

Influencia de parámetros bióticos y abióticos en la polinización de la orquídea silvestre *Laelia anceps* Lindl. subsp. *anceps*

Influence of biotic and abiotic parameters on the pollination of the wild orchid *Laelia anceps* Lindl. subsp. *anceps*

Abraham Méndez Hernández¹, Miguel Ángel Lozano Rodríguez¹, Ivette Alicia Chamorro Florescano¹, Francisco Javier Sanabria-Pérez¹, José Luis Alanís Méndez^{1*}

¹Universidad Veracruzana. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Maestría en Ciencias del Ambiente. Tuxpan, Veracruz, México.



*Autor correspondiente:
lalanis@uv.mx

Editora jefe:
Griselda A. Meza Ocampos, Universidad Nacional de Asunción (UNA). Centro Multidisciplinario de Investigaciones Tecnológicas (CEMIT). San Lorenzo, Paraguay.

Co-editora:
Juliana Moura Mendes Arrúa, Universidad Nacional de Asunción (UNA). Centro Multidisciplinario de Investigaciones Tecnológicas (CEMIT). San Lorenzo, Paraguay.

Editora asociada:
Leidi Herrera Cabrera, Universidad Central de Venezuela, Venezuela.

Recibido:
27 de agosto de 2025
Revisado:
08 de abril de 2026
Aceptado:
10 de abril de 2026
Recibido en versión modificada:
02 de mayo de 2026

Este es un artículo publicado en acceso abierto bajo una Licencia Creative Commons "CC BY 4.0".


Declaración de conflicto: Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

e-ISSN 2709-0817

Como citar: Méndez Hernández, A., Lozano Rodríguez, M. A., Chamorro Florescano, I. A., Sanabria-Pérez, F. J., & Alanís Méndez, J. L. (2026) Influencia de parámetros bióticos y abióticos en la polinización de la orquídea silvestre *Laelia anceps* Lindl subsp. *anceps*. *Revista investigaciones y estudios – UNA*, 17(1), pp. 04-20.

Resumen. El objetivo fue evaluar la influencia de parámetros ecológicos sobre la reproducción de *Laelia anceps* Lindl. subsp. *anceps*. Se aplicó un estudio de 74 individuos ubicados en 41 forofitos del género *Quercus* en condiciones de dosel abierto (luz solar directa) y cerrado (sombra). Se caracterizó la estructura poblacional, fenología floral y fauna visitante. Los resultados indican que el tipo de dosel influye ($p < 0,05$) en la abundancia poblacional y producción floral. El dosel cerrado presentó valores superiores en densidad de individuos por forofito (1,7 veces), número de flores (2,0 veces) y número de inflorescencias por individuo (1,1 veces). El éxito reproductivo (cápsulas a flores) fue 15,1 % superior en dosel cerrado, donde el 53,6 % de las flores se registró en octubre durante el pico de floración. La alta diversidad de epífitas como *Domingoa purpurea*, *Ischilus unilateralis* y *Tillandsia* spp., en el dosel cerrado de los forofitos denotan la preferencia por una menor incidencia solar de la orquídea y sus especies asociadas. Se reporta a *Bombus medius* como polinizador efectivo y *Xylocopa tabaniformis* como nuevo visitante floral. Los hallazgos evidencian la especialización ecológica de *Laelia anceps* y la necesidad de conservar los bosques de encino con dosel cerrado para garantizar su ciclo reproductivo

Palabras clave: dosel forestal, conservación ecológica, éxito reproductivo, *Bombus*, *Xylocopa*.

Abstract. The objective was to evaluate the influence of ecological parameters on the reproduction of *Laelia anceps* Lindl. subsp. *anceps*. A field study was conducted on 74 individuals located on 41 *Quercus* phorophytes under open (direct sunlight) and closed (shade) canopy conditions. Population structure, floral phenology, and visiting fauna were characterized. Results indicated that canopy type significantly influenced ($p < 0,05$) population abundance and floral production. The closed canopy exhibited higher values of individual density per phorophyte (1,7-fold), number of flowers (2,0-fold), and number of inflorescences per individual (1,1-fold). Reproductive success (capsules to flowers) was 15,1% higher under closed canopy, where 53,6% of flowers were recorded in October during the flowering peak. The high diversity of epiphytes such as *Domingoa purpurea*, *Ischilus unilateralis*, and *Tillandsia* spp. on closed canopy phorophytes denotes the preference of the orchid and its associated species for lower solar incidence. *Bombus medius* was identified as an effective pollinator, and *Xylocopa tabaniformis* as a new floral visitor. These findings highlight the ecological specialization of *Laelia anceps* and the need to conserve oak forests with closed canopy to ensure its reproductive cycle.

Keywords: forest canopy, ecological conservation, reproductive success, *Bombus*, *Xylocopa*.

Introducción

La familia Orchidaceae representa uno de los grupos botánicos más diversos, con más de 28.000 especies que destacan por su complejidad morfológica y estrategias reproductivas particulares (Li et al., 2024). Las orquídeas han desarrollado mecanismos sofisticados de interacción biológica con hongos simbioses como los pertenecientes a las familias Tulasnellaceae y Ceratobasidiaceae, favoreciendo la germinación y el establecimiento de sus plántulas (Hartvig et al., 2024). Además, presentan estructuras florales adaptadas para atraer polinizadores específicos mediante la producción de néctar, fragancias y señales visuales (Cardoso et al., 2024). Igualmente, su capacidad de adaptación a parámetros físicos como la incidencia solar ha facilitado su propagación tanto en ambientes naturales como en aquellos antropizados (Aini et al., 2022).

México alberga aproximadamente 1.260 especies de orquídeas agrupadas en 170 géneros, distribuidos en hábitat ecológicamente relevantes como las áreas naturales protegidas y espacios de valor cultural como el sitio arqueológico El Tajín en Papantla, Veracruz (Alanís-Méndez et al., 2023). Dentro de la amplia diversidad de orquídeas, el género *Laelia* destaca por su representatividad en zonas montañosas, especialmente con especies incluidas en el grupo de las *Laelias* mexicanas de montaña (Olivares-Juárez et al., 2022). Pero a pesar de su riqueza florística, más de 180 especies de orquídeas mexicanas enfrentan distintos niveles de amenaza, según la NOM-059-SEMARNAT-2010 (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, 2010). Estas amenazas se incrementan especialmente en épocas de festividades, donde especies como *Laelia anceps* Lindl. se emplean de forma ornamental debido a la vistosidad de sus flores (Muñoz-Hernández et al., 2020). Por ello, el uso cultural intensivo ejerce presión sobre sus poblaciones silvestres, comprometiendo su regeneración natural y reduciendo la disponibilidad de individuos reproductivamente viables en sus hábitats originales, con implicaciones ecológicas y patrimoniales importantes.

La orquídea *Laelia anceps* Lindl. se distribuye ampliamente en regiones del Golfo de México, Sierra Madre Oriental y parte de Centroamérica, con dos subespecies reconocidas: *L. anceps* subsp. *anceps* y *L. anceps* subsp. *dawsonii* (Hernández-García et al., 2021). Esta orquídea epífita cumple doble función ya que es altamente valorada en la horticultura internacional como especie ornamental y representa un componente esencial en los bosques de encino donde habita de forma silvestre (Tejeda-Sartorius et al., 2022). No obstante, el conocimiento sobre sus interacciones ecológicas, especialmente su biología reproductiva en ambientes naturales y los agentes polinizadores involucrados, sigue siendo limitado. A diferencia de otras regiones neotropicales como en Sudamérica, donde se han documentado mecanismos reproductivos como la polinización en géneros como *Catasetum* (Krahl et al., 2024).

