* 2015).

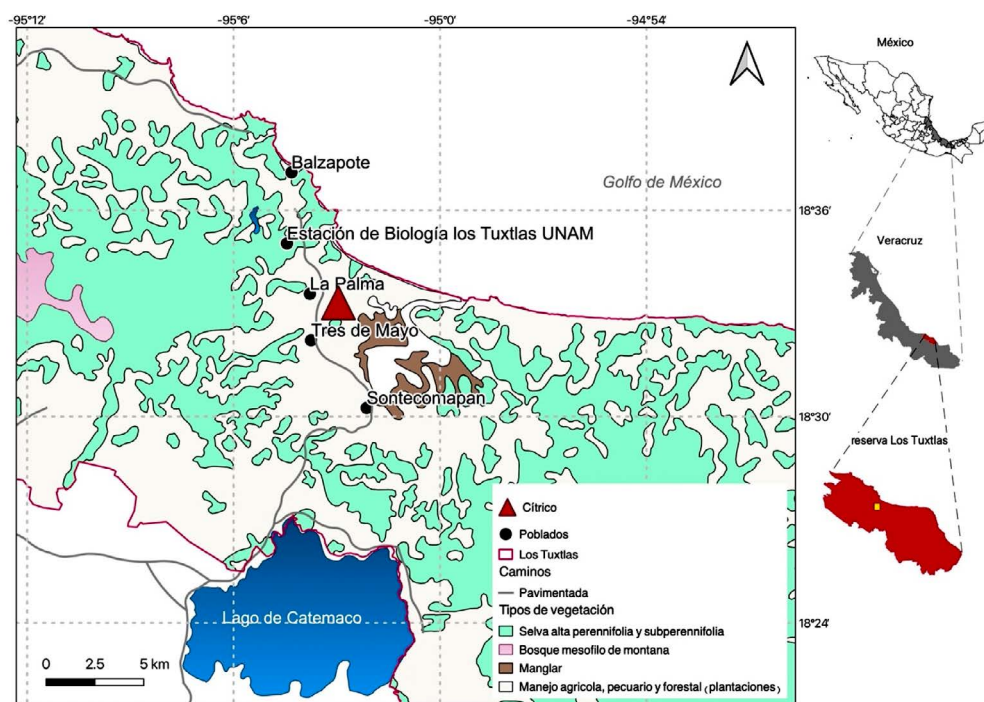
*Tillandsia limbata* Schldl. presenta características florales que no se relacionan con la polinización por colibríes, como son los pétalos blancos y una antesis nocturna. Debido a ello, Gardner (1986) sugirió que esta especie podría ser polinizada por polillas, sin embargo, hasta la fecha esto no se ha confirmado. Esta especie es relativamente común en bosques tropicales y vegetación derivada de estos en México, por lo que diversos estudios taxonómicos y listados florísticos la incluyen en sus registros (p. ej., Espejo-Serna *et al.* 2005, Krömer & Acebey 2007, Pinzón *et al.* 2019). Sin embargo, hasta donde tenemos conocimiento no se ha estudiado su sistema de polinización, lo que permitiría mejorar la comprensión de los aspectos ecológicos y evolutivos que han propiciado los diversos patrones reproductivos en Bromeliaceae. El presente trabajo caracteriza la biología floral y el sistema reproductivo de *T. limbata*, para determinar cuáles son sus polinizadores efectivos, si estos son consistentes con lo predicho por su síndrome floral y cómo contribuyen en la reproducción de esta bromelia endémica de México.

## Materiales y métodos

*Sitio de estudio.* El estudio se realizó en la comunidad de Tres de Mayo, municipio de Catemaco, ubicado dentro de la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, al sureste del estado de Veracruz, México (18 ° 32' 17.8" N, 95 ° 3' 48.4"

O; [Figura 1](#)). El sitio tiene una altitud de 90 m snm, presenta una temperatura máxima de 27.3 °C y una mínima de 21.5 °C, y una precipitación promedio anual de 1,500 a 3,000 mm. La temporada con mayor temperatura y mayores precipitaciones va de junio a febrero, y la seca, con menores precipitaciones y mayor temperatura, va de marzo a mayo (Soto & Gama 1997). Esta región representa el límite boreal de distribución de la selva alta perennifolia en el continente americano; sin embargo, cerca del 80 % de la extensión original de este tipo de vegetación desapareció en la década de 1990 (Dirzo & García 1992). Actualmente, se observa una matriz de pastizales, con elementos de vegetación secundaria (acahuales) y cultivos, entre los que destacan las plantaciones de maíz y cítricos, así como remanentes de selva alta perennifolia (Guevara *et al.* 2004).

El trabajo de campo se realizó entre abril y octubre del 2021 en una parcela de 6,730 m<sup>2</sup>, la cual presenta un cultivo de cítricos (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck., *C. aurantifolia* (Christm.) Swingle, *C. latifolia* Tanaka ex Q. Jiménez), con 20 años de abandono y con árboles remanentes de vegetación primaria. Los árboles de cítricos son de baja altura y presentan un gran número de individuos adultos de *T. limbata* en sus ramas, lo que permitió una gran disponibilidad de plantas para realizar las observaciones y experimentos que se describen posteriormente.



**Figura 1.** Ubicación del área de estudio (triángulo rojo), dentro del polígono de la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. Se muestran con puntos negros las localidades cercanas a la parcela de estudio ubicada en la localidad Tres de Mayo.

**Especie de estudio.** *Tillandsia limbata* es una especie epífita endémica de México, que se distribuye en los estados de Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí y Veracruz (Espejo-Serna *et al.* 2017, Espejo-Serna & López-Ferrari 2018). Habita principalmente en bosque caducifolio, bosque de encino, cafetal, manglar, matorral, selva alta perennifolia, selva baja, selva mediana y selva mediana subperennifolia, a una altitud entre 0-1,200 m (Espejo-Serna *et al.* 2005, Krömer *et al.* 2020). Presenta inflorescencias terminales, erectas, compuestas, dos veces divididas, con hasta 15 espigas, el eje floral es de color magenta a rosado, cilíndrico, robusto, de 35-70 cm de largo, 3-15 mm de diámetro, cubierto parcialmente por las vainas de las brácteas. Las flores son sésiles, presentan una corola tubular blanquecina-verdosa, dísticas, erectas, 5-16 por espiga, actinomorfas a ligeramente zigomorfas, geniculadas a curvadas (Espejo-Serna *et al.* 2005) ([Figura 2](#)).



**Figura 2.** Lado izquierdo, vista general de una planta de *Tillandsia limbata*, la barra blanca equivale a 50 cm de longitud. Lado derecho, detalle de una inflorescencia y una flor en antesis, la barra blanca equivale a 5 cm de longitud.

**Fenología floral.** El seguimiento de la dinámica de floración se realizó en 20 individuos seleccionados al azar en el campo de cítricos, registrando en cada uno el número de flores abiertas cada día durante toda la floración. De acuerdo con Dafni (1992), se identificó: el inicio de la floración (hasta que el 25 % de las flores están abiertas), el pico de floración (> 50 % o más de flores abiertas) y el término de la floración (< 10 % abiertas). Posteriormente, se calculó el número de flores promedio por inflorescencia y la duración total de la floración. En estas mismas plantas se seleccionaron algunas flores ( $n = 20$ ) para observar su tiempo de vida, registrando las siguientes etapas: 1) Pre-antesis: cuando el botón emerge de la bráctea floral y comienza a crecer; 2) Antesis: lapso que incluye la apertura de la corola, la dehiscencia de las anteras y la receptividad del estigma; 3) Senescencia: momento en el que ocurre la marchitez de los pétalos, así como la pérdida de turgencia de los estambres y el pistilo (Dafni 1992, Cascante-Marín *et al.* 2005).

El registro de las fases florales se realizó utilizando dos cámaras digitales (modelos D800 y D7100, Nikon Corporation, Tokio, Japón), equipadas con lentes para macrofotografía (modelos atx-i 100 mm, Tokina Corporation, Tokio, Japón y micro Nikkor 55 mm, Nikon Corporation, Tokio, Japón). Las cámaras se colocaron en trípodes delante de las inflorescencias, enfocando los botones florales a 30 cm de distancia de estos. Se programó la toma de fotografías en intervalos de cinco minutos, iniciando desde la condición de botón hasta la marchitez de la flor. Las series fotográficas obtenidas fueron analizadas mediante la técnica cinematográfica de cámara rápida (*time-lapse*), utilizando los programas Adobe Lightroom Classic 2019, LR Timelapse 5 y DaVinci Resolve (versión 17.2). Esto permitió observar detalladamente, y en poco tiempo (cerca de un minuto), las diferentes etapas de la antesis ([Material suplementario 1](#) y [2](#)).

Para estimar el tiempo de receptibilidad del estigma, se colectaron estigmas vírgenes ( $n = 21$  plantas mantenidas en el vivero) desde el inicio de la antesis y por intervalos de cuatro horas hasta cumplir 24 horas (tiempo de vida de las flores). Los estigmas se sumergieron individualmente en peróxido de hidrógeno ( $H_2O_2$ ) al 3 %. La efervescencia,

producto de una alta reacción enzimática, fue indicativo de receptividad (Dafni 1992, Dafni & Motta 1998). Durante la colecta de los estigmas, se observó la presencia de exudado, lo que también fue indicativo de receptividad, pues favorece la hidratación y germinación del polen (Dafni 1992, Martén-Rodríguez & Fenster 2008).

