

LA FRAGMENTACIÓN DEL BOSQUE DE NIEBLA Y SU EFECTO EN LA COMUNIDAD DE ORQUÍDEAS (Orchidaceae)

FRAGMENTATION OF THE CLOUD FOREST AND ITS EFFECT ON THE ORCHID COMMUNITY (ORCHIDACEAE)

García-Franco, J. G.

Instituto de Ecología, A.C. Antigua Carretera a Coatepec No. 351, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, México. Tel. +52 (228) 84 21800.

*Autor de correspondencia: jose.garcia.franco@inecol.mx

RESUMEN

La fragmentación de los bosques está considerada como la principal causa de pérdida de biodiversidad y cambios ambientales. El bosque de niebla contiene cerca de 50% de todas las especies de orquídeas registradas para México, sin embargo, este tipo de vegetación ha sido sujeto a una intensa perturbación, lo que ha impactado en su diversidad, poblaciones e interacciones de polinización. A pesar de lo anterior no hay estudios suficientes que permitan entender cómo afecta este proceso a la comunidad de orquídeas. Este escrito describe algunos de los efectos de la fragmentación en la diversidad de epífitas y orquídeas, su interacción mutualista de polinización, tratando de incorporar los estudios realizados en el bosque de niebla de México.

Palabras clave: Perturbación, diversidad, poblaciones, polinización, hibridación.

ABSTRACT

Forest fragmentation is considered the main cause of biodiversity loss and environmental changes. The cloud forest contains close to 50% of all the species of orchids found in México; however, this type of vegetation has been subject to intense disturbance, which has impacted its diversity, populations and pollination interactions. Despite this, there have not been enough studies to allow understanding how this process affects the communities of orchids. This article describes some of the effects of fragmentation on the diversity of epiphytes and orchids, their mutualistic pollination interaction, trying to incorporate the studies carried out in the cloud forests of México.

Keywords: perturbation, diversity, populations, pollination, hybridization.

Agroproductividad: Vol. 10, Núm. 6, junio, 2017, pp: 13-18.

Recibido: diciembre, 2016. **Aceptado:** mayo, 2017.

INTRODUCCIÓN

Las perturbaciones naturales son eventos que modifican los ecosistemas, son puntuales en el tiempo y el espacio, así como variables en frecuencia y magnitud (como caídas de ramas, deslaves, huracanes, erupciones, etcétera); y los cambios que producen en el medioambiente son motor de evolución y adaptación de los organismos y de la amplia diversidad del planeta. En cambio las perturbaciones antrópicas actúan de manera continua y con gran magnitud al transformar y reducir el área de los ecosistemas naturales, produciendo discontinuidad del hábitat. Al fraccionarse la superficie de los bosques se generan remanentes de diferente tamaño y aislamiento que presentan cambios en el microclima (radiación, temperatura, viento, humedad del aire y suelo) (Lojevoy *et al.*, 1986; Saunders *et al.*, 1991). Los fragmentos son rodeados por una matriz abierta, así que sus límites o bordes son el área más alterada, y los efectos del borde pueden alcanzar buena parte del interior (Williams-Linera *et al.*, 1998; Laurance, 2000). Con el cambio en la estructura de la vegetación, la temperatura es más alta en el día y baja en la noche, cambian la interceptación de la lluvia y aumenta el flujo e intensidad del viento, lo que ocasiona daño físico y desecación en la vegetación (Saunders *et al.*, 1991; Laurance *et al.*, 2002). Debido a lo anterior, inicia un proceso de ganancia-pérdida de biomasa por cambios en la tasa de crecimiento y mortandad de todas las plantas presentes en los fragmentos, esta última, en árboles principalmente (Laurance *et al.*, 1997). La fragmentación del hábitat está considerada la causa principal de pérdida de biodiversidad, extinción de especies y interrupción de procesos ecológicos (Saunders *et al.*, 1991; Laurence *et al.*, 2002). Se ha visto que ese cambio ambiental tiene múltiples efectos en la supervivencia, establecimiento, composición, y estructura de las poblaciones de plantas y animales (Hobbs y Yates 2003); aunque el impacto varía entre especies en función de su historia de vida, requerimientos del hábitat, el tamaño, forma y edad del fragmento, y el paisaje circundante (Winfree *et al.*, 2011). A pesar de la importancia que esto representa, faltan muchos estudios en algunos ecosistemas importantes y vulnerables a la fragmentación, como el bosque de niebla (por su alta diversidad, reducida extensión y alta presión de cambio de uso de suelo) (Williams-Linera, 2007). Este ecosistema, ocupa menos del 1% del territorio nacional, ya que ha sido sujeto a grandes presiones de cambio de uso de suelo, que han transformado casi 90% de la superficie originalmente ocupada por BMM, en zonas urbanas, agrícolas, ganaderas y agroforestales (Williams-Linera *et al.*, 2002). Sin embargo, contiene gran diversidad de flora y fauna, con un alto grado de endemismo (Rzedowski, 1996), en donde ciertos grupos de plantas, como las epífitas, y entre ellas las orquídeas son muy diversas entre 50% y 60% de las especies conocidas en México se encuentran en el bosque de niebla (IUCN/SSC, 1996), pero también altamente vulnerables a su transformación. Estas plantas presentan diversas y excepcionales adaptaciones morfológicas y fisiológicas al medioambiente, una enorme gama de interacciones bióticas, y muchas de las especies tienen una distribución restringida, con poblaciones poco frecuentes y reducidas haciéndolas potencialmente susceptibles (Swarts y Dixon, 2009).