La reproducción de orquídeas puede estar influenciada por factores abióticos como la luz, temperatura, humedad, ventilación y disponibilidad de nutrientes, afectando tanto la germinación de semillas como el crecimiento vegetativo y la floración (Baldelomar et al., 2019). Anteriormente, en estudios *in vitro* sobre *Laelia anceps*, se ha establecido un protocolo de embriogénesis somática que utiliza combinaciones hormonales de ANA, BAP y AIA, logrando una regeneración eficiente de embriones somáticos bajo condiciones de fotoperiodo controlado, con tasas de supervivencia superiores al 90 % tras la aclimatación en invernadero (Lee Espinosa et al., 2008). En contraste, el

estudio *ex situ* de condiciones como la radiación solar asociada a la ubicación en el hospedero aún no ha sido abordado en *Laelia anceps*, lo que representa una oportunidad para profundizar en su ecología reproductiva.

Otro vacío del conocimiento científico lo representa la polinización *ex situ* de *Laelia anceps*. A diferencia de otros estudios en ecosistemas costeros como los manglares de Veracruz, donde se ha documentado que especies de orquídeas como *Myrmecophila grandiflora* y *Brassavola nodosa* son polinizadas principalmente por la abeja carpintera *Xylocopa nautlana* y se subraya la importancia de conservar las condiciones micro climáticas y florales de los hábitats y polinizadores (Alanís-Méndez et al., 2019). También en México se han estudiado los síndromes florales en la familia Orchidaceae, revelando que la interacción químico-morfológica entre aroma, forma y color de las flores es clave para atraer abejas del género *Centris*, así como especies *Englossa* y *Eulaema* (Téllez-Velasco & Tejeda-Sartorius, 2013). La investigación anterior concluyó que dichas interacciones resultan esenciales para comprender la dinámica reproductiva en orquídeas epífitas y terrestres. De manera específica para *Laelia anceps*, se han realizado esfuerzos de conservación a través del diseño de jardines ecológicos que buscan atraer polinizadores (Tejeda-Sartorius, 2023). La investigación resaltó que no se han confirmado polinizadores específicos, pero se ha reportado la visita de abejas y mariposas que podrían haber favorecido su floración en ciclos reproductivos. De hecho, otra investigación ha recopilado información de visitantes florales como abejas sin aguijón del género *Trigona*, moscas, escarabajos florícolas y mariposas, evidenciando que la diversidad taxonómica de polinizadores contribuye significativamente a los mecanismos reproductivos en orquídeas silvestres (Cervantes-Llamas et al., 2018). Esta complejidad ecológica ha sido destacada en diversos estudios sobre amenazas y conservación en Orchidaceae, donde se enfatiza el papel de la polinización especializada en la resiliencia ecológica. Donde casos de mimetismo floral y coevolución con polinizadores sugieren una interdependencia delicada, en la cual la pérdida de un agente polinizador puede implicar riesgos directos para la supervivencia (Álvarez et al., 2023).

El presente trabajo tiene como objetivo evaluar la influencia de los parámetros ecológicos sobre la reproducción de *Laelia anceps* subsp. *anceps*. La metodología incluyó el análisis de su estructura poblacional, fenología floral, visitantes florales y polinizadores en condiciones naturales. Para ello, se evaluaron parámetros abióticos como la iluminación en el entorno de sus forofitos, considerando dosel abierto y cerrado como variables que pueden influir tanto en la fisiología de la especie como en la actividad de los polinizadores. Los datos obtenidos tienen como finalidad contribuir en el conocimiento de la dinámica ecológica de esta orquídea y generar información técnica para la conservación de sus poblaciones silvestres.

Materiales y Métodos

Características del área de estudio

La Figura 1 muestra la ubicación geográfica del sitio de estudio (a) y la distribución espacial de las flores (b) de *Laelia anceps* subsp. *anceps* estudiadas. El sitio se ubica en la localidad de Naolinco de Victoria, correspondiente a la región montañosa central del estado de Veracruz, México, en un entorno fisiográficamente perteneciente a la Sierra de Chiconquiaco. El sitio se ubica entre una altitud de 600 a 1.920 m.s.n.m. con un clima predominante semicálido

húmedo con lluvias durante el verano y una temperatura media anual de 16 °C (Instituto Nacional de Estadística y Geografía, 2010). Las características climáticas y ecológicas del sitio sustentan su elección como área de estudio para evaluar las interacciones entre factores ambientales, morfología floral y presencia de polinizadores. Previamente se realizó una visita del sitio para aplicar un censo poblacional de la especie para seleccionar los individuos que cumplieron con el criterio de contar con al menos una inflorescencia.

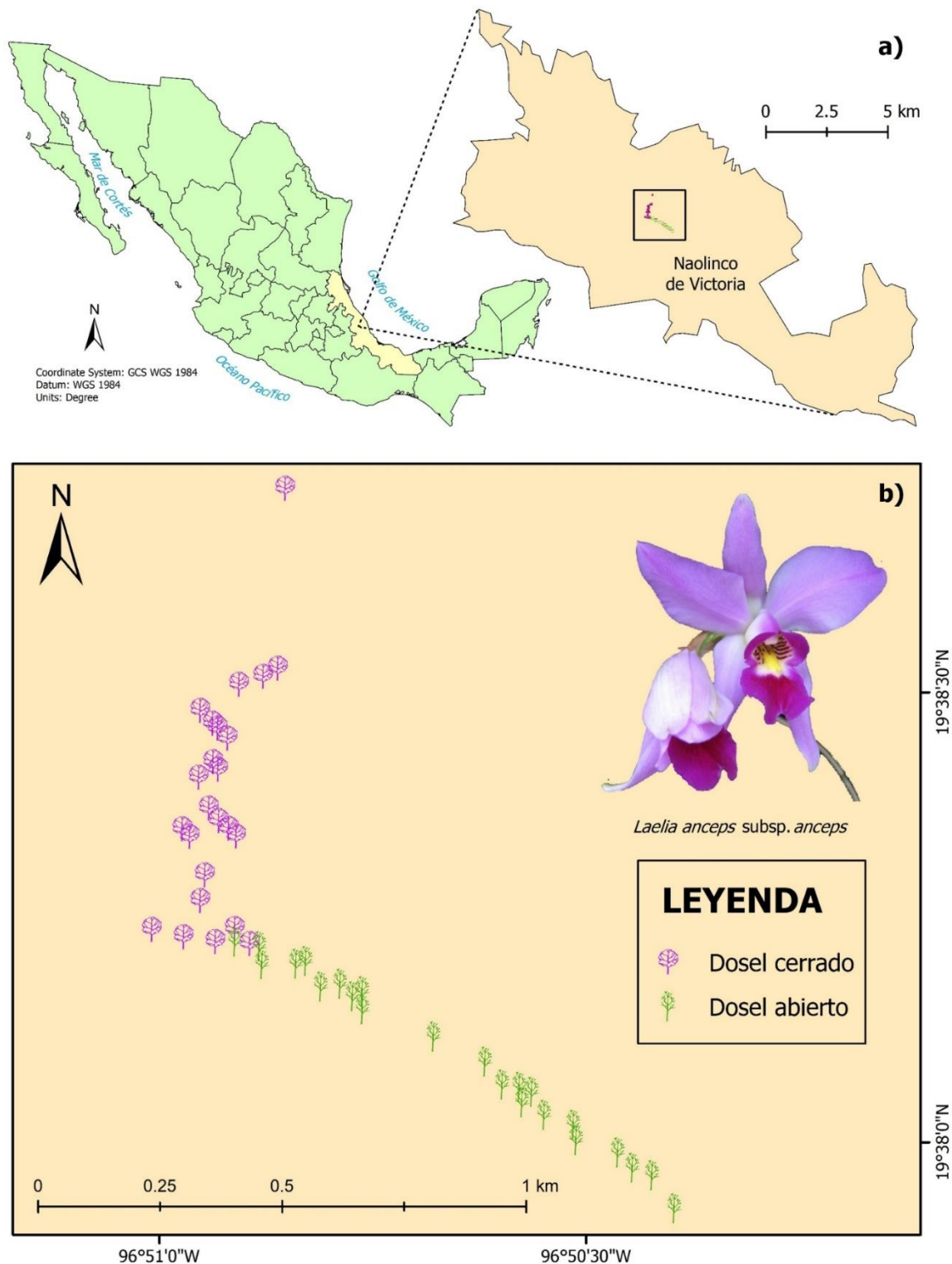


Figura 1. Ubicación del sitio de estudio (a) y distribución espacial de las flores de *Laelia anceps* (b). **Fuente:** Autoría propia.