**Sistema reproductivo.** Para determinar el sistema reproductivo de *T. limbata* se aplicaron los siguientes tratamientos de polinización manual (*sensu* Kearns & Inouye 1993) en 20 individuos (40 flores por tratamiento, dos flores por individuo). Las plantas fueron medidas, etiquetadas y mantenidas en un vivero portátil instalado dentro de la parcela de estudio. Las flores se cubrieron con tela semipermeable antes y después de las manipulaciones para evitar la llegada de polen no deseado. Los tratamientos de polinización aplicados fueron: 1) Apomixis, con ayuda de pinzas de disección se removieron las anteras indehiscentes de la flor tratada antes de las primeras horas de la antesis; 2) Autopolinización espontánea, se embolsó la espiga completa desde la condición de botón sin realizar manipulación de las flores; 3) Autogamia, se removieron las anteras dehiscentes de la flor tratada y se frotaron en el estigma de la flor a la que pertenecían las anteras; 4) Geitonogamia, se emasculó la flor tratada y se polinizó con las anteras dehiscentes de otra flor del mismo individuo; 5) Xenogamia, se frotaron las anteras dehiscentes provenientes de tres individuos diferentes en el estigma de la flor tratada, la cual fue previamente emasculada; 6) Control (polinización natural), las flores estuvieron expuestas todo el tiempo a los visitantes florales.

La presencia de frutos se registró y cuantificó cuatro meses después de aplicar los tratamientos, y para cada tratamiento se calculó el porcentaje de fructificación (*fruit set*). Los frutos se colectaron en bolsas de papel individuales, se pesaron y se registró el número de semillas por fruto (*seed set*). Para determinar si *T. limbata* es autocompatible, se obtuvo el Índice de Incompatibilidad Autógama (ISI por sus siglas en inglés); calculado como el cociente del número de semillas promedio por fruto del tratamiento de autogamia entre el número de semillas promedio por fruto del tratamiento de xenogamia; donde valores  $\geq 1$  indican que la planta es autocompatible, valores  $< 1$  pero  $\geq 0.3$  indican que la autocompatibilidad es incompleta y valores  $\leq 0.3$  indican autoincompatibilidad (Zapata & Kalin 1978, Ramírez & Brito 1990). También se calculó el Índice de Autopolinización Autógama (IAS por sus siglas en inglés) calculado como el cociente del número promedio de semillas por fruto del tratamiento de autopolinización espontánea entre el número promedio de semillas por fruto del tratamiento de autogamia multiplicado por 100 (Martén-Rodríguez & Fenster 2008); donde valores  $\geq 1$  indican autogamia, valores  $> 0$  pero  $< 1$  indican autogamia parcial y valores = 0 se obtienen en plantas que presentan mecanismos eficaces para prevenir la autogamia (Zapata & Kalin 1978, Wendt *et al.* 2002, Kamke *et al.* 2011). Para determinar si existe limitación de polen en la población, se calculó el Índice de Limitación de Polen (PLI por sus siglas en inglés) utilizando la siguiente razón matemática:  $1 - (\text{número promedio de semillas del tratamiento control entre el número promedio de semillas del tratamiento de xenogamia})$  (Larson & Barret 2000, Becker *et al.* 2011). Para este índice, valores negativos indican que la población no presenta limitación de polen (Becker *et al.* 2011).

**Análisis de néctar.** La tasa de producción y concentración de azúcares en el néctar se midió en 40 flores vírgenes (flores sin tratamientos experimentales y aisladas de los polinizadores) elegidas al azar entre los 20 individuos mantenidos en vivero (dos flores por individuo). El néctar se extrajo con ayuda de tubos microcapilares de 5  $\mu\text{l}$ , en intervalos de dos horas, desde el inicio de la antesis hasta que la producción descendió a cero, un poco antes de la senescencia de las flores. Cuando el néctar no llenó el microcapilar se midió la altura alcanzada por el líquido con un vernier, y posteriormente se calculó el volumen obtenido mediante una regla de tres. El volumen total de néctar por flor se calculó como la suma de los valores horarios (Tschapka & Helversen 2007). Para cada una de las muestras de néctar se registró la concentración de azúcares ( $^{\circ}\text{Brix}$ , 1 g azúcares / 100 g de solución), mediante el uso de un refractómetro manual (Mod. HRT32, rango: 0-32 % Brix, precisión: 0.2 % Brix; A. Krüss Optronic, Hamburg, Germany).

**Visitantes florales.** Se realizaron observaciones focales en los árboles que presentaban mayor número de individuos de *T. limbata* en sus ramas, de la siguiente manera: 1) Observaciones diurnas directas ( $n = 20$  inflorescencias): se instaló un escondite portátil a seis metros de distancia del árbol hospedero, desde el cual se observaron hasta cinco



individuos en floración cuando se encontraban de manera contigua. Las observaciones se realizaron en un horario de 07:00 a 13:30 h y de 16:30 a 18:00 h, durante 18 días, acumulando un total de 120 horas de muestreo. En cada periodo de observación se cuantificó el número de flores disponibles; 2) Observaciones diurnas indirectas: se realizaron registros en flores individuales de inflorescencias aisladas ( $n = 24$  flores) utilizando el equipo fotográfico descrito anteriormente (ver sección de fenología floral). Las cámaras se colocaron en trípodes enfrente de la inflorescencia, enfocando las flores a 60 cm de distancia. Las grabaciones y toma de fotografías se realizaron de manera automatizada mediante la técnica de foto-trampeo, utilizando sensores de movimiento (pir motion sensor v2, Camtraptions, Willersey, United Kingdom) ([Material suplementario 3](#)). El registro se realizó en los periodos de mayor actividad de forrajeo de los visitantes, de 07:00 a 09:00 h y de 11:00 a 13:00 h durante ocho días, para un esfuerzo total de muestreo de 236 minutos (ca. 4 horas) de grabación de video y 840 fotografías. Las series fotográficas y videgrabaciones fueron procesadas con ayuda de los programas Adobe Lightroom Classic 2019, LR Timelapse 5 y DaVinci Resolve (versión 17.2); 3) Observaciones nocturnas directas, se realizaron registros focales en inflorescencias aisladas ( $n = 4$  inflorescencias). El observador se colocó a cuatro metros frente a la inflorescencia, iluminándola con lámparas de luz roja. Los registros se realizaron en un horario de 20:00 a 00:00 h, para un esfuerzo total de muestreo de 16 horas; 4) Observaciones nocturnas indirectas: se realizaron registros en flores individuales de inflorescencias aisladas ( $n = 9$  flores) mediante la técnica de fototrampeo descrita anteriormente, en un horario de 00:00 a 04:00 h durante cuatro días, para un esfuerzo total de muestreo de 16 horas.

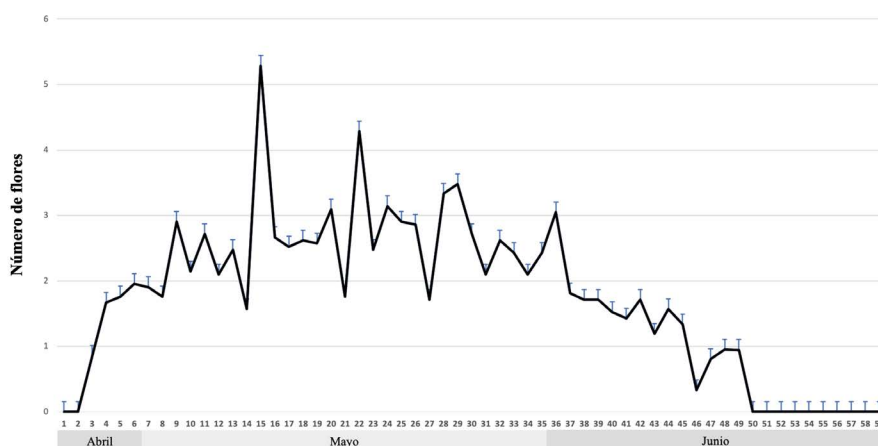
Tanto las grabaciones como las fotografías permitieron registrar a todos los visitantes florales, así como evaluar la conducta de forrajeo, los recursos florales obtenidos e identificar si las visitas fueron legítimas (*sensu* Irwin *et al.* 2010, Freitas 2018). Todos los visitantes fueron colectados e identificados por un especialista.

*Efectividad de polinizadores.* Para determinar la efectividad de los polinizadores se realizaron los siguientes tratamientos de polinización controlada: 1) Exclusión de abejas ( $n = 40$  flores de 20 plantas): se emascularon las flores al inicio de la antesis para eliminar el polen (principal recompensa buscada por las abejas). De esta forma las flores no fueron atractivas para este grupo de insectos, siendo solo visitadas por los libadores de néctar (colibríes); 2) Exclusión de colibríes ( $n = 28$  flores de 20 plantas): observaciones previas en el área de estudio mostraron que los colibríes no toleran la presencia humana a corta distancia, por lo que un observador se colocó dos metros frente a las inflorescencias provocando que los colibríes no visitaran las flores. Por su parte, las abejas continuaron recolectando el polen disponible en un lapso aproximado de tres horas. Posteriormente, las flores fueron embolsadas para evitar las visitas de los colibríes; 3) Control ( $n = 40$  flores de 20 plantas): las flores no se manipularon y quedaron expuestas a todos los polinizadores.

*Análisis estadísticos.* Para evaluar si el tratamiento de polinización influyó en el número de frutos producidos, se construyó una tabla de contingencia entre los tratamientos con la variable binomial de producción de frutos (sí/no). Para analizar si los datos obtenidos en los experimentos de polinización responden a una distribución normal, se aplicó la prueba de Shapiro-Wilk. Para determinar si los tratamientos de polinización controlada influyeron en el número de semillas, en el caso de los tratamientos para evaluar el sistema reproductivo se empleó un análisis de covarianza (eliminando el potencial efecto del tamaño de la planta) y un análisis de varianza para los tratamientos de exclusión. Por otro lado, se realizó una correlación de Pearson para determinar la relación entre el volumen y la concentración de azúcares del néctar con las visitas de los polinizadores. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software jamovi v. 2.5 (JAMOMI 2024).

## Resultados

*Fenología floral.* El desarrollo y crecimiento de las inflorescencias de *T. limbata* comenzó en la última semana de abril y las últimas en la tercera semana de junio, registrando un periodo de floración de sesenta días, con un pico durante el mes de mayo ([Figura 3](#)).