Las plantas epífitas son un grupo diverso y abundante en regiones tropicales y particularmente vulnerables a la pérdida de cobertura vegetal por fragmentación debido a su dependencia directa de los árboles para su existencia (Hietz, 2005). Inmediatamente después de la fragmentación, los árboles remanentes contienen gran diversidad y composición de epífitas, que cambia con las nuevas condiciones ambientales (Hernández-Pérez y Solano, 2015). Se ha visto que árboles remanentes en pastizales contienen igual número de especies de epífitas que aquellos del bosque pero con una composición diferente, con especies resistentes a condiciones de mayor insolación, temperatura y luz; además de que el número de epífitas por unidad de área es menor en el pastizal (Hietz-Seifert *et al.*, 1996; Flores-Palacios y García-Franco, 2004). Se conoce que el número de especies de orquídeas epífitas habituadas a las zonas más húmedas con menos radiación se reducen con la fragmentación (Hietz, 2005; Acebey *et al.*, 2003), mientras que aquellas que normalmente habitan en las ramas más expuestas a la luz y la desecación son favorecidas (Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Hágsater *et al.*, 2005). Varios trabajos sugieren que algunas orquídeas epífitas pueden existir en esos hábitats transformados ya que tienen gran tolerancia ecológica (Williams-Linera *et al.*, 1995; Flores-Palacios y García-Franco, 2008), como algunas especies de géneros como *Lepanthes* y *Stelis* (Salazar-Chávez y Soto-Arenas, 1996). Hietz *et al.* (2006) registraron la densidad de tres especies de orquídeas en un sitio perturbado y en uno no perturbado dentro de un fragmento de bosque de neblina. En particular *Jaquiniela leucomelana* tuvo una

densidad no muy diferente en los dos sitios (1267 y 1457 individuos ha^{-1} , respectivamente), en cambio la densidad de *Jaquiniella teretifolia* se redujo en el sitio perturbado (78 individuos de 1207) y *Lycaste aromatica* simplemente no estuvo presente (0 individuos de 157). Por otro lado, *Artorima erubescens* y algunas especies de los géneros *Prosthechea* y *Rhynchostele* (*R. maculata* la más abundante) se han registrado como abundantes en bordes de fragmentos en bosques de niebla de Oaxaca (Hernández-Pérez y Solano, 2015). Sin embargo, otros estudios indican que cuando los cambios son drásticos en el tiempo y en el espacio puede ocurrir la extinción local de orquídeas epífitas en ciertos hábitats (Jacquemyn *et al.*, 2005). La reducción y el aislamiento del bosque, resulta en cambios demográficos y genéticos en las poblaciones; así, las tasas de germinación, reclutamiento, crecimiento y mortalidad se modifican; pero en estas dos últimas la respuesta puede ser diferente según la categoría de edad o tamaño de los individuos (Benítez-Malvido y Martínez-Ramos, 2003).