Evaluación de las condiciones ecológicas de *Laelia anceps* subsp. *anceps*

La Tabla 1 muestra una comparativa de las condiciones de dosel considerados en el estudio de *Laelia anceps* subsp. *anceps*. Se realizó una comparación entre dos tipos de dosel arbóreo: cerrado y abierto. La diferenciación se fundamentó en la disponibilidad lumínica como parámetro ambiental clave, donde las plantas ubicadas en el dosel cerrado presentaron una menor exposición a la radiación solar directa, en contraste con aquellas del dosel abierto, con una mayor incidencia lumínica. La diferencia relativa en la intensidad de incidencia lumínica entre doseles fue del 13,7 veces. Adicionalmente, se realizó la georreferenciación individual de cada forofito mediante un receptor GPS modelo GARMIN eTrex® 10. Con este procedimiento se contabilizaron 15 forofitos con 36 individuos en el dosel cerrado y 26 forofitos con 38 individuos en el dosel abierto.

Tabla 1. Variables comparativas de las dos condiciones ecológicas de *Laelia anceps* subsp. *anceps*.

Variables	Dosel cerrado	Dosel abierto
Característica del hábitat	Baja incidencia solar	Alta incidencia solar
Intensidad lumínica promedio	2.640 lm*	36.334 lm*
Número de forofitos identificados	15	26
Número de individuos observados	36	38
Número de flores evaluadas	24	22

*unidad de medida en lúmenes.

Fuente: Autoría propia.

Descripción de la estructura poblacional

La Tabla 2 muestra las variables consideradas y su relevancia para el estudio. Para la descripción de la estructura poblacional de *Laelia anceps* subsp. *anceps* fueron consideradas variables específicas que sirvieron para realizar diferenciaciones entre los dos doseles evaluados.

Tabla 2. Descripción de las variables clave en el estudio de *Laelia anceps* subsp. *anceps*.

Variables	Relevancia
Especie de forofito	Determina las preferencias de sustrato epífita, bajo la condición que algunos hospederos ofrecen mejor corteza, altura y humedad superficial.
Número de forofitos por condición	Permite comparar la disponibilidad de hábitat de la especie epífita por condición.
Número de individuos por forofito	Refleja el éxito de establecimiento poblacional por tipo de condición lumínica.
Número de individuos por condición	Ayuda a inferir efectos de cambios micro climáticos sobre las poblaciones epífitas.
Luminosidad	Influye directamente en la fenología y floración donde los niveles bajos pueden limitar la producción de flores y atraer menos polinizadores.
Vegetación acompañante	Reportar especies acompañantes que pueden intervenir en la regulación de humedad, sombra o competencia por espacio.
Dimensiones de las flores	Permite determinar diferencias morfológicas según la condición de luminosidad.

Fuente: Autoría propia.

Evaluación de la dinámica de floración

Para evaluar la dinámica de floración de *Laelia anceps* subsp. *anceps* en condiciones de dosel abierto y cerrado, se realizaron tres muestreos durante la temporada de floración, correspondientes a las fechas 20 de septiembre, 6 de octubre y 30 de octubre. En cada muestreo, se cuantificaron el número total de flores presentes en individuos localizados bajo ambas condiciones de dosel, así como el número de plantas e inflorescencias. La cuantificación se realizó mediante conteos directos durante las visitas en campo y los datos fueron registrados por condición de dosel y fecha, enfocados para la identificación de picos de floración y comparaciones entre ambientes con distinta exposición a radiación solar.

Evaluación de la fenología floral

La Figura 2 muestra una instantánea del procedimiento aplicado en la evaluación de la fenología floral. Para la evaluación se consideraron exclusivamente aquellos individuos dentro del área de estudio que presentaban al menos una inflorescencia. Bajo este criterio, se identificaron un total de 46 flores, distribuidas espacialmente según la cobertura del dosel: cerrado ($n=24$) y abierto ($n=22$), como se presentó anteriormente en la Figura 1b. Posteriormente los ejemplares fueron recolectados cuidadosamente y trasladados bajo resguardo en bolsas de papel, con el fin de preservar su integridad morfológica para el procesamiento de las muestras. Las mediciones se realizaron con un calibrador (Vernier, con sensibilidad de 0,01 mm), considerando los siguientes parámetros estructurales: ancho de la entrada del tubo que conforma el labelo (AnL), altura del tubo que forma el labelo (All), longitud desde la entrada del tubo hasta el fondo del labelo (Long1), longitud de la columna floral (Long2), distancia desde la entrada del tubo hasta la cavidad estigmática (Long3) y ancho de dicha cavidad (AnE). Los resultados de las mediciones fueron reportados en milímetros (mm) como unidad de medida. La evaluación de la fenología floral también incluyó observaciones quincenales durante la temporada de floración entre los meses de octubre y noviembre para abarcar el momento previo a la antesis y durante la floración. Las variables registradas fueron el número de individuos por forofito, número de inflorescencias por individuo, número de flores por inflorescencia, número de flores por planta y número de frutos por individuo.

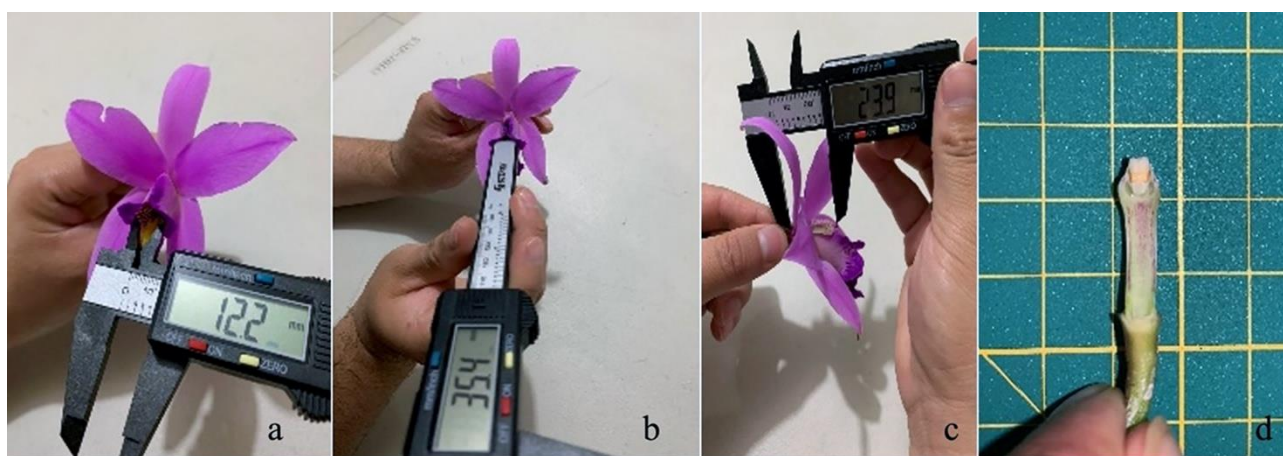


Figura 2. Medición a flores seleccionadas. a) ancho de la entrada del tubo que conforma el labelo (AnL), b) longitud desde la entrada del tubo hasta el fondo del labelo (Long1), c) longitud de la columna floral (Long2), d) ancho de dicha cavidad (AnE). **Fuente:** Autoría propia.