**Figura 3.** Dinámica de floración de *Tillandsia limbata*. Cada punto equivale a la media de producción de flores por día durante el ciclo reproductivo de 20 individuos, las barras azules indican la desviación estándar entre las plantas.

El promedio de la floración de un individuo fue de 41.52 días ( $\pm 4.16$ , DE; rango: 35-47 días,  $n = 20$  individuos), durante el cual se produjeron 2.6 flores diarias ( $\pm 1.95$ , rango: 0-14 flores,  $n = 20$  inflorescencias) y un total de 103 flores por inflorescencia ( $\pm 41.75$ ). Se registraron un total de 2,278 flores en los 20 individuos observados. Estos, presentaron cuatro morfotipos florales, caracterizados por presentar diferencias notables en la longitud estilar y el tiempo de maduración de las anteras: 11 individuos hercógamos ( $n = 1,237$  flores); seis individuos homógamos ( $n = 688$  flores); dos individuos hercógamos-protóginos ( $n = 237$  flores) y un individuo homógamo-protógino ( $n = 116$  flores) (Figura 4).

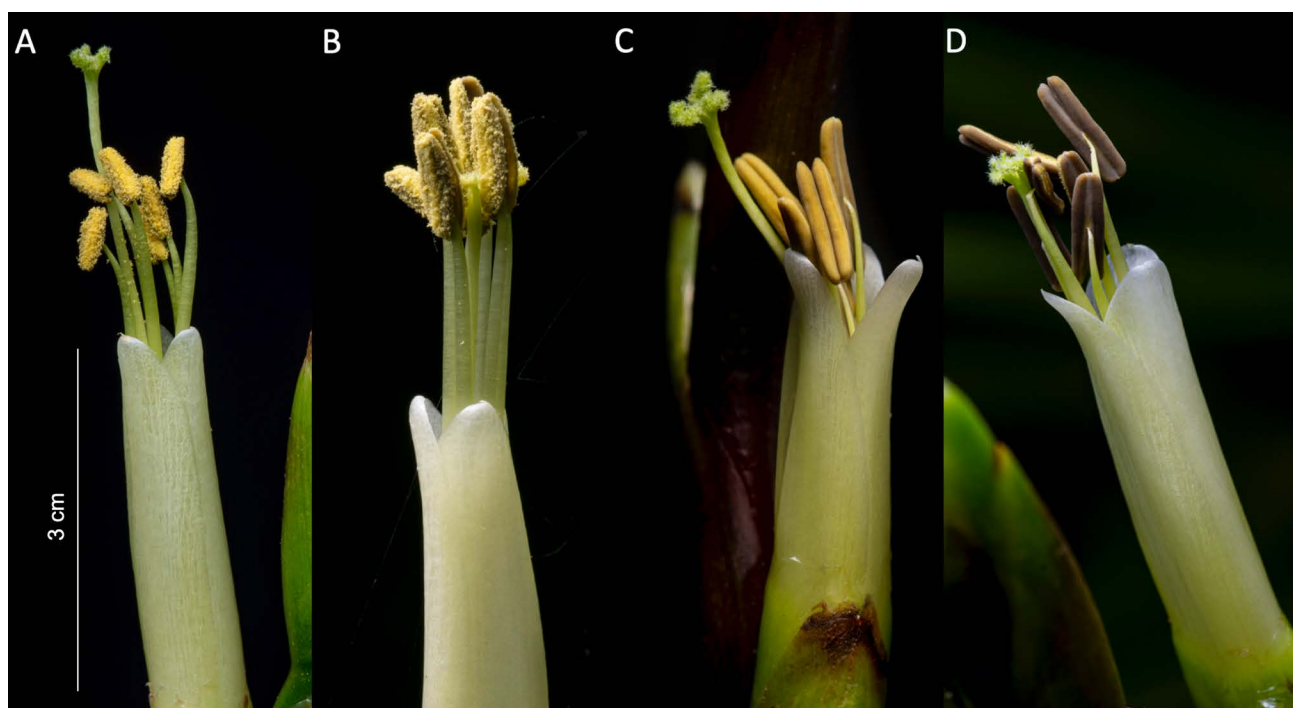
La dirección de apertura de las flores dentro de la inflorescencia fue centrífuga; es decir, las flores comenzaron a abrir en el eje de la inflorescencia y la antesis fue avanzado hacia la periferia, mientras que la floración en las espigas fue acrópeta, ya que el desarrollo de las flores comenzó en la base y se extendió hacia el ápice (Figura 2).

La pre-antesis inicia por la mañana, cerca de las 10:00 h, con el alargamiento del botón floral y continúa hasta el día siguiente cuando ocurre la antesis, la cual comienza con la separación de los pétalos alrededor de las 05:00 h (rango: 03:50-08:00 h,  $n = 122$  flores), momento en que también inicia la receptividad del estigma ( $n = 21$  flores). La corola se cierra por la noche alrededor de las 21:00 h (16 horas después del inicio de la antesis) y la senescencia (marchitamiento) de la flor se presenta 24 horas después de la antesis. El estigma se mantuvo receptivo desde el inicio de la antesis, hasta las 24 horas después; sin embargo, la mayor actividad enzimática y formación de exudado estigmático, se observó entre las cuatro y las 16 horas posteriores a la antesis.

**Sistema reproductivo.** En los tratamientos de polinización controlada la mayor producción de frutos se registró en el tratamiento de xenogamia, con 100 % de fructificación ( $\chi^2 = 161$ ,  $gl = 5$ ,  $P < 0.001$ ), mientras que para la autogamia y geitonogamia fue de 12.5 y 10 %, respectivamente. Por su parte, en el tratamiento control se registró 65 % de fructificación, mientras que los tratamientos de autopolinización espontánea y apomixis no desarrollaron frutos (Tabla 1).

Respecto a la producción de semillas por fruto se registraron diferencias entre tratamientos ( $F = 95$ ,  $P < 0.001$ ), siendo la xenogamia el que mayor producción de semillas tuvo con un promedio de 322 ( $\pm 15.1$ , DE), seguido del tratamiento control que registró en promedio 198 ( $\pm 13$ ). Los tratamientos de autogamia y geitonogamia mostraron una producción promedio por debajo de 25 ( $\pm 12$ ) semillas por fruto, no existiendo diferencias significativas entre ambos (Tabla 1).

El Índice de Incompatibilidad Autógama muestra que *T. limbata* presenta autoincompatibilidad ( $ISI = 0.06$ ), con una alta capacidad de reproducción sexual cruzada. El Índice de Autopolinización Autógama ( $IAS = 0$ ) indica que la



**Figura 4.** Morfotipos florales registrados en individuos de *T. limbata*: A. Flores hercógamas (se presenta una separación espacial entre los órganos reproductivos, situándose el estigma por encima de las anteras). B. Flores homógamas (las anteras y el estigma se encuentran posicionados al mismo nivel). C. Flores hercógamas con protoginia (además de la separación espacial entre los órganos reproductivos, se presenta una separación en el tiempo de maduración; mientras que el estigma se encuentra maduro (receptivo), las anteras no lo están (indehiscentes)). D. Flores homógamas con protoginia (anteras indehiscentes y estigma receptivo posicionados al mismo nivel espacial).

**Tabla 1.** Frutos y semillas desarrollas en los tratamientos de polinización controlada en vivero aplicados a las flores de *Tillandsia limbata*.

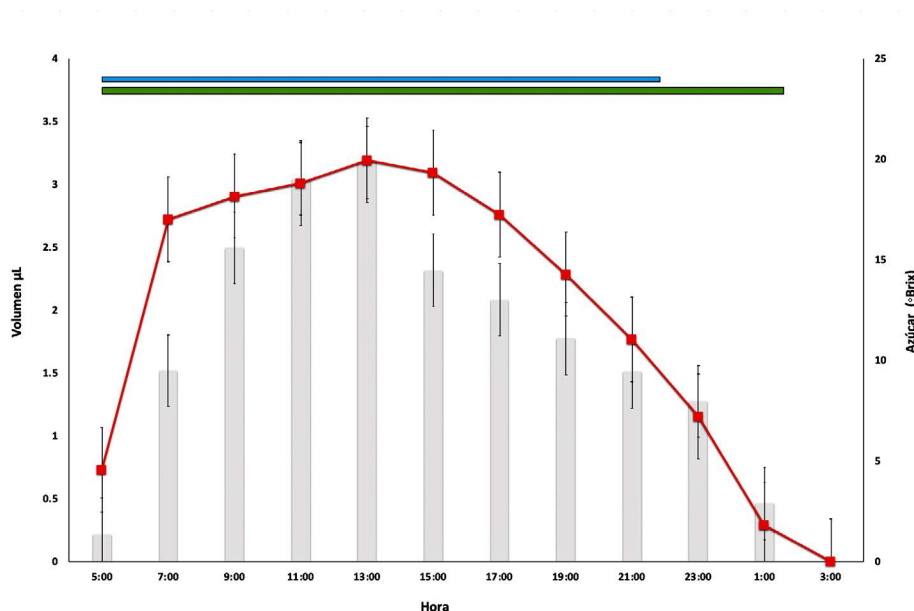
Tratamiento	Flores (#)	Frutos (#)	Fructificación (%)	Semillas/fruto (media $\pm$ D.E.)
Xenogamia	40	40	100 a	322 $\pm$ 15 a
Control	40	26	65 b	198 $\pm$ 13 b
Autogamia	40	5	12.5 c	22 $\pm$ 12 c
Geitonogamia	40	4	10 c	6 $\pm$ 12 c
Autopolinización espontánea	40	0	0	0
Apomixis	40	0	0	0

Número de semillas promedio por fruto ( $\pm$  Desviación Estándar). Letras distintas en las columnas indican diferencias significativas en cuanto al porcentaje de fructificación ( $\chi^2 = 161$ , gl = 5,  $P < 0.001$ ) y producción de semillas ( $F = 95$ , gl = 5,  $P < 0.001$ ).