Los siguientes estudios muestran un poco de lo que se sabe de la demografía de las orquídeas, tanto epífitas como terrestres, ambas formas de crecimiento vulnerables a las alteraciones del hábitat. Por un lado, Zotz (1998) estudio la demografía de *Dimerandra emarginata*, una orquídea epífita, y encontró alta producción de semillas pero bajo reclutamiento y alta mortalidad de individuos pequeños, tal vez debido a desecación por variaciones climáticas estacionales, pero una vez que superan esa categoría de desarrollo su longevidad puede alcanzar 40-50 años en función del sustrato donde viven. Autores como Juárez *et al.* (2014) estudiaron la orquídea terrestre *Cyclopogon luteoalbus* en dos fragmentos de bosque nuboso. Las orquídeas terrestres son muy particulares ya que tiene la capacidad de permanecer latentes vegetativamente (dormancia) cuando las condiciones se deterioran (Kéry y Gregg, 2004), lo que puede tener impactos demográficos importantes. Los autores registraron que las poblaciones no son demográficamente viables, debido al bajo reclutamiento y distribución agregada de los individuos que reduce el flujo génico; pero concluyen que para conocer el efecto demográfico de la dormancia se requieren estudios a más largo plazo. La teoría genética señala que el aislamiento y reducción en el tamaño de la población reduce la variación genética e incrementa la divergencia entre poblaciones, con lo que se altera la adecuación



y viabilidad de las poblaciones remanentes con efectos evolutivos a largo plazo (Chung *et al.*, 2014). En poblaciones pequeñas y aisladas se puede presentar un incremento en la endogámica o depresión exogámica y una reducción del flujo génico (Raijmann *et al.*, 1994; Young *et al.*, 1996; Nason y Hamrick, 1997). A la fecha poco se sabe de los efectos de la fragmentación en la diversidad genética de orquídeas, ya que muchos resultados son contradictorios. Por ejemplo, no se han visto diferencias significativas en la diversidad genética entre poblaciones en fragmentos y sitios sin perturbación. Vargas *et al.* (2006) registraron la diversidad genética entre ocho poblaciones remanentes de *Myrmecophila christinae* (Orchidaceae) en dunas de Yucatán, con distintas densidades de individuos y flores, y diferentes tiempos de perturbación; sin embargo sus resultados muestran que no hubo diferencias en sus características genéticas (diversidad genética, frecuencia alélica, etcétera). De igual forma, Murren (2003) estudio los efectos de la fragmentación en la diversidad y la diferenciación genética de *Catasetum viridiflavum*, y registró valores similares en los parámetros genéticos (porcentaje de loci polimórficos, variabilidad genética, etcétera) en un bosque continuo y uno fragmentado; sin embargo, Chung *et al.* (2014) estudiando a *Cymbidium goeringii*, reportaron que la fragmentación reduce el polimorfismo y la diversidad alélica. Estas contradicciones pueden deberse a que para algunas especies con poblaciones naturalmente pequeñas e individuos dispersos, el efecto de la fragmentación puede tomar más tiempo en expresarse.

La fragmentación puede resultar en cambios negativos en la funcionalidad de las interacciones, tales como los mutualismos planta-polinizador (Jennerston, 1988; Aizen and Feinsinger, 1994b; Murren, 2002; Ashworth *et al.*, 2004), y especialmente aquellos con invertebrados (Winfrey *et al.*, 2011). Como se ha señalado, uno de los problemas que enfrentan las comunidades fragmentadas es la pérdida de conectividad, lo que incrementa el aislamiento y cambios en la diversidad, lo que reduce las oportunidades de que reciban visitas de los polinizadores (Jennerston, 1988; Llorens *et al.*, 2012). Las orquídeas, presentan gran diversidad de morfología floral y estrategias de atracción de polinizadores, ya que alrededor de 97% de sus especies requieren de un vector para la fecundación de las flores (principalmente invertebrados), aunque un tercio de las especies de orquídeas