Análisis estadístico

Los datos obtenidos fueron sometidos a la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk con el objetivo de evaluar si los valores de simetría y curtosis se ajustaban a una distribución normal. En función de los resultados, se aplicaron pruebas estadísticas paramétricas (análisis de varianza, ANOVA) o no paramétricas (Kruskal-Wallis) para identificar diferencias significativas entre las variables evaluadas. Se consideraron diferencias estadísticamente significativas cuando el valor de p fue igual o menor a 0,05.

Identificación de visitantes florales y polinizadores

El registro de los visitantes florales de *Laelia anceps* subsp. *anceps* se realizó de forma *in situ* durante diez días. Cada visitante fue documentado mediante fotografías con una cámara Nikon D3100 y adicionalmente colectado. La identificación de los visitantes florales se realizó con ayuda de claves dicotómicas para cada uno de los grupos de insectos observados mediante el uso de guía taxonómicas (Ticktin et al., 2023). El procedimiento típico correspondió a observaciones que fueron focalizadas en los doseles (abierto y cerrado) durante la floración principal (octubre a diciembre), con sesiones en bloques diurnos y vespertinos comprendidos en los horarios desde 08:00 am hasta 18:00 pm. La sesión promedio de observación de una flor fue de 10 minutos, registrando número de visitantes, tiempo de permanencia, comportamiento y presencia de polinios. Los ejemplares visitantes fueron capturados con una red y depositados en recipientes plásticos con alcohol al 70% para su posterior transporte y clasificación taxonómica. El registro de visitantes florales se llevó a cabo completamente al azar con al menos 10 flores por sitio, repetido por tres semanas consecutivas.

Identificación de patrones guía en las flores

La identificación de patrones visuales fue mediante la metodología basada en la exposición controlada a luz UV y el registro fotográfico especializado. El procedimiento típico inició con la selección de flores frescas en estado de anthesis recolectadas en las dos condiciones de dosel (abierto y cerrado). Las flores fueron colocadas en una cámara oscura equipada con iluminación UV (365 nm) y se fotografiaron utilizando una cámara digital Sony Alpha 7R IV con tipo de sensor CMOS full-frame. El procedimiento aplicado sirvió para detectar patrones de absorción y reflexión UV, como zonas hipo cromáticas o guías nectaríferas no visibles para el ojo humano.

Resultados

Descripción de la estructura poblacional

La Figura 3 presenta algunas de las especies epifitas presentes en los forofitos (a-b) y una visual del forofito (c-d) de *Laelia anceps* subsp. *anceps* evaluados en este estudio. En el dosel cerrado se registraron especies de la familia Orchidaceae como *Domingoa purpurea*, *Isochilus unilateralis*, *Lophiaris straminea*, *Lycaste aromatica*, *Lycaste deppei* y *Prosthechea cochleata*, además de *Rhipsalis baccifera* de la familia Cactaceae y *Tillandsia tricolor* y sp. de la familia Bromeliaceae. En el dosel abierto se observaron especies similares como: *Domingoa purpurea*, *Epidendrum polyanthum*, *Isochilus unilateralis*, *Lycaste aromatica* y *Prosthechea cochleata*, junto con bromelias del género *Tillandsia*. Los ejemplares observados de la figura

3c y 3d se registraron un total de 41 forofitos, los cuales fueron identificados taxonómicamente como pertenecientes a la especie de *Quercus crassifolia*.



Figura 3. Epífitas *Domingoa purpurea* (a) y *Prosthechea cochleata* (b). Forofito *Quercus crassifolia* (c-d). **Fuente:** autoría propia.

Características poblacionales de la población de estudio

La Tabla 3 presenta el número de forofitos registrados en condiciones de dosel abierto y cerrado, así como los promedios de plantas, flores y cápsulas por forofito. Se contabilizaron 26 forofitos en dosel abierto y 15 en dosel cerrado, evidenciando una distribución espacial no uniforme, con mayor presencia de hospederos en áreas abiertas. Pero, el número de plantas presentes por forofito fue superior por 1,7 veces en dosel cerrado en comparación con dosel abierto, con diferencia estadísticamente significativa ($p=0,02$), lo que sugiere una mayor densidad de individuos de *Laelia anceps* subsp. *anceps* en los ambientes con menor incidencia lumínica. Respecto a la producción floral, se observó 2,0 veces mayor presencia de flores por forofito en dosel cerrado con relación al dosel abierto, con diferencia significativa ($p=0,03$), lo que indica que la condición de baja luminosidad puede estar influenciando la floración. Se destaca que la producción de cápsulas fue 1,6 veces superior en dosel cerrado; sin embargo, esta diferencia no fue estadísticamente significativa ($p=0,55$), sugiriendo que la eficiencia de polinización no se puede relacionar con el nivel de luminosidad, aunque podría estar influenciada por factores micro ambientales como la actividad de polinizadores en zonas con menos luminosidad.

Tabla 3. Número de forofitos y promedio de cápsulas e inflorescencia por condición de luminosidad.

Condición	Forofito (n)	Plantas (n)*	Flores (n)*	Capsulas (n)
Dosel abierto	26	1,4 $\pm$ 1,1	3,2 $\pm$ 3,3	0,3 $\pm$ 0,7
Dosel cerrado	15	2,4 $\pm$ 1,3	6,4 $\pm$ 9,5	0,5 $\pm$ 1,0

n= número; * diferencia estadística ($p < 0,05$).

Fuente: Autoría propia.

La Figura 4 presenta el número total de individuos de *Laelia anceps* subsp. *anceps* y sus respectivas inflorescencias (a) y la dinámica de floración (b) de la especie a lo largo de tres muestreos bajo condiciones de dosel abierto y cerrado. La Figura 4a evidencia que se registraron 36 plantas en dosel cerrado y 38 en dosel abierto, lo que indica una

distribución equitativa entre ambas condiciones de intensidad lumínica. Sin embargo, el número de inflorescencias fue notablemente mayor en el dosel cerrado, que representó un incremento del 15% en la producción floral bajo sombra. En la Figura 4b se observa la dinámica de floración de *Laelia anceps* subsp. *anceps* en doseles abierto y cerrado. En el primer muestreo (20 de septiembre), la floración fue baja, con solo siete flores registradas exclusivamente en dosel cerrado. El segundo muestreo (6 de octubre) muestra el pico máximo de floración con un total de 341 flores. Para el tercer muestreo (30 de octubre), se observó una disminución en la floración, con número de flores casi equitativas entre ambas condiciones de dosel. En conjunto, el 53,6% de las flores se registraron en dosel cerrado, mientras que el 46,4% se observaron en dosel abierto, lo que sugiere una ligera tendencia hacia una mayor expresión floral en ambientes menos expuestos a la radiación solar.