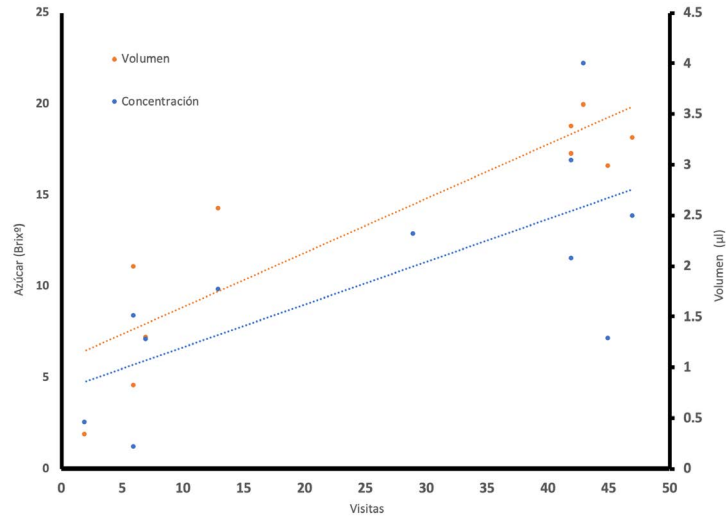
planta cuenta con mecanismos eficaces para evitar la autogamia. El Índice de Limitación de Polen, usando tanto el número de frutos como el número de semillas como variable, mostró un valor positivo ( $PLI = 0.3$  y  $0.4$ , respectivamente), lo que indica que existe limitación de polen en la población.

**Análisis de néctar.** El volumen de néctar de las flores de *T. limbata* en promedio por día fue de  $20.6 \pm 9.5 \mu\text{l}$  ( $\pm$  DE, rango: 3.6 a  $53.2 \mu\text{l}$ ), y la concentración promedio de azúcares disueltos fue de  $13.5 \pm 9.0$  °Brix (rango: 0.0 a 29.0 °Brix). La producción de néctar se mantuvo por 20 horas, a  $1.03 \mu\text{l/h}$ . El volumen ( $\mu\text{l}$ ) promedio más alto de néctar se presentó por la tarde, a las 13:00 h ( $3.17 \pm 2.63$ ), y la producción descendió acercándose a cero en la madrugada, después de la 01:00 h ( $0.45 \pm 3.90$ ). Al igual que el volumen, la concentración de azúcares disueltos en el néctar fue mayor a las 13:00 h ( $19.94 \pm 2.63$  °Brix) y descendió a cero después de la 01:00 h ( $1.85 \pm 4.37$  °Brix) (Figura 5). El análisis de correlación de Pearson determinó una relación positiva entre el número de visitas de los colibríes con la concentración de azúcares en el néctar ( $r^2 = 0.51$ ,  $P < 0.001$ ) y el volumen de producción de néctar ( $r^2 = 0.75$ ,  $P < 0.001$ ) (Figura 6).



**Figura 5.** Volumen (en  $\mu\text{l}$ , barras grises) y concentración de azúcares (en °Brix, línea roja) del néctar, registrado en las flores de *Tillandsia limbata* a lo largo del tiempo de vida de las flores. Las líneas negras representan la desviación estándar. La barra verde indica el período en que el estigma se mantiene receptivo. La barra azul muestra el tiempo en que la corola permanece abierta.

**Visitantes florales.** Observaciones diurnas: Se registraron ocho visitantes florales diurnos (Apéndice 1). La abeja *Trigona fulviventris* Guérin-Ménéville 1845 (Meliponini, Apidae) presentó el mayor número de visitas a las flores (36 %). Las primeras abejas arribaron a las inflorescencias cerca del amanecer (06:45 h), individualmente o en grupos de hasta ocho, realizando repetidas visitas a una misma flor y manteniéndose en una inflorescencia durante  $46.4 \pm 15.8$  segundos ( $\pm$  DE), tiempo en que visitaron un promedio de  $4.7 \pm 1.4$  flores (Figura 9). Algunos individuos con ayuda de sus partes bucales rompieron el ápice de botones florales en pre-antesis (28 botones presentaron marcas de consumo), logrando de esta manera acceder a sus anteras, las cuáles se encontraban aún indehiscentes, por lo que fueron masticadas para robar su polen. De la misma manera robaron el polen de anteras indehiscentes de flores protóginas (las anteras de 47 flores fueron masticadas) (Figura 7). Por la tarde, entre las 17:00 h y las 18:30 h, momento en que el polen se encontraba agotado en la mayoría de los individuos de *T. limbata*, se observaron abejas masticando los pétalos de sus flores (22 flores presentaron marcas de consumo), así como también realizando perforaciones en la base de las corolas y en los botones florales (14 corolas y seis botones presentaron perforaciones) (Figura 7).



**Figura 6.** Relación positiva entre la producción y concentración de azúcares del néctar y las visitas de los colibríes. La línea naranja muestra la correlación entre la concentración de azúcares (°Brix) en el néctar y las visitas de los colibríes ( $y = 0.0422x + 0.7761$ ,  $r^2 = 0.517$ ). La línea azul muestra la correlación entre la producción de néctar (volumen) y las visitas de los colibríes ( $y = 0.2972x + 5.9229$ ,  $r^2 = 0.7568$ ).



**Figura 7.** Comportamiento de forrajeo de la abeja *Trigona fulviventris* en las flores de *Tillandsia limbata*. A. Perforación en el ápice de botón en pre-antesis. B. Robo de polen en anteras de flor homógama con protoginia. C. Robo de polen en flor hercógama. D. Perforación en la base de la corola para el robo de néctar. E. Consumo de pétalos. F. Perforación en botón floral.

El segundo visitante más frecuente fue el colibrí *Anthracothonax prevostii* Lesson 1832, con 33 % de las visitas. Los machos de esta especie en su estadio juvenil, así como las hembras fueron los más frecuentes. Otras especies de colibríes que se registraron fueron *Amazilia yucatanensis* Cabot 1845, *A. tzacatl* De la Llave 1833, *Chlorestes candida* Bourcier & Mulsant 1846, *Heliomaster longirostris* Audebert & Vieillot 1801 y *Phaethornis striigularis* Gould 1854, todos ellos con porcentajes menores de visita ([Figura 8](#); [Apéndice 1](#)).

Todas las especies de colibríes establecieron rutas de forrajeo (*traplining*) visitando flores e inflorescencias en una misma secuencia y en repetidas ocasiones a lo largo del día. Ninguna especie estableció territorios de alimentación y no se registraron comportamientos agonísticos intraespecíficos o interespecíficos.

Las visitas de los colibríes a las inflorescencias fueron breves, en promedio  $27.9 \pm 30.8$  segundos ( $\pm$  DE), durante este tiempo visitaron un promedio de  $6.7 \pm 4.4$  flores ([Figura 9](#)). Cuando en una misma flor coincidían ambos grupos de polinizadores, las abejas atacaron a los colibríes, volando directamente hacia ellos, logrando de esta manera desplazarlos de las inflorescencias (se observaron 29 desplazamientos, todos registrados en las primeras horas de la mañana).

Observaciones nocturnas: Se registró la visita de dos especies de blátidos, *Periplaneta americana* Linnaeus 1758 y la morfoespecie-1 (Blattidae), las cuales consumieron partes florales, principalmente pétalos y anteras de las flores senescentes. Ambas especies, presentaron el porcentaje más bajo de flores visitadas con apenas 0.19 y 0.13 %, respectivamente ([Tabla 2](#)).

*Efectividad de polinizadores.* El tratamiento de exclusión de abejas registró un porcentaje de fructificación de 62.5 %, valor cercano al control que tuvo 65 %. En cambio, la exclusión de colibríes registró apenas 10.7 % de producción de frutos ( $\chi^2 = 24$ ,  $gl = 2$ ,  $P < 0.001$ ). Por otro lado, la producción de semillas promedio por fruto entre los tratamientos de exclusión de abejas y control, fueron similares ( $177 \pm 146$  y  $198 \pm 157$  semillas, respectivamente;  $\pm$  DE), mientras que en el tratamiento de exclusión de colibríes la producción de semillas fue significativamente menor, con apenas  $28 (\pm 24)$  semillas por fruto ( $F = 28$ ,  $gl = 2$ ,  $P < 0.001$ ) ([Tabla 2](#)).

## Discusión

*Fenología de floración.* Según la clasificación de Newstrom *et al.* (1994), el patrón de floración a nivel poblacional de *T. limbata* en el sitio de estudio es anual, con un solo periodo de floración en el año. De acuerdo con la clasificación de Gentry (1974), el tipo de fenología de floración a nivel individual fue constante (*steady state*), con un promedio de 2.6 flores diarias en un periodo de 42 días. Ambos patrones de floración han sido reportados para otras especies epífitas del género *Tillandsia*, y en general son los más comunes en bromelias que son polinizadas por colibríes (Canela & Sazima 2003, Santana & Machado 2010, Kessler *et al.* 2020). Una temporada de floración prolongada con individuos produciendo pocas flores por día, como sucede en *T. limbata*, favorece el flujo de polen entre la población, ya que el polinizador debe visitar una gran cantidad de flores para satisfacer sus necesidades energéticas (Feinsinger & Colwell 1978, Canela & Sazima 2005). Este tipo de floración impulsa a los polinizadores a establecer rutas o circuitos de forrajeo (*traplining*), lo que implica la visita secuenciada a las mismas bromelias (epífitas) a lo largo de diferentes localidades de alimentación (Ohashi & Thomson 2009). Lo anterior coincide con lo observado en *T. limbata*, donde todas las especies de colibríes visitaron las flores en secuencias repetibles a lo largo del día. Una floración constante puede alimentar la población de un polinizador específico y especialista durante un periodo de tiempo prolongado (Yumoto 1987). Este parece ser el caso del colibrí *A. prevostii* que fue la especie más constante, efectiva y la única que estuvo presente durante toda la etapa de floración de *T. limbata*.