(6500-9000) no ofrece ninguna recompensa (Johnson y Nilsson, 1999; Renner, 2006; Jersáková *et al.*, 2006). Lo anterior resalta, la importancia que representa para su subsistencia el mantenimiento de las interacciones con sus polinizadores. A nuestro conocimiento, no hay trabajos realizados sobre el efecto de la perturbación de los bosques de niebla en la reproducción de las orquídeas. Sin embargo, en otros ecosistemas se han realizado trabajos que muestran las respuestas que potencialmente pueden expresarse cuando se realicen estudios con las orquídeas de este ecosistema. Parra *et al.* (2000) estudiando el efecto de la perturbación en la reproducción de *Oncidium ascedens*, encontraron que tanto la adecuación masculina (remoción de polinios), como la femenina (producción de frutos), fue menor en los sitios perturbados en comparación con los conservados durante los tres años consecutivos que duro el estudio. Newman *et al.* (2013), estudiaron en ambientes urbanos perturbados cuatro especies de orquídeas seleccionadas por su abundancia y sistemas de atracción de polinizadores diferentes, *Caladenia arenicola* (engaño sexual), *Caladenia flava* (engaño alimenticio), *Diuris magnifica* (engaño alimenticio), y *Pterostylis sanguinea* (visitada por moscos atraídos por hongos). A través de polinizaciones manuales se obtuvo un mayor número de frutos en comparación con la polinización natural, y aunque la respuesta fue diferente entre los sistemas de polinización, se sugiere baja actividad de polinizadores debido a la fragmentación y perturbación. Carmona-Díaz y García-Franco (2009) exploraron el sistema de engaño, mimetismo batesiano, en *Oncidium cosymbephorum* (Oc), planta que mimetiza las flores

de *Malpighia glabra* (Malpighiaceae) (Mg). El funcionamiento de este sistema de polinización depende de que la frecuencia de las flores de la especie que no ofrece recompensa (imitante), sea menor que la frecuencia de la especie que si ofrece recompensa (modelo) (Roy y Widmer, 1999). Con esa base, Carmona-Díaz y García-Franco (2009) seleccionaron grupos naturales y experimentales de plantas (Oc+Mg y Oc-Sin Mg) y registraron los frutos durante dos años consecutivos. Los resultados evidenciaron que *O. cosymbephorum* requiere estar cerca de plantas de *M. glabra* para su reproducción, ya que las orquídeas lejos de los plantas de *M. glabra*, no produjeron frutos. En ambientes fragmentados los sistemas de polinización tan especializados como los de *C. arenicola* y *O. cosymbephorum* podría estar en mayor riesgo al reducirse la abundancia de las especies de fauna y flora que facilitan y logran su reproducción.

Otros factores, como el aislamiento de los fragmentos, altera la capacidad de movimiento de la fauna. Se ha observado que la riqueza de especies de insectos disminuye notablemente en los fragmentos, y que el movimiento de algunos polinizadores se ve fuertemente afectado. Esto se refleja en la comunidad vegetal, induciendo un aumento en los niveles de auto-polinización y el apareamiento entre individuos emparentados. Los sistemas especializados planta-polinizador son sensibles a cualquier tipo de perturbación (Powell y Powell, 1987; Aizen y Feinsinger, 1994a, b; Quesada *et al.*, 2004; Aguirre y Dirzo, 2008). En fragmentos pequeños y aislados el flujo de polen mediado por las interacciones planta-polinizador puede verse afectado (Bawa, 1990; Quesada *et al.*, 2004); por consiguiente la producción de frutos y semillas es afectada negativamente, tanto en la cantidad como en la calidad de su progenie.