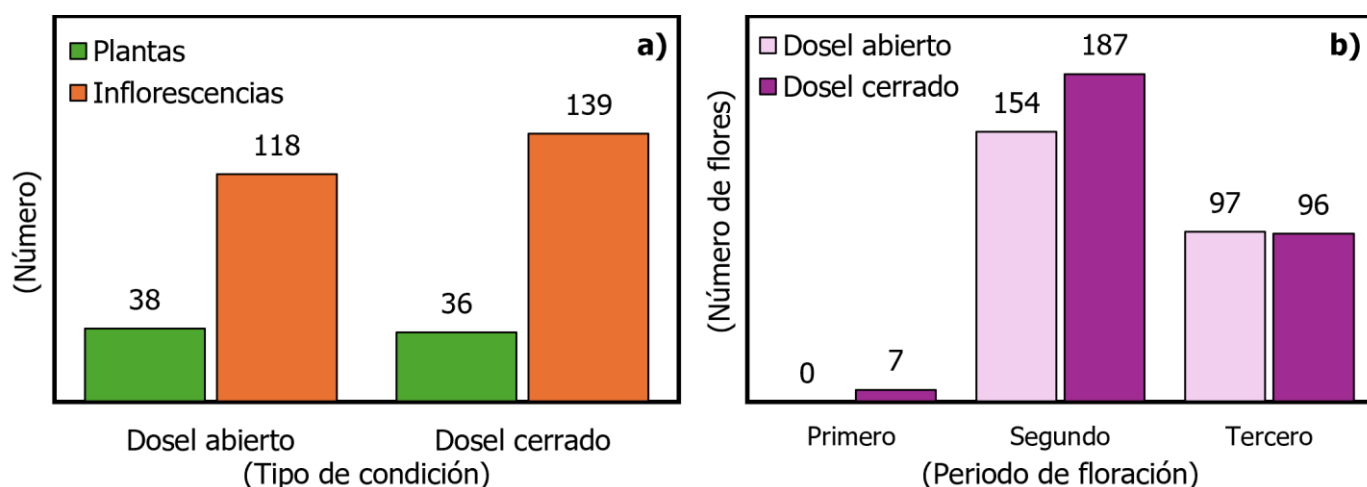


Figura 4. Número de plantas e inflorescencias por condición de dosel (a) y número de flores de *Laelia anceps* subsp. *anceps* por periodo de floración (b). **Fuente:** Autoría propia.

Evaluación de la fenología floral

La Tabla 4 presenta los valores estadísticos correspondientes a las mediciones morfológicas de las flores mediante seis estructuras clave. Los resultados evidencian una marcada variabilidad entre dimensiones, destacándose la longitud total del labelo (Long1) como la estructura de mayor tamaño. La columna (Long2) presentó una longitud intermedia, mientras que el estigma (AnE) mostró la menor dimensión y dispersión. En contraste, la antera exhibió una mayor variabilidad, reflejando diferencias más pronunciadas en su desarrollo. Estos patrones morfológicos permiten identificar rasgos distintivos y consistentes dentro de la población evaluada.

Tabla 4. Datos estadísticos de la morfología floral de *Laelia anceps* subsp. *anceps*.

Variable	AnL	AIL	Long1	Long2	Long3	AnE
Media	10,5	9,3	30,2	21,9	8,2	6,1
Desviación estándar ($\pm$)	1,2	0,8	3,4	1,3	3,1	0,6

Los datos se presentan en unidad de medida de milímetros (mm). AnL: ancho de la entrada del tubo que conforma el labelo; AIL: altura del tubo que forma el labelo; Long1: longitud desde la entrada del tubo hasta el fondo del labelo; Long2: longitud de la columna floral; Long3: distancia desde la entrada del tubo hasta la cavidad estigmática; AnE: ancho de cavidad estigmática.

Fuente: autoría propia.

Identificación de visitantes florales y polinizadores

La Tabla 5 presenta el listado de visitantes florales registrados en *Laelia anceps* subsp. *anceps*, evidenciando una particular diversidad taxonómica de organismos con quienes interactúan. Se menciona que algunos de los visitantes florales no pudieron ser identificados a nivel de género o especie. Por lo anterior, se identificaron nueve visitantes pertenecientes a distintas familias, incluyendo insectos polinizadores efectivos como *Bombus medius* y *Xylocopa tabaniformis* (Apidae) y dos morfotipos del género *Euglossa*, conocidos por su papel especializado en la polinización de orquídeas. Además, se registraron visitantes como la mariposa diurna *Astraptes fulgerator* (Hesperiidae), el mosquito *Lycoriella* sp. (Sciaridae), y representantes de grupos menos comunes como cucarachas verdes (Blattidae), escarabajos (Curculionidae), arañas cangrejo (Thomisidae) y hormigas (Formicidae). Esta composición refleja la complejidad ecológica del sistema de polinización de *Laelia anceps* subsp. *anceps*, donde coexisten visitantes especializados y generalistas, algunos con funciones aún por determinar. La presencia de abejas del género *Euglossa* y *Bombus* refuerza la hipótesis de que *Laelia anceps* subsp. *anceps* mantiene interacciones clave con polinizadores de alta eficiencia. Cabe mencionar que los dos ejemplares de *Euglossa* capturados, fueron hembras como se observa más adelante en la Figura 5 e-f, y que la presencia de *Xylocopa tabaniformis* como polinizador representa un reporte nuevo en esta interacción. También se menciona que los demás visitantes reportados podrían desempeñar roles adicionales o neutros en el proceso reproductivo.

Tabla 5. Registro de los visitantes florales de *Laelia anceps* subsp. *anceps*.

Familia	Género	Especie
Apidae	<i>Bombus</i>	<i>B. medius</i>
	<i>Euglossa</i>	<i>Euglossa</i> sp 1
	<i>Euglossa</i>	<i>Euglossa</i> sp 2
	<i>Xylocopa</i>	<i>X. tabaniformis</i>
Formicidae	<i>Cephalotes</i>	<i>Cephalotes</i> sp
Hesperiidae	<i>Astraptes</i>	<i>A. fulgerator</i>
Thomisidae	--	--
Blattidae	--	--
Sciaridae	<i>Lycoriella</i>	<i>Lycoriella</i> sp
Curculionidae	--	--

Fuente: Autoría propia.

La Figura 5 muestra los visitantes florales representativos (a-f) que complementa de forma visual el registro taxonómico mostrado en la Tabla 5 al ilustrar el comportamiento observado de los visitantes florales en *Laelia anceps* subsp. *anceps*. Aunque los organismos reportados interactuaron con la flor, la imagen revela que la mayoría no realizó una polinización efectiva. El registro visual permitió distinguir tres patrones conductuales como: Figura 5b: forrajeo de néctar extra floral, donde algunos insectos se acercan a zonas no reproductivas en busca de recursos energéticos, sin entrar en contacto con las estructuras polinizadoras. Figura 5c: alimentación floral, donde se observó que los

visitantes consumen pétalos, lo cual puede afectar la integridad de la flor sin beneficiar la reproducción de la planta. Figura 5d: permanencia pasiva, donde se observó a los visitantes posados sobre la flor sin interés aparente en el néctar o polen, posiblemente atraídos por la temperatura, refugio, o simplemente por azar. Adicionalmente, la Figura 5a documenta de manera puntual el comportamiento de dos morfotipos del género *Euglossa*, también conocidas como abejas de las orquídeas mostrados en la Figura 5e-f. Durante las observaciones, estas abejas ingresaron activamente al labelo en búsqueda de recursos florales, saliendo posteriormente con la glosa extendida, lo que sugiere una interacción significativa con la estructura floral. Sin embargo, la ausencia de evidencia sobre la remoción de polinios indica que, aunque se presentan interacciones estrechas con la flor, no se concretó un proceso de polinización efectiva.