Algunos autores relacionan el pico de floración con el periodo reproductivo de los polinizadores (Newstrom *et al.* 1994, Bhat & Murali 2001, da Cruz *et al.* 2006), pudiendo establecerse una interdependencia entre ambos (Yamamura *et al.* 2007). Esto parece estar ocurriendo con el colibrí *A. prevostii*, ya que gran parte de su temporada reproductiva (Juárez *et al.* 2022) coincidió con el pico de floración de *T. limbata*, lo que podría explicar el mayor número de visitas florales registrado, siendo además individuos hembras y juveniles los más frecuentes y constantes.



**Figura 8.** Polinizadores de *Tillandsia limbata* registrados durante las observaciones diurnas. A. *Trigona fulviventris*. B. *Anthracothorax prevostii* (macho inmaduro). C. *Amazilia yucatanensis*. D. *Amazilia tzacatl*. E. *Heliomaster longirostris*. F. *Phaethornis striularis*.

En la zona de estudio el clima es cálido-húmedo, con una temporada seca, de menores precipitaciones y mayor temperatura que va de marzo a mayo (Soto & Gama 1997). Esta temporada coincide con el periodo de floración de *T. limbata*. Se ha reportado que una mayor actividad de floración durante la estación seca es común en bromelias epífitas de hábitats tropicales que son polinizadas por colibríes (Toledo 1975, Ramírez-Morillo *et al.* 2008, Orozco-Ibarrola *et al.* 2015, Sheldon & Nadkarni 2015). Lo anterior puede ser una estrategia para disminuir el riesgo de florivoría, ya que en la temporada seca los florívoros (como larvas de lepidópteros o himenópteros) son menos abundantes (Lieberman & Lieberman 1984), los cuales producen daños a los tejidos meristemáticos y órganos reproductivos reduciendo sustancialmente su fecundidad (García-Franco & Rico-Gray 1991, Pierce & Gottsberger 2001, Winkler *et al.* 2005, Yamamura *et al.* 2007, Cascante-Marín *et al.* 2009).

También podría ser un mecanismo para maximizar el servicio de polinización, ya que en la época seca disminuyen los recursos en el ambiente y la oferta de recompensas florales en las bromelias puede atraer a más visitantes (Janzen 1967, Talavera *et al.* 2001). Por otro lado, durante la temporada de lluvias la actividad de los polinizadores se ve afectada por condiciones ambientales desfavorables como la entrada de huracanes y tormentas tropicales, las cuales además pueden llegar a dañar las inflorescencias (Téllez-Baños, datos sin publicar; Díaz-Infante *et al.* 2020).

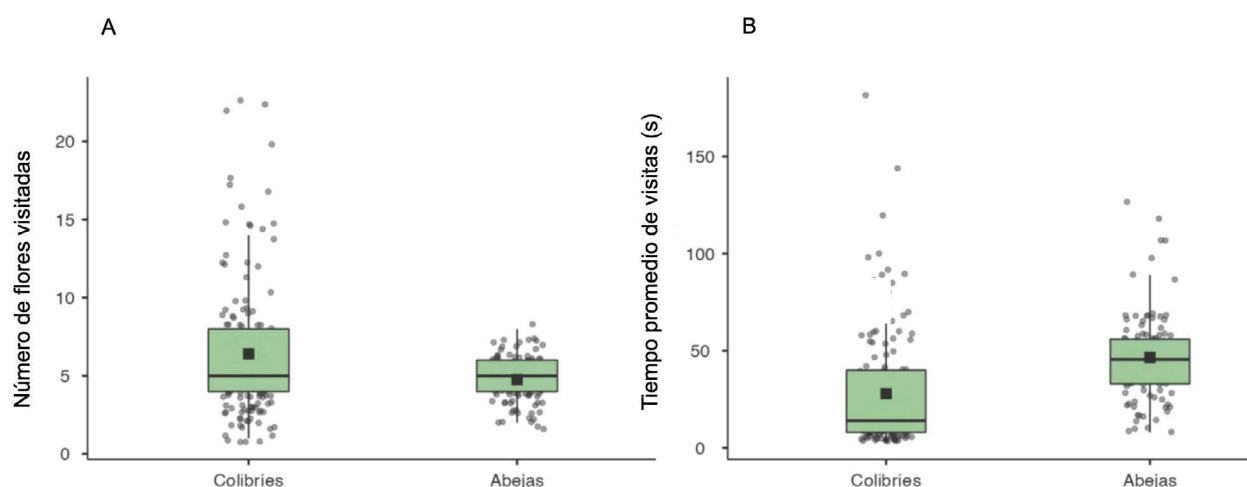
**Sistema reproductivo.** *Tillandsia limbata* es una especie autoincompatible, característica poco extendida en las bromelias del género *Tillandsia*, en donde hasta ahora predominan los sistemas de autocompatibilidad (Ramírez-Morillo *et al.* 2008, Matallana *et al.* 2010, Zanella *et al.* 2012, Orozco-Ibarrola *et al.* 2015, Ramírez-Rosas *et al.* 2020, Cascante-Marín & Núñez-Hidalgo 2023). La diferencia entre la fructificación del tratamiento de xenogamia (100 %) y el de autopolinización espontánea (0 %) demuestra que esta bromelia en condiciones naturales requiere de vectores para la transferencia de polen. Esta condición se ha reportado en pocas especies dentro del género, por ejemplo: *T. achyrostachys* É.Morren, *T. caput-medusae* É.Morren, *T. hubertiana* Matuda y *T. streptophylla* Scheidw (Ramírez-Morillo *et al.* 2009, Orozco-Ibarrola *et al.* 2015). El hecho de que el tratamiento de autopolinización espontánea no



desarrollara frutos, y la limitada producción de estos en los tratamientos de autogamia y geitonogamia, suponen que las estrategias que presenta la planta como son la hercogamia, la protoginia y su sistema de autoincompatibilidad son muy eficaces para prevenir la autopolinización. Esta combinación de estrategias no se ha reportado en alguna otra especie del género *Tillandsia*, sin embargo, la hercogamia y la protoginia están presentes en algunas especies autocompatibles (Ramírez-Morillo *et al.* 2008, Orozco-Ibarrola *et al.* 2015).

**Limitación de polen.** La diferencia en el porcentaje de fructificación y producción de frutos entre el tratamiento de xenogamia (100 %) y la polinización natural (65 %), indican limitación de polen en la población; es decir, que en condiciones naturales no llegó la suficiente carga polínica al estigma de las flores de *T. limbata* o que el polen depositado fue de mala calidad (mezcla de polen proveniente de diferentes especies o de una polinización geitonógama). Atribuimos esta limitación de polen a la interacción antagónica y el comportamiento agonístico mostrado por la abeja *T. fulviventris*: 1) Robo de polen durante las primeras horas de la mañana, por lo que cuando los colibríes tuvieron su mayor actividad de forrajeo (cerca de las 11:00 h), las anteras contenían poco polen para ser transportado y depositado en los estigmas (Paton 1993, do Carmo *et al.* 2004, Hargreaves *et al.* 2009). Se ha demostrado que el consumo de polen puede reducir gravemente la producción de semillas (Bertness & Shumway 1992, Hargreaves *et al.* 2009); 2) Su conducta agresiva hacia los colibríes, obligó a estos a modificar su comportamiento de búsqueda de alimento, reduciendo su frecuencia de visitas; 3) Su polinización geitonógama, ya que en especies autoincompatibles el polen propio obstruye los estigmas, e interfiere con el crecimiento del tubo polínico xenógamo reduciendo la producción de semillas (Snow *et al.* 1996); 4) Los daños causados a botones y flores disminuyen la funcionalidad de la flor, su atractivo y además puede causar el aborto de los frutos (McCall 2008).

Lo anterior sugiere que estas abejas presentan una doble interacción con esta bromelia; por un lado, se desempeñan como mutualistas con su polinización secundaria, y por el otro, como antagonistas con su robo de polen, el de néctar y la florivoría. Además, su comportamiento agonístico hacia los polinizadores primarios, los colibríes, afecta negativamente el éxito reproductivo de esta planta. Hasta donde sabemos, esta dualidad en la interacción de un visitante floral no se ha reportado en otra especie del género *Tillandsia*. En bromelias ornitófilas distribuidas en la Mata Atlántica de Brasil se ha observado el robo de polen y la florivoría por parte de abejas del género *Trigona* (Canela & Sazima 2005). Por ejemplo, en la especie terrestre *Bromelia antiacantha* Bertol., estas abejas roban polen y también el néctar, lo que afecta las visitas de los colibríes y de otras especies de abejas por la reducción de recursos (Canela & Sazima 2005); sin embargo, no se comprobó un efecto negativo en el éxito reproductivo.



**Figura 9.** A. Número de flores visitadas por colibríes y abejas, y B. Tiempo promedio de duración de las visitas (en segundos) efectuadas por colibríes y abejas. Los puntos corresponden a cada una de las observaciones, los cuadros negros a la media, y las cajas y alambres al cuartil 1, 2 y 3.



**Tabla 2.** Frutos y semillas desarrolladas en los tratamientos de polinización de *Tillandsia limbata* efectuados en campo para determinar la efectividad de los polinizadores. Número de semillas promedio por fruto ( $\pm$  Desviación Estándar).

Tratamiento	Flores (#)	Frutos (#)	Fructificación (%)	Semillas/fruto (media $\pm$ DE)
Control	40	26	65 a	198 $\pm$ 157 a
Exclusión de abejas	40	25	62.5 a	177 $\pm$ 146 a
Exclusión de colibríes	28	3	10.7 b	24 $\pm$ 71 b

Letras distintas en las columnas indican diferencias significativas en cuanto al porcentaje de fructificación ( $\chi^2 = 24$ , gl = 2,  $P < 0.001$ ) y producción de semillas ( $F = 28$ , gl = 2,  $P < 0.001$ ).