Todos estos efectos en los ecosistemas producto de la fragmentación pueden traer nuevas consecuencias ecológicas y evolutivas si ocurre deposición de gametos masculinos (polen o polinios) entre diferentes especies, y con ello la generación de híbridos. La hibridación natural es un proceso común en una gran cantidad de organismos (Arnold, 1992) y se le reconoce como un motor importante en la evolución vegetal ya que incrementa la variación genética y con ello el potencial adaptativo (Marques *et al.*, 2007). Las combinaciones exitosas han generado especiación y la ocupación de nuevos nichos. Mecanismos de pre y post cigóticos limitan la hibridación (Wendt *et al.*, 2001; 2002; 2008); sin embargo la simpatria, cercanía filogenética y traslape fenológico, requerimientos de los mismos polinizadores y cambios de sus patrones de forrajeo pueden potenciar la formación de híbridos en los ecosistemas (Ramírez-Rosas, 2013). En orquídeas la hibridación se ha utilizado en múltiples ocasiones para enaltecer características florales desde el punto de vista ornamental. Sin embargo, también se ha identificado la generación de híbridos en los sistemas naturales (Marques *et al.*, 2014). Pérez-García y Hágsater (2012) resaltan que en sus exploraciones en la región de Nizanda, Oaxaca encontraron plantas con rasgos diferentes a los reconocidos en el género *Encyclia* de la zona; y después de un análisis consideran que es un híbrido natural entre *E. nizandensis* y *E. hanburyi*. En el género *Encyclia* es muy común la generación de híbridos (Dressler y Pollard, 1974) y se han descrito al menos 14 (Pérez-García y Hágsater, 2012). Marques *et al.* (2014) señalan que

Epidendrum nadsenii y *E. rhopalostele* puede formar híbridos a lo largo de las zonas de hibridación definidas, aunque también pueden participar otras especies co-genéricas. Dependiendo de su simpatria, abundancia y tiempo de entrecruzamiento es posible que los híbridos se entrecrucen con sus especies parentales generando "impurezas" en las especies (Marques et al., 2014).

CONCLUSIONES

Muchos de los aspectos descritos anteriormente producto de la fragmentación no están bien estudiados en el bosque de niebla y en particular en orquídeas. Actualmente se realiza un estudio en la zona montañosa centra de Veracruz, México, donde se pretende explorar la diversidad, morfología y reproducción de algunas especies de orquídeas originalmente presentes en el bosque de niebla (N. Alzate com. pers.). Sin embargo, considerando que en muchos casos las respuestas han sido contradictorias y que potencialmente los resultados obtenidos pueden cambiar en el tiempo por la dinámica de las especies en esas nuevas condiciones de fragmentación, se requiere hacer un mayor número de estudios abarcando aspectos poblacionales y de comunidades que permitan entender mejor este proceso de pérdida de ecosistemas para una eventual recuperación de los procesos por restauración (herbivoría, dispersión de semillas, competencia, etcétera).

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Olga Tejada Sartorius y a la M. en C. Ma. de los A. Aída Téllez Velasco por la invitación a participar en el "Simposio El bosque de niebla y sus orquídeas. Conservación y sustentabilidad". También a todas las personas que han dedicado una parte o gran parte de su vida al estudio del bosque de niebla, su distribución, características y de las especies que lo habitan, así como por sus esfuerzos por conservarlo.