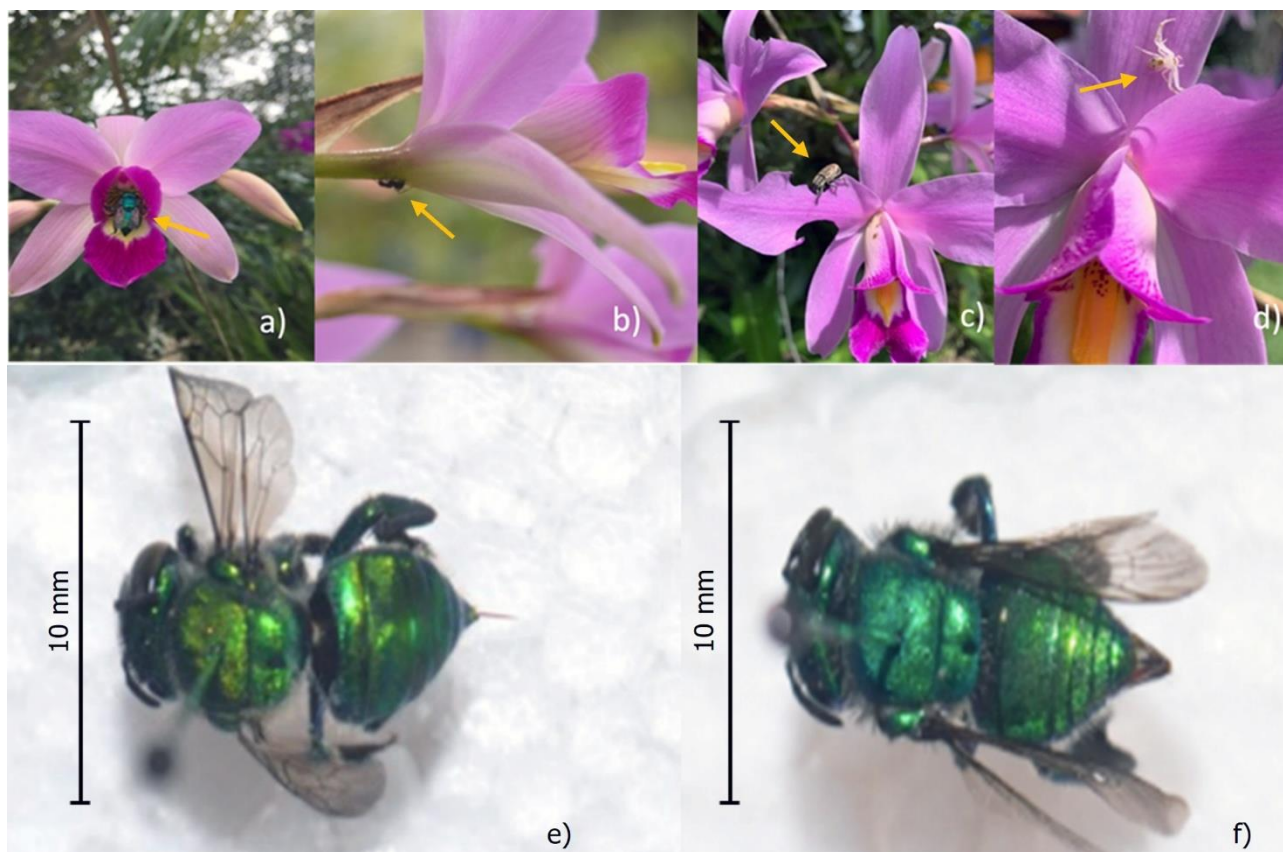


Figura 5. Visitantes florales de *Laelia anceps* subsp. *anceps*. *Euglossa* sp. (a, e y f), Formicidae (b), Curculionidae (c) y Thomisidae (d). **Fuente:** Autoría propia.

En contraparte, la Figura 6 ofrece una secuencia visual clave que evidenció el proceso de polinización realizado por *Bombus medius* Cresson, 1863, conocido como abejorro serrano. A través de las imágenes se pudo documentar el proceso que implicó: La entrada del abejorro al labelo (a), su interacción con los polinios al interior (b), la remoción activa de los polinios desde la antera (c) y su salida de la flor con los polinios claramente adheridos al mesosoma (d). Este registro confirma a *Bombus medius* como polinizador efectivo, no solo por la observación directa del comportamiento floral, sino también por la colecta de cuatro individuos con polinios adheridos (e).



Figura 6. *Bombus medius* con polinios removidos. La secuencia muestra: dentro del labelo en busca de alimento (a); saliendo del labelo con los polinios adheridos al mesosoma (b); cubiertos por el casquete (c) y con los polinios adheridos (d), individuo capturado con polinios adheridos (e). **Fuente:** Autoría propia.

Identificación de patrones guía en las flores

La Figura 7 ilustra el efecto de la exposición a luz ultravioleta (UV) en las flores de *Laelia anceps* subsp. *anceps* mediante vistas latero medial (a) y anteroposterior (b). La exposición de flores a luz UV reveló patrones fluorescentes específicos sobre el labelo, consistentes con la presencia de estructuras conocidas como guías de néctar. Estas líneas fluorescentes, invisibles a simple vista bajo luz natural cumplen un papel funcional en la atracción y orientación de polinizadores, dirigiéndolos hacia la fuente de recompensa floral. La intensidad y disposición de estas guías sugieren una adaptación morfológica que potencia la eficiencia polinizadora, incluso en entornos con iluminación atenuada, como los que pueden encontrarse en hábitats con dosel cerrado.

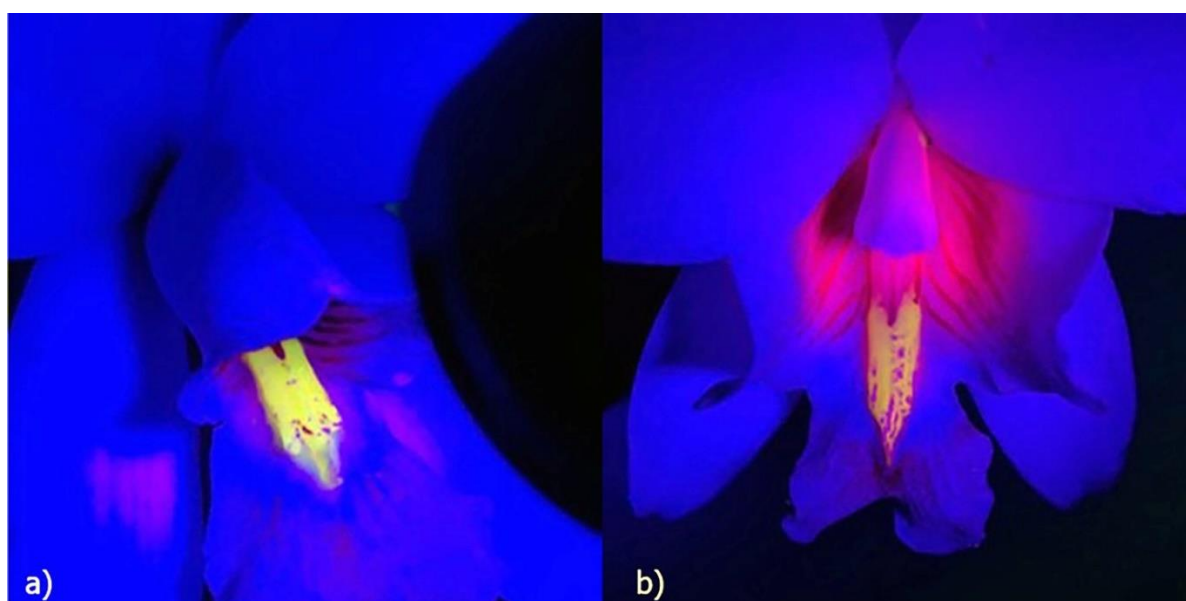


Figura 7. Guías de néctar en flores de *Laelia anceps* subsp. *anceps*. a) vista latero medial; b) vista anteroposterior. **Fuente:** Autoría propia.