**Síndrome de polinización.** Gardner (1986) sugirió para *T. limbata* una polinización por polillas nocturnas, sin embargo, a pesar de que la antesis se extiende hasta el anochecer, los siguientes factores limitan la polinización nocturna: 1) La corola cierra alrededor de las 21:00 h, impidiendo el acceso a la recompensa; 2) El volumen de néctar y la concentración de azúcares decrece significativamente al anochecer; 3) No hay polen disponible en las anteras ya que este se libera por las mañanas. Aunque en el área de estudio existen polillas nectarívoras que podrían visitar esta bromelia (Raguso & Llorente-Bousquets 1991), tendrían poco o nulo efecto en la producción de semillas por la limitación de polen en las flores. No obstante, durante múltiples horas de observación nocturna no se registró la visita de ningún lepidóptero.

Los resultados indican que *T. limbata* es polinizada por visitantes diurnos, particularmente colibríes y abejas. La cercanía de la zona de estudio con el fragmento de selva conservada de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas de la Universidad Nacional Autónoma de México (ca. 3 km), podría estar favoreciendo la alta diversidad de colibríes que visitan las flores de *T. limbata*. En otras especies de *Tillandsia* se han reportado de una a tres especies de colibríes como polinizadores (Toledo 1975, García-Franco & Rico-Gray 1991, Aguilar-Rodríguez *et al.* 2016), y excepcionalmente siete especies de colibríes en diversos sitios de Brasil (Kessler *et al.* 2020).

**Polinizadores efectivos.** Los colibríes registraron el mayor número de visitas legítimas a las flores, ya que propiciaron una alta producción de frutos y semillas. Lo anterior demuestra que son los principales polinizadores de esta bromelia. En otras especies del género *Tillandsia* se ha registrado que este grupo de aves también parecen ser sus principales polinizadores (Gardner 1986, Sáyo *et al.* 2018, Missagia *et al.* 2023).

Los colibríes establecieron circuitos de alimentación (*traplining*) como estrategia de forrajeo, lo que estaría favoreciendo la polinización cruzada, el transporte de polen a largas distancias y el intercambio genético entre los individuos de la población de *T. limbata*. El hecho de que no establecieran territorios de alimentación puede deberse a que la oferta floral y el volumen de néctar proporcionado por las flores de esta bromelia son bajos, y no superaron los costos energéticos que implicaría la defensa de un territorio de alimentación (Feinsinger & Chapling 1975). Posiblemente por eso no se registraron comportamientos agonísticos intraespecíficos e interespecíficos entre las aves. Sin embargo, en otros estudios sobre bromelias epífitas donde la oferta floral y de néctar fue abundante se registró que ocurrieron interacciones antagónicas (Faria & Araújo 2010, Piacentini & Varassin 2007, Santana & Machado 2010, Silva *et al.* 2022).

Las abejas *Trigona* presentaron baja eficiencia como polinizadoras, con una mínima producción de frutos y semillas, actuando principalmente como ladrones de polen. En los individuos con flores hercógamas (donde se presenta una separación espacial entre los órganos reproductivos, situándose el estigma por encima de las anteras), no llegaron a depositar polen en los estigmas. Por el contrario, en individuos con flores homógamas (donde las anteras y el estigma estaban posicionados al mismo nivel), las abejas sí depositaron polen en los estigmas, aunque la mayoría de este provenía de la misma flor que estaba siendo polinizada ([Material suplementario 3](#)). En el caso de las flores con protoginia, donde las anteras se encontraban cerradas (inmaduras), éstas fueron mordidas por las abejas para recolectar su polen y aunque en ocasiones fue depositado en los estigmas, no representó ninguna contribución a la reproduc-

ción, debido a la autoincompatibilidad de la planta y a la inviabilidad del polen a causa de su inmadurez. Aunque la eficiencia polinizadora de las abejas *Trigona* fue baja, éstas podrían asegurar la reproducción de esta bromelia en caso de una disminución o ausencia de los polinizadores primarios. Se ha reportado que algunos polinizadores secundarios, actúan como ladrones de polen cuando otros visitantes proporcionan un servicio de polinización más eficiente, pero pueden servir como polinizadores primarios cuando son los únicos visitantes de una planta (Thomson & Thomson 1992).

**Néctar.** El volumen y la concentración de azúcares disueltos en el néctar de *T. limbata* se encuentran entre los más bajos reportados para bromelias polinizadas por colibríes (Bernardello *et al.* 1991, Stiles & Freeman 1993, Krömer *et al.* 2008, Orozco-Ibarrola *et al.* 2015). Sin embargo, se ha demostrado en plantas epífitas que las visitas de los colibríes se pueden mantener con bajas cantidades de néctar por flor si hay suficientes plantas disponibles en el área (Ackerman *et al.* 1994). Además, una menor concentración de azúcar significa un néctar más diluido, lo que favorece su absorción (Sick 1997), y en consecuencia estas aves gastan menos energía en vuelo suspendido mientras se alimentan (Feinsinger & Colwell 1978).

El patrón temporal de mayor producción y concentración del néctar durante la mañana, es común en flores que son polinizadas por colibríes, ya que es cuando estos tienen mayor actividad de forrajeo (Baker 1975, Freeman *et al.* 1984, Bernardello *et al.* 1991, Stiles & Freeman 1993, Krömer *et al.* 2008). Sin embargo, *T. limbata* recibió más visitas de las abejas en las mañanas (ca. 07:00-10:00 h), mientras que, por la tarde, los colibríes realizaron mayor número de visitas (ca. 11:00-13:00 h).

Los resultados demuestran que *T. limbata* es una especie autoincompatible con una alta capacidad de reproducción por xenogamia, su sistema de polinización está especializado hacia los colibríes, siendo estos sus polinizadores efectivos. Por otro lado, la abeja *T. fulviventris* resultó ser un polinizador secundario bastante ineficiente debido a que por su comportamiento de forrajeo efectúa mayormente una polinización geitonógama. Además, su conducta de florivoría, el robo de polen y néctar, junto con su conducta agresiva hacia otros polinizadores, limitó la transferencia de polen entre individuos de esta bromelia, afectando negativamente su éxito reproductivo.

### Material suplementario

El material suplementario de este trabajo puede ser consultado aquí: <https://doi.org/10.17129/botsci.3582>

### Agradecimientos

Se agradece a N. Gómez, A. González y D. Prado su ayuda en el trabajo de campo. N. Gómez preparó el mapa de localización del sitio de estudio. Se agradece a las comunidades de La Palma y Tres de Mayo por permitir realizar el trabajo de campo en sus parcelas. Al Centro de Investigaciones Tropicales de la Universidad Veracruzana por dar la oportunidad de realizar este proyecto, a R. Coates por facilitarnos las instalaciones de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. A M. Astudillo por las identificaciones de los visitantes florales. A los revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar considerablemente el manuscrito.

### Literatura citada

- Ackerman JD, Rodríguez-Robles JA, Meléndez EJ. 1994. A meager nectar offering by an epiphytic orchid is better than nothing. *Biotropica* **26**: 44-49. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2389109>
- Aguilar-Rodríguez PA, Krömer T, García-Franco JG, MacSwiney GMC. 2016. From dusk till dawn: Nocturnal and diurnal pollination in the epiphyte *Tillandsia heterophylla* (Bromeliaceae). *Plant Biology* **18**: 37-45. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.12319>
- Aguilar-Rodríguez PA, Krömer T, Tschapka M, García-Franco JG, Escobedo-Sarti J, MacSwiney GMC. 2019. Bat

- pollination in Bromeliaceae. *Plant Ecology and Diversity* **12**:1-19. DOI: <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1566409>
- Ashworth L, Aguilar R, Martén-Rodríguez S, Lopezaraiza-Mikel M, Avila-Sakar G, Rosas-Guerrero V, Quesada M. 2015. Pollination Syndromes: A Global Pattern of Convergent Evolution Driven by the Most Effective Pollinator. In: Pontarotti P. ed. *Evolutionary Biology: Biodiversification from Genotype to Phenotype*. Cham: Springer. 203-224 pp. ISBN: 978-3-319-19932-0 DOI: [https://doi.org/10.1007/978-3-319-19932-0\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-319-19932-0_11)
- Bertness MD, Shumway SW. 1992. Consumer driven pollen limitation of seed production in marsh grasses. *American Journal of Botany* **79**: 288-293. DOI: <https://doi.org/10.2307/2445017>
- Baker HG. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* **7**: 37-41. DOI: <https://doi.org/10.2307/2989798>
- Becker T, Voss N, Durka W. 2011. Pollen limitation and inbreeding depression in an “old rare” bumblebee-pollinated grassland herb. *Plant Biology* **13**: 857-864. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00452.x>
- Benzing DH. 2000. *Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. ISBN: 0-521-43031-3
- Bernardello LM, Galetto L, Juliani HR. 1991. Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinean Bromeliaceae. *Annals of Botany* **67**: 401-411. DOI: <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088156>
- Bhat DM, Murali KS. 2001. Phenology of understory species of tropical moist forest of Western Ghats region of Uttara Kannada district in South India. *Current Science* **81**:799-805
- Canela MBF, Sazima M. 2003. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in south-eastern Brazil. *Annals of Botany* **92**: 731-737. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcg192>
- Canela MBF, Sazima M. 2005. The pollination of *Bromelia antiacantha* (Bromeliaceae) in southeastern Brazil: Ornithophilous versus melittophilous features. *Plant Biology* **7**: 411-416. DOI: <https://doi.org/10.1055/s-2005-865619>
- Cascante-Marín A, Núñez-Hidalgo S. 2023. A review of breeding systems in the pineapple family (Bromeliaceae, Poales). *Botanical Review* **89**: 308-329. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12229-023-09290-0>
- Cascante-Marín A, Wolf JHD, Oostermeijer JGB. 2009. Wasp florivory decreases reproductive success in an epiphytic bromeliad. *Plant Ecology* **203**: 149-153. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9522-y>
- Cascante-Marín A, Oostermeijer JGB, Wolf JHD, den Nijs JCM. 2005. Reproductive biology of the epiphytic bromeliad *Werauhia gladioliflora* in a premontane tropical forest. *Plant Biology* **7**: 203-209. DOI: <https://doi.org/10.1055/s-2005-837584>
- da Cruz DD, Mello MA, Van Sluys M. 2006. Phenology and floral visitors of two sympatric *Heliconia* species in the Brazilian Atlantic Forest. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **201**: 519-527. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2005.12.001>
- Dafni A. 1992. *Pollination Ecology. A Practical Approach*. Oxford UK: Oxford University Press. ISBN: 0-19-963298-7
- Dafni A, Motta MM. 1998. A rapid and simple procedure to determine stigma receptivity. *Sexual Plant Reproduction* **11**: 177-180. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004970050138>
- de Queiroz PV, Varassin IG. 2007. Interaction network and the relationships between bromeliads and hummingbirds in an area of secondary Atlantic rain forest in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **23**: 663-671. DOI: <https://doi.org/10.1017/S026646740700449X>
- Díaz-Infante S, Lara C, Arizmendi MC. 2020. Temporal dynamics of the hummingbird-plant interaction network of a dry forest in Chamela, Mexico: a 30 year follow up after two hurricanes. *PeerJ* **8**: e8338. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.8338>
- Dirzo R, García MC. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast México. *Conservation Biology* **6**: 84-90.
- do Carmo RM, Franceschinelli EV, da Silveira FA. 2004. Introduced honeybees (*Apis mellifera*) reduce pollination success without affecting the floral re-source taken by native pollinators. *Biotropica* **36**: 317-376. DOI: <https://doi.org/10.1646/03094>
- Espejo-Serna A, Gómez-Escamilla IN, Ballesteros-Barrera C. 2017. *Tillandsia limbata* (flor de incienso). Registros