LITERATURA CITADA

- Acebey A., Gradstein S.R., Krömer T. 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 19: 9-18.
- Aguirre A., Dirzo R. 2008. Effects of fragment size on pollinator's abundance and reproductive success of *Astrocaryum mexicanum*, a dominant understory palm in a Mexican tropical forest. *Biological Conservation* 141: 375-384.
- Aizen M., Feinsinger P. 1994a. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in Chaco Dry Forest Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- Aizen M. A., Feinsinger P. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honeybees in Argentina "Chaco Serrano". *Ecological Applications* 4: 378-392.
- Arnold M. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:237-261.
- Ashworth L., Aguilar R., Galetto L., Aizen M. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology* 92: 717-719.
- Bawa K. S. 1990. Plant-pollinator interaction in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.
- Benítez-Malvido, J., Martínez-Ramos M. 2003. Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rain forest fragments. *Biotropica* 35: 530-541
- Carmona-Díaz G., García-Franco J.G. 2009. Reproductive success in the Mexican rewardless *Oncidium cosymbephorum* (Orchidaceae) facilitated by the oil-rewarding *Malpighia glabra* (Malpighiaceae). *Plant Ecology* 203: 253-261.
- Chung M. Y., Nason J.D., López-Pujol J., Yamashiro T., Yang B.-Y., Luo Y.-B., Chung M. G. 2014. Genetic consequences of fragmentation on populations of the terrestrial orchid *Cymbidium goeringii*. *Biological Conservation* 170: 222-231.
- Dressler R.L. y Pollard G.E. 1974. El Género *Encyclia* en México. Asociación Mexicana de Orquideología, A.C. México, D.F.
- Flores-Palacios A., García-Franco J.G. 2004. Effect of isolation on the structure and nutrient content of oak epiphyte communities. *Plant Ecology* 173: 259-269.
- Flores-Palacios A., García-Franco J.G. 2008. Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 17: 191-207.
- Hågsater E., Soto M. A., Salazar G. A., Jiménez R., López M., Dressler R. L. 2005. Las orquídeas de México. Instituto Chinoín, A.C. México, D.F.
- Hernández-Pérez E., Solano E. 2015. Effects of habitat fragmentation on the diversity of epiphytic orchids from a montane forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 31:103-115.
- Hietz P. 2005. Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. *Conservation Biology* 19: 391-399.
- Hietz P., Hietz-Seifert U. 1995. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in Central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6: 487-498.
- Hietz-Seifert U., Hietz P., Guevara S. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz. *Biological Conservation* 75:103-111.
- Hietz P., Buchberger G., Winkler M. 2006. Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. *Ecotropica* 12: 103-112.
- Hobbs R. J., Yates C. J. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: Generalizing the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* 51: 471-488.
- IUCN/SSC Orchid Specialist Group. 1996. Orchids – Status survey and conservation action plan. IUCN, Gland. Switzerland and Cambridge. UK.
- Jacquemyn H., Brys R., Hermy M., Willems J. H. 2005. Does nectar reward affect rarity and extinction probabilities of orchid species? An assessment using historical records from Belgium and the Netherlands. *Biological Conservation* 121: 257-263.
- Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoids* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2: 359-366.
- Jersáková, J., S.D. Johnson y P. Kindlmann. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Review* 81: 219-235.
- Johnson, S.D. y L.A. Nilsson. 1999. Pollen carryover, geitonogamy, and the evolution of deceptive pollination systems in orchids. *Ecology* 80: 2607-2619.
- Juárez L., Montaña C., Miguel Franco M. 2014. The viability of two