Discusión

Los resultados obtenidos en este estudio revelan patrones consistentes en la ecología reproductiva de *Laelia anceps* subsp. *anceps*, particularmente en condiciones lumínicas contrastantes de dosel, la actividad de visitantes y la morfología floral. La comparación entre la Tabla 3 y la Figura 4a indica que, aunque la especie se ubica en ambos tipos de dosel (abierto y cerrado), su desempeño reproductivo es superior en ambientes con menor incidencia solar. Específicamente, se observó una mayor densidad de plantas por forofito, mayor número de flores por individuo y mayor número total de inflorescencias en el dosel cerrado. Estos hallazgos coinciden con lo reportado por otros estudios donde se demostró que un dosel cerrado o sombra puede favorecer la floración en orquídeas epífitas al mantener condiciones micro climáticas más estables (Baldelomar et al., 2019).

La Figura 4b refuerza esta tendencia al mostrar que el 53,6 % de las flores se registraron en sombra durante la temporada de floración, con un pico máximo a mediados de octubre. Este patrón sugiere que la luminosidad moderada podría estar relacionada con la inducción floral. Otros estudios sobre estímulos lumínicos en la especie también observaron respuestas diferenciadas en floración bajo luz LED en condiciones controladas (Romano-Ávila et al., 2025). De igual manera y en cuanto a los hospederos, las Figuras 3 (a, b, c y d) confirma una asociación con especies del género *Quercus*, lo que respalda la afinidad ecológica por bosques de encino, como lo documentado en otros estudios en jardines urbanos diseñados para su conservación (Tejeda-Sartorius, 2023). También la presencia de especies acompañantes epífitas en los forofitos, como *Domingoa purpurea*, *Isochilus unilateralis* y bromelias del género *Tillandsia*, sugiere que el dosel cerrado no solo favorece la floración de *Laelia anceps* subsp. *anceps*, sino también una mayor riqueza de especies epífitas, posiblemente por condiciones de humedad y refugio más estables.

Respecto a la morfología floral, la Tabla 4 muestra dimensiones consistentes con adaptaciones a polinizadores grandes, como *Bombus medius*, cuya interacción fue confirmada en los resultados en la Figura 6. La remoción y deposición de polinios observada en campo, junto con la adhesión de polinarios al mesosoma de los individuos colectados mostrados en la figura 6, valida su rol como polinizador efectivo, en concordancia con lo reportado por otras investigaciones donde se describió que la correspondencia morfológica entre el labelo de *Laelia anceps* subsp. *anceps* y el tórax de *Bombus medius* puede ser una de las claves para la polinización exitosa (Rodríguez Flores et al., 1996). Otro punto importante corresponde a que *Xylocopa tabaniformis* coincide morfológicamente con el tamaño de *B. medius* y que de igual forma remueve y deposita los polinarios. Cabe mencionar que el género *Xylocopa* ha sido ampliamente reportado como polinizador en otras especies del grupo Laeliinae (Alanís-Méndez et al., 2019; Damon & Salas-Roblero, 2007; Parra-Tabla et al., 2009), y puntualmente *X. tabaniformis* se reportó como polinizador en el género *Barkeria*. Por lo que el nuevo reporte de esta investigación contribuye al conocimiento de las interacciones entre este grupo de abejas carpinteras y la familia Orchidaceae.

Por otro lado, la secuencia de imágenes exhibidas en la Figuras 5 muestra la visita de abejas del género *Englossa*, conocidas como abejas de las orquídeas, que, aunque ingresaron al labelo en búsqueda de alimento, no realizaron remoción de polinios. Este comportamiento oportunista también ha sido documentado por otros estudios donde señalan que no todas las especies de *Englossini* actúan como polinizadores efectivos, y que su eficiencia puede depender de la estructura floral y la disponibilidad de recompensas (Parra-H. et al., 2016). De hecho, la presencia de visitantes

florales no funcionales, como escarabajos, moscas y hormigas, que interactúan con las flores sin contribuir a la polinización se mostró en la Figura 5a-d. Esta coexistencia de visitantes especializados y generalistas ha sido descrita por investigaciones anteriores donde destacan la importancia de diferenciar entre visitantes efectivos y oportunistas para comprender la dinámica reproductiva de las orquídeas (Cervantes-Llamas et al., 2018).

Finalmente, la Figura 7 presentó la exposición a luz UV en las flores de *Laelia anceps* subsp. *anceps*, donde se reveló la presencia de guías nectaríferas fluorescentes en el labelo. Este resultado exhibe la existencia de un mecanismo visual de atracción para polinizadores como *Bombus medius* que poseen visión en el espectro UV como fue reportado en otras investigaciones (Brasero et al., 2019). De hecho, este tipo de señalización ha sido asociada con mayor eficiencia en la polinización en estudios donde se vinculan la presencia de guías UV con tasas más altas de remoción y depósito de polinios en orquídeas tropicales (de Camargo et al., 2019).

Conclusión

Esta investigación logró una evaluación de la influencia de diferentes parámetros ecológicos sobre la reproducción de *Laelia anceps* subsp. *anceps*. El análisis de las condiciones de dosel mostró que la baja incidencia lumínica, representado por el dosel cerrado, favorece la densidad poblacional y la producción floral de *Laelia anceps* subsp. *anceps*. Debido a que los resultados mostraron que los individuos establecidos en dosel cerrado presentaron mayor número de plantas por forofito y más flores e inflorescencias, lo que confirma que la sombra constituye un factor ambiental determinante para su éxito reproductivo. También la evaluación de la fenología floral reveló que el pico de floración se concentró en octubre, con predominio nuevamente en dosel cerrado. Las mediciones morfológicas reflejaron consistencia en estructuras clave como el labelo y la columna, lo que sugiere estabilidad en los rasgos reproductivos bajo diferentes condiciones lumínicas. La mayor proporción de flores y cápsulas en ambientes sombreados refuerza la hipótesis de que las condiciones micro climáticas influyen positivamente en la dinámica reproductiva de la especie.

Esta investigación logró el registro de visitantes florales y polinizadores correspondientes a una comunidad diversa, con la abeja *Bombus medius* como polinizador efectivo y *Xylocopa tabaniformis* como nuevo visitante registrado, que anteriormente no han sido documentados en estudios de *Laelia anceps*. Adicionalmente, la presencia de abejas del género *Euglossa* y otros organismos generalistas confirma la complejidad del sistema de polinización de la orquídea. En conjunto, los resultados demostraron que la interacción entre estructura poblacional, fenología floral y diversidad de visitantes está estrechamente vinculada a las condiciones de dosel, subrayando la necesidad de estrategias de conservación que mantengan la integridad ecológica de los hospederos ubicados en los bosques de encino.

Agradecimientos: El primer autor agradece la beca del CONACYT para cursar la Maestría en Ciencias del Ambiente en la Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Veracruzana de la región Poza Rica- Tuxpan, Veracruz, México.