- de presencia usados para elaborar el mapa de distribución potencial. [http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/?vns=gis\\_root/biodiv/distpot/dpplant/dppliliopd/tli008dpgw](http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/?vns=gis_root/biodiv/distpot/dpplant/dppliliopd/tli008dpgw) (accessed June 11, 2024).
- Espejo-Serna A, López-Ferrari AR. 2018. La familia Bromeliaceae en México. *Botanical Sciences* **96**: 533-554. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1918>
- Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, Ramírez-Morillo I. 2005. *Bromeliaceae. Flora de Veracruz*. **136**: 1-307
- Faegri K, van der Pijl L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Oxford, UK: Pergamon Press. ISBN: 978-0-08-021338-5
- Faria RR, Araújo AC. 2010. Flowering phenology and pollination of ornithophilous species in two habitats of Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Anais Da Academia Brasileira De Ciências* **82**: 843-855. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0001-37652010000400006>
- Feinsinger P, Colwell RK. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* **18**: 779-795. DOI: <https://doi.org/10.1093/icb/18.4.779>
- Feinsinger P, Chaplin SB. 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *The American Naturalist* **109**: 217-224. DOI: <https://doi.org/10.1086/282988>
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD, Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **35**: 375-403. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>
- Freeman CE, Reid WH, Becvar JE, Scogin R. 1984. Similarity and apparent convergence in the nectar-sugar composition of some hummingbird-pollinated flowers. *Botanical Gazette* **145**: 132-135. DOI: <https://doi.org/10.1086/337436>
- Freitas L. 2018. Precisamos falar sobre o uso impróprio de recursos florais. *Rodriguésia* **68**: 2223-2228. DOI: <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869446>
- García-Franco JG, Rico-Gray V. 1991. Reproductive biology of *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae) in Veracruz, Mexico. *Brenesia* **35**: 61-79.
- Gardner CS. 1986. Inferences about pollination in *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Selbyana* **9**: 76-97.
- Gentry AH. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* **6**: 64-68. DOI: <https://doi.org/10.2307/2989698>
- Givnish TJ, Barfuss MHJ, van EB, Riina R, Schulte K, Horres R, Gonsiska PA, Jabaily RS, Crayn DM, Smith JAC, Winter K, Brown GK, Evans TM, Holst BK, Luther H, Till W, Zizka G, Berry PE, Sytsma KJ. 2014. Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **71**: 55-78. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.10.010>
- Gouda EJ, Butcher D, Gouda CS. 2023. *Encyclopaedia of Bromeliads, Version 5*. Utrecht, Nederland: Utrecht University Botanic Gardens. <http://bromeliad.nl/encyclopedia/> (accessed June 13, 2024).
- Guevara S, Laborde J, Sánchez-Ríos J. 2004. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Xalapa, México: Instituto de Ecología, AC. ISBN: 970-709-043-X
- Hargreaves AL, Harder LD, Johnson SD. 2009. Consumptive emasculation: the ecological and evolutionary consequences of pollen theft. *Biological Reviews* **84**: 259-276. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00074.x>
- Hornung-Leoni CT, González-Gómez PL, Troncoso AJ. 2013. Morphology, nectar characteristics and avian pollinators in five Andean *Puya* species (Bromeliaceae). *Acta Oecologica* **51**: 54-61. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.05.010>
- Irwin RE, Bronstein JL, Manson JS, Richardson L. 2010. Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **41**: 271-292 DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120330>
- Jaeger S, Girvin C, Demarest N, LoPresti E. 2023. Secondary pollinators contribute to reproductive success of a pink-flowered sand verbena population. *Ecology* **104**: e3977. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.3977>
- Janzen DH. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* **21**: 620-637. DOI: <https://doi.org/10.2307/2406621>
- Juárez R, Huffstater K, Arizmendi MC, Rodríguez-Flores CI, Soberanes-González CA. 2022. Green-breasted Mango (*Anthracothonax prevostii*). Version 2.0. Birds of the World Ithaca, NY, USA: Cornell Lab of Ornithology



- Kamke R, Schmid S, Zillikens A, Lopes BC, Steiner J. 2011. The importance of bees as pollinators in the short corolla bromeliad *Aechmea caudata* in southern Brazil. *Flora* **206**: 749-756. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.12.004>
- Kearns CA, Inouye DW. 1993. *Techniques for pollination biologists*. Denver, Colorado: University Press of Colorado. ISBN: 978-0-87081-281-1
- Kessler M, Abrahamczyk S, Krömer T. 2020. The role of hummingbirds in the evolution and diversification of Bromeliaceae: Unsupported claims and untested hypotheses. *Botanical Journal of the Linnean Society* **192**: 592-608. DOI: <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz100>
- 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. DOI: <https://doi.org/10.1055/s-2000-16642>
- Krauss SL, Phillips RD, Karron JD, Johnson SD, Roberts DG, Hopper SD. 2017. Novel consequences of bird pollination for plant mating. *Trends in Plant Science* **22**: 395-410. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.03.005>
- Krömer T, Acebey A. 2007. The bromeliad flora of the San Martin Tuxtla volcano, Veracruz, Mexico. *Journal of Bromeliad Society* **57**: 62-69.
- Krömer T, Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, Acebey AR, García-Cruz J, Mathieu G. 2020. Las angiospermas epífitas del estado de Veracruz, México: Diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **91**: e913415. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3415>
- Krömer T, Kessler M, Herzog SK. 2006. Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica* **38**: 183-195. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00124.x>
- Krömer T, Kessler M, Lohaus G, Schmidt-Lebuhn AN. 2008. Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. *Plant Biology* **10**: 502-511. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00058.x>
- Larson BMH, Barrett SCH. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society* **69**: 503-520. DOI: <https://doi.org/10.1006/bjpl.1999.0372>
- Lieberman D, Lieberman M. 1984. The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica* **16**: 193-201. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388052>
- Martén-Rodríguez S, Fenster CB. 2008. Pollination ecology and breeding systems of five *Gesneria* species from Puerto Rico. *Annals of Botany* **102**: 23-30. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcn056>
- Martinelli G. 1994. *Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic Rainforest of Southeastern Brazil*. PhD Thesis. University of St Andrews.
- Matallana G, Godinho MAS, Guilherme FAG, Belisario M, Coser TS, Wendt T. 2010. Breeding systems of Bromeliaceae species: Evolution of selfing in the context of sympatric occurrence. *Plant Systematics and Evolution* **289**: 57-65. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-010-0332-z>
- McCall AC. 2008. Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia* **155**: 729-737. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0934-5>
- McCall AC, Irwin RE. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters* **9**: 1351-1365. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00975.x>
- Missagia CCC, Mendes CJO, Alves MAS. 2023. Performance of pollinators of the tropical bromeliad *Tillandsia stricta* Sol. (Bromeliaceae) in the Atlantic Forest, Rio de Janeiro. *Plant Ecology & Diversity* **16**: 179-188. DOI: <https://doi.org/10.1080/17550874.2023.2261927>
- Moreira X, Castagnérol B, Abdala-Roberts L, Traveset A. 2019. A meta-analysis of herbivore effects on plant attractiveness to pollinators. *Ecology* **100**: e02707. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.2707>
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* **26**: 141-159. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388804>
- Ohashi K, Thomson JD. 2009. Trapline foraging by pollinators: its ontogeny, economics and possible consequences for plants. *Annals of Botany* **103**: 1365-1378. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcp088>