- populations of the terrestrial orchid *Cyclopogon luteoalbus* in a fragmented tropical mountain cloud forest: Dormancy delays extinction. *Biological Conservation* 170: 162-168.
- Kéry M., Gregg K. B. 2004. Demographic analysis of dormancy and survival in the terrestrial orchid *Cypripedium reginae*. *Journal of Ecology* 92: 686-695.
- Laurance W. F., Laurence S. G., Ferrerira L. V., Rankin-de Merona J. M., Gascon C., Lovejoy T. E. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278: 1117-1118.
- Laurence W. F. 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 234-135.
- Laurance W. F., Camargo J. L. C., Luizão R. C. C., Laurance S. G., Pimm S. L., Bruna E. M., Stouffer P. C., Bruce-Williamson G., Benitez-Malvido J., Lindenmayer D. B., Franklin J. 2002. *Conserving forest biodiversity*. Island Press, Covelo, California.
- Llorens T., Byrne M., Yates C., Nistelberger H., Coates, D. 2012. Evaluating the influence of different aspects of habitat fragmentation on mating patterns and pollen dispersal in the bird-pollinated *Banksia sphaerocarpa* var. *caesia*. *Molecular Ecology* 21: 314-328.
- Lovejoy T. E., Bierregaard Jr, R. O., Rylands A. B., Malcolm J. R., Quintela C. E., Harper L. H., Hays M. B. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. Pp. 257-285 in: Soule M.E., Ed, *Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Marques I., Roselló-Graell A., Draper D., Iriondo J.M. 2007. Pollination patterns limit hybridization between two sympatric species of *Narcissus* (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany* 94: 1352-1359.
- Marques I., Draper D., Riofrío L., Naranjo C. 2014. Multiple hybridization events, polyploidy and low postmating isolation entangle the evolution of neotropical species of *Epidendrum* (Orchidaceae). *BMC Evolutionary Biology* 14: 20.
- Murren C.J. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. *Journal of Ecology* 90: 100-107.
- Murren C.J. 2003. Spatial and demographic population genetic structure in *Catasetum viridiflavum* across a human-disturbed habitat. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 333-342.
- Nason J.D., Hamrick J. L. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of Neotropical canopy trees. *Journal of Heredity* 88: 264-276.
- Newman B.J., Ladd P., Brundrett M., Dixon K. W. 2013. Effects of habitat fragmentation on plant reproductive success and population viability at the landscape and habitat scale. *Biological Conservation* 159: 16-23.
- Parra-Tabla V., Vargas C.F., Magaña-Rueda S., Navarro J. 2000. Female and male pollination success of *Oncidium ascendens* Lindey (Orchidaceae) in two contrasting habitat patches: forest vs agricultural field. *Biological Conservation* 94: 335-340.
- Pérez-García E.A., Hágsater E. 2012. *Encyclia xnizanburyi* (Orchidaceae) un nuevo híbrido natural del Istmo de Tehuantepec, México. *Lankesteriana* 12:1-8.
- Powell A.H., Powell G.V.N. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian Forest Fragments. *Biotropica* 19: 176-179.
- Quesada M., Stoner K. E., Lobo J. A., Herrerías-Diego Y., Palacios-Guevara C., Murguía-Rosas M. A., O-Salazar K. A. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat pollinated Bombacaceous trees. *Biotropica* 36: 131-138.
- Raijmann L.E., Van Leeuwen, Kerten R., Oostermeijer J.G.B, Den Nijs H.C., Men ken B.J. 1994. Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe* L. *Conservation Biology* 8: 1014-1026.
- Ramírez-Rosas K. 2013. Potencial de hibridación en tres especies dominantes de zonas perturbadas del género *Tillandsia* (Bromeliaceae) en el centro de Veracruz, México. *Secretaría de Posgrado, Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Ver.*
- Renner S.S. 2006. Rewardless flowers in the Angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. Pp. 123-144. En: Waser N. M., Olerton J. (Eds.) *Plant pollinator interactions: From specialization to generalization*. University of Chicago Press, Chicago.
- Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35:25-44.
- Salazar G., Soto-Arenas M.A. 1996. El género *Lepanthes* Sw. México. *Orquídea (Méx.)* 14: 1-231.
- Saunders D. A., Hobbs R. J., Margules C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5: 18-3.
- Swarts N. D., Dixon K. W. 2009. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany* 104: 543-556.
- Vargas C.F., Parra-Tabla V., Feinsinger P., Leirana-Alcocer J. 2006. Genetic diversity and structure in fragmented populations of the tropical orchid *Myrmecophila christinae* var. *christinae*. *Biotropica* 38: 754-763.
- Wendt T., Canela M. B. F., Gelli de Faria A.P., Rios R. I. 2001. Reproductive biology and natural hybridization between two endemic species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 88: 1760- 1767.
- Wendt T., Canela M.B.F., Klein D.E., Rios R.I. 2002. Selfing facilitates reproductive isolation among three sympatric species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *Plant Systematics and Evolution* 232: 201-212.
- Wendt T., Coser T.S., Matallana G. 2008. An apparent lack of prezygotic reproductive isolation among 42 sympatric species of Bromeliaceae in Southeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 275: 31-41.
- Williams-Linera G. 2007. El Bosque de niebla del centro de Veracruz: Ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático. INECOL-CONABIO, Xalapa, Ver.
- Williams-Linera G., Sosa V., Platas T. 1995. The fate of epiphytic orchids after fragmentation of a Mexican cloud forest. *Selbyana* 16: 36-40.
- Williams-Linera G., Dominguez-Gastelú V., García-Zurita M.E. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* 12: 1091-1102.
- Williams-Linera G., Manson R. H., Isunza Vera E. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 8:n73-89
- Winfree R., Bartomeus I., Cariveau, D. P. 2011. Native pollinators in anthropogenic habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42: 1-22.
- Young A. G., Boyle T., Brown T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413-418.
- Zotz G. 1998. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *Journal of Tropical Ecology* 14: 725-741.