Contribución de autores: 1.**Conceptualización:** A.M.H. y J.L.A.M.; 2.**Curación de datos:** A.M.H. y I.A.C.F. ; 3.**Análisis formal:** F.J.S.P. y I.A.C.F.; 4.**Adquisición de fondos:** A.M.H. y J.L.A.M. ;5.**Investigación:** A.M.H.; 6.**Metodología:** J.L.A.M. y M.A.L.R. ;7.**Administración del Proyecto:** J.L.A.M. ; 8.**Recursos:** M.A.L.R. y J.L.A.M. ; 9.**Software:** F.J.S.P. ; 10.**Supervisión:** J.L.A.M., I.A.C.F. y M.A.L.R. ; 11.**Validación:** J.L.A.M., M.A.L.R. ; 12.**Visualización:** A.M.H. y F.J.S.P. ; 13.**Redacción-borrador original:** A.M.H.; 14.**Redacción-revisión y edición:** J.L.A.M. y F.J.S.P.

Fuente de Financiamiento: Esta investigación no recibió financiamiento externo.

Disponibilidad de datos: Los datos utilizados en esta investigación podrán ser solicitados mediante solicitud al autor de correspondencia según pertinencia. Correo electrónico: lalanis@uv.mx.

Revisión por pares: Este artículo fue evaluado mediante un proceso de revisión por pares doble ciego.

Referencias Bibliográficas

- Aini, N., Chikmawati, T., Sulistijorini, S., Djuita, N. R., & Ariyanti, N. S. (2022). Diversity and Distribution Patterns of Epiphytic Orchid in the Nirmala Tea Plantation, Bogor West Java. *Journal of Biology & Biology Education, Biosaintifika*, 14(1). <https://doi.org/10.15294/biosaintifika.v14i1.35076>
- Alanís-Méndez, J. L., Martínez-Castillo, I. A., Viveros-Valencia, J., Sosa-Constantino, F. G., & Limón-Salvador, F. (2023). Archaeological Sites as a Safeguard for Orchid Diversity: A Study in El Tajín, Veracruz, Mexico. *Natural Areas Journal*, 43(3), 179-184. <https://doi.org/10.3375/22-23>
- Alanís-Méndez, J. L., Ortiz-Santos, L. del C., Chamorro-Florescano, I. A., Pech-Canché, J. M., & Limón-Salvador, F. (2019). Polinizadores y visitantes florales de dos orquídeas en un área natural protegida en Tuxpan, Veracruz. *Ecosistemas y recursos agropecuarios*, 6(17), 361–368. <https://doi.org/10.19136/ERA.A6N17.1922>
- Álvarez, C. C., López, A. M., Torres, D. G. C., Rico, D. T., & Miranda, J. J. M. (2023). Orquídeas: amenazas de su existencia, formas de conservación y protección. *Jandiekua, Revista Mexicana de Educación Ambiental*, 7(9), 44–59. <https://leka.uaslp.mx/index.php/jandiekua/article/view/378>
- Baldelomar, M., Atala, C., & Molina-Montenegro, M. A. (2019). Top-Down and Bottom-Up Effects Deployed by a Nurse Shrub Allow Facilitating an Endemic Mediterranean Orchid. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00466>
- Brasero, N., Vandame, R., Sagot, P., Martinet, B., Valterová, I., & Rasmont, P. (2019). Thoracobombus from Mexico: a description of the male species-specific cephalic labial gland secretions. *Apidologie*, 50(2), 184-194. <https://doi.org/10.1007/s13592-018-0629-4>
- Cardoso, J. C. F., Johnson, S. D., & Oliveira, P. E. (2024). Incomplete resupination during floral development leads to pollination failure in a slipper orchid. *Plant Biology*, 26(1), 34-40. <https://doi.org/10.1111/plb.13587>
- Cervantes-Llamas, M., Treviño-Carreón, J., Coronado-Blanco, J. M., & Hernández-López, T. J. (2018). Visitantes florales de las orquídeas. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Entomología*, 4 (2), 49–52. <https://revistas.acaentmex.org/index.php/boletin/article/view/187>
- Damon, A., & Salas-Roblero, P. (2007). A survey of pollination in remnant orchid populations in Soconusco, Chiapas, Mexico. *Tropical Ecology*, 48(1). https://www.researchgate.net/publication/237295262_A_survey_of_pollination_in_remnant_orchid_populations_in_Soconusco_Chiapas_Mexico

- de Camargo, M. G. G., Lunau, K., Batalha, M. A., Brings, S., de Brito, V. L. G., & Morellato, L. P. C. (2019). How flower colour signals allure bees and hummingbirds: a community-level test of the bee avoidance hypothesis. *New Phytologist*, 222(2), 1112–1122. <https://doi.org/10.1111/NPH.15594>
- Rodríguez Flores, L. R., Barney-Guillermo, H. B., & Vázquez-Torres, M. M. (1996). *Registro de la polinización en Laelia anceps* Lindl. (Orchidaceae). Repositorio institucional Universidad Veracruzana. <https://cdigital.uv.mx/bitstreams/e2d8ab25-81ec-4a2d-8a78-79f1e2aa6d60/download>
- Hartvig, I., Kosawang, C., Rasmussen, H., Kjær, E. D., & Nielsen, L. R. (2024). Co-occurring orchid species associated with different low-abundance mycorrhizal fungi from the soil in a high-diversity conservation area in Denmark. *Ecology and Evolution*, 14(2), e10863. <https://doi.org/10.1002/ece3.10863>
- Hernández-García, A., Zavala-Ruiz, J., Jaén-Contreras, D., & Baltazar-Bernal, O. (2021). *Laelia anceps* Lindl. (Orchidaceae) adaptation on phorophytes within an anthropized landscape, Amatlán de los Reyes, Veracruz, Mexico. *Agro Productividad*. <https://doi.org/10.32854/agrop.v14i12.2148>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2010). *Compendio de información geográfica municipal 2010. Naolinco, Veracruz de Ignacio de la Llave*. INEGI. www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/30/30112.pdf
- Krahl, D. R. P., Schmal, P., Chiron, G., Da Silva, J. B. F., Krahl, A. H., & Cantuária, P. D. C. (2024). *Catasetum queirozii* (Orchidaceae: Catasetinae): a new species from the Brazilian Amazon. *Acta Amazonica*, 54(1), e54bc23180. <https://doi.org/10.1590/1809-4392202301801>
- Lee Espinosa, H. E., Cerda, A. L., González, J. M., Martínez, P. E., Andreu, L. I., Rosas, B. G., Barredo Pool, F. A., & Buzzy, N. S. (2008). In vitro Regeneration of *Laelia Anceps* ssp. Dawsonii. *Revista UDO Agrícola*, 7 (1), 58-67. <http://hdl.handle.net/1807/45386>
- Li, W. G., Liu, J. R., Sun, H., Liu, J. Y., Sun, K., & Wang, L. (2024). The Controversial of Phylogenetic Status in an Unknown Orchidaceae Genus. *Russian Journal of Genetics*, 60(5), 595–603. <https://doi.org/10.1134/S1022795424700030/METRICS>
- Muñoz-Hernández, A. E., Figueroa-Castro, D. M., & Campos-Villanueva, Á. (2020). Seasonal variation in the diversity of flowering orchids at Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, Mexico. *Botanical Sciences*, 98(3). <https://doi.org/10.17129/BOTSCI.2516>
- Olivares-Juárez, M. I., Burgos-Hernández, M., & Santiago-Alvarado, M. (2022). Patterns of Species Richness and Distribution of the Genus *Laelia* s.l. vs. *Laelia* s.s. (Laeliinae: Epidendroideae: Orchidaceae