- Orozco-Ibarrola OA, Flores-Hernández PS, Victoriano-Romero E, Corona-López AM, Flores-Palacios A. 2015. Are breeding system and florivory associated with the abundance of *Tillandsia* species (Bromeliaceae)? *Botanical Journal of the Linnean Society* **177**: 50-65. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12225>
- Paton DC. 1993. Honeybees *Apis mellifera* in the Australian environment: Does *Apis mellifera* disrupt or benefit native biota? *Bioscience* **43**: 95-103. DOI: <https://doi.org/10.2307/1311970>
- Piacentini VQ, Varassin IG. 2007. Interaction network and the relationships between bromeliads and hummingbirds in an area of secondary Atlantic rain forest in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **23**: 663-671. DOI: <https://doi.org/10.1017/S026646740700449X>
- Pierce S, Gottsberger RA. 2001. Bromeliad flowers, and attractive meal for weevils at Cerro Jefe, Panama. *Journal of the Bromeliad Society* **51**: 172-177.
- Pinzón JP, Ramírez-Morillo IM, Carnevali G, Till W, Butcher D, Ortiz-Díaz JJ. 2019. Taxonomic treatment of the *Tillandsia utriculata* complex (Bromeliaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **104**: 262-323. DOI: <https://doi.org/10.3417/2019315>
- Raguso RA, Llorente-Bousquets J. 1991. The butterflies (Lepidoptera) of the Tuxtla Mts., Veracruz, Mexico, revisited: species-richness and habitat disturbance. *Journal of Research on the Lepidoptera* **29**: 105-133. DOI: <https://doi.org/10.5962/p.266622>
- Ramírez N, Brito Y. 1990. Reproductive biology of tropical palm swamp community in the Venezuelan Llanos. *American Journal of Botany* **77**: 1260-1271. DOI: <https://doi.org/10.2307/2444587>
- Ramírez-Morillo IM, Chi MF, Carnevali G, May PF. 2009. It takes two to tango: self-incompatibility in the bromeliad *Tillandsia streptophylla* (Bromeliaceae) in Mexico. *Revista de Biología Tropical* **57**: 761-770. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v57i3.5490>
- Ramírez-Morillo IM, González JU, Chi F, Carnevali G, May F. 2008. Reproductive biology of six species of *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) in Mexico. *Journal of the Bromeliad Society* **58**: 149-155.
- Ramírez-Rosas K, Aguirre-Jaimes A, Ramírez-Morillo IM, García-Franco JG. 2020. Floral biology and potential hybridization of three sympatric epiphytic bromeliads in Veracruz, Mexico. *Plant Species Biology* **35**: 197-209. DOI: <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12279>
- Rosas-Guerrero V, Aguilar R, Martén-Rodríguez S, Ashworth L, Lopezaraiza-Mikel M, Bastida, JM, Quesada M. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: Do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters* **17**: 388-400. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12224>
- Santana CS, Machado CG. 2010. Fenologia de floração e polinização de espécies ornitófilas de bromeliáceas em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, BA, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* **33**: 469-477.
- Sáyago R, Quesada M, Aguilar R, Ashworth L, Lopezaraiza-Mikel M, Martén-Rodríguez S. 2018. Consequences of habitat fragmentation on the reproductive success of two *Tillandsia* species with contrasting life history strategies. *AoB Plants* **10**: ply038. DOI: <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply038>
- Schmid S, Schmid VS, Zillikens A, Harter-Marques B, Steiner J. 2011. Bimodal pollination system of the bromeliad *Aechmea nudicaulis* involving hummingbirds and bees. *Plant Biology* **13**: 41-50. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2010.00348.x>
- Serrano-Serrano ML, Rolland J, Clark JL, Salamin N, Perret M. 2017. La polinización de colibríes y la diversificación de las angiospermas: una asociación antigua y exitosa en Gesneriaceae. *Actas de la Royal Society: Ciencias Biológicas* **284**: 1852. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2816>
- Sheldon KS, Nadkarni NM. 2015. Reproductive phenology of epiphytes in Monteverde, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* **63**: 1119-1126.
- Sick H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira. 912 pp. ISBN: 8520908160.
- Silva MR, Barbosa BC, Faria APG. 2022. Reproductive biology and flower-visitor interactions of two bromeliad species from the Brazilian Atlantic Forest. *Plant Ecology and Evolution* **155**: 16-28. DOI: <https://doi.org/10.5091/plecevo.84464>
- Snow AA, Spira TP, Simpson R, Klips RA. 1996. The ecology of geitonogamous pollination. In: Lloyd DG, Spencer CHB. eds. *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. Boston, MA: Springer. pp. 191-216. ISBN: 978-1-4612-8494-9

- Soto M, Gama L. 1997. Clima. In: González-Soriano ER, Dirzo R, Vogt RC. eds. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. DF, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 9683656463
- Strauss SY, Irwin RE. 2004. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**: 435-466. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130215>
- Stebbins GL. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**: 307-326. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001515>
- Stiles FG, Freeman CE. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* **25**: 191-205. DOI: <https://doi.org/10.2307/2389183>
- Talavera S, Bastida F, Ortiz PL, Arista M. 2001. Pollinator attendance and reproductive success in *Cistus libanotis* L. (Cistaceae). *International Journal of Plant Sciences* **162**: 343-352. DOI: <https://doi.org/10.1086/319573>
- Toledo VM. 1975. La estacionalidad de las flores utilizadas por los colibríes de una selva tropical húmeda en México. *Biotropica* **7**: 63-70. DOI: <https://doi.org/10.2307/2989802>
- JAMOVI [The jamovi project]. 2024. jamovi (Version 2.5) [Computer Software]. Retrieved from <https://www.jamovi.org>
- Thomson JD, Thomson BA. 1992. Pollen presentation and viability schedules in animal-pollinated plants: consequences for reproductive success. In: Wyatt R, ed. *Ecology and Evolution of Plant Reproduction: New Approaches*. New York: Chapman & Hall. pp. 1-25. ISBN: 0-412-030-217
- Tschapka M, Helversen VO. 2007. Phenology, nectar production and visitation behaviour of bats on the flowers of the bromeliad *Werauhia gladioliflora* in a Costa Rican lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* **23**: 385-395. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467407004129>
- Wendt T, Canela MBF, Klein DE, Rios RI. 2002. Selfing facilitates reproductive isolation among three sympatric species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *Plant Systematics and Evolution* **232**: 201-212. DOI: <https://doi.org/10.1007/s006060200043>
- Winkler M, Hülber K, Mehlreter K, García-Franco JG, Hietz P. 2005. Herbivory in epiphytic bromeliads, orchids and ferns in a Mexican montane forest. *Journal of Tropical Ecology* **21**: 147-154. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467404002081>
- Yamamura N, Fujita N, Hayashi M, Nakamura Y, Yamauchi A. 2007. Optimal phenology of annual plants under grazing pressure. *Journal of Theoretical Biology* **246**: 530-537. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.01.010>
- Yumoto T. 1987. Pollination ecology in the canopy: two corollaries deduced from the energetics of pollination. In: Kawano S, Connell J, Hidaka T, eds. *Evolution and Coadaptation in Biotic Communities* Tokyo, Japan: University of Tokyo Press, pp. 165-182.
- Zanella CM, Janke A, Palma-Silva C, Kaltchuk-Santos E, Pinheiro FG, Paggi GM, Soares LES, Goetze M, Büttow MV, Bered F. 2012. Genetics, evolution and conservation of Bromeliaceae. *Genetics and Molecular Biology* **35**: 1020-1026. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1415-47572012000600017>
- Zapata TR, Kalin AMT. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* **10**: 221-230. DOI: <https://www.doi.org/10.2307/2387907>
- Zotz G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes-a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society* **171**: 453-481. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12010>

**Editor de sección:** Pedro Luis Valverde

**Contribución de los autores:** BETB conceptualización y diseño del estudio, recopilación de datos en campo, análisis formal, investigación; JGGF asesoramiento del estudio; MCMG asesoramiento del estudio; JCLA apoyo en los análisis estadísticos; TK conceptualización, diseño y supervisión del estudio. Todos los autores contribuyeron a la escritura, discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

**Entidades Financiadoras:** Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnología (No. de beca 779875, otorgada al primer autor).

**Conflictos de interés:** Los autores declaran que no existe ningún conflicto de intereses, económicos o personales, en la información, presentación de datos y resultados de este artículo.

Apéndice 1. Visitantes florales de *Tillandsia limbata* registrados durante las observaciones diurnas y nocturnas.

Familia	Especie	Nombre común	Recompensa buscada	Categoría de visitante	Período de actividad	Frecuencia relativa N (%)
Trochilidae	<i>Anthracothorax prevostii</i> (Lesson, 1832)	Colibrí garganta negra	Néctar	Polinizador	Diurno	502 (33.39)
	<i>Amazilia yucatanensis</i> (Cabot, 1845)	Colibrí vientre canelo	Néctar	Polinizador	Diurno	209 (13.90)
	<i>Amazilia tzacatl</i> (De la Llave, 1833)	Colibrí cola canela	Néctar	Polinizador	Diurno	129 (8.58)
	<i>Chlorestes candida</i> (Bourcier y Mulsant, 1846)	Colibrí cándido	Néctar	Polinizador	Diurno	2 (0.13)
	<i>Helioaster longirostris</i> (Audebert y Vieillot, 1801)	Colibrí picudo coroniazul	Néctar	Polinizador	Diurno	75 (4.99)
	<i>Phaetornis striigularis</i> (Gould, 1854)	Colibrí ermitaño enano	Néctar	Polinizador	Diurno	6 (0.39)
Apidae	<i>Trigona fulviventris</i> (Guérin-Méneville, 1845)	Culo de vaca	Polen	Polinizador, ladrón de polen, ladrón de néctar y florívoro	Diurno	542 (36.06)
Blattidae	<i>Periplaneta americana</i> (Linnaeus, 1758)	Cucaracha	Consumo de partes florales	Florívoro	Nocturno	3 (0.19)
Blaberidae	Morfoespecie 1	Cucaracha	Consumo de partes florales	Florívoro	Nocturno	2 (0.13)
Formicidae	Morfoespecie 2	Hormiga	Néctar	Ladrón de néctar	Diurno	33 (2.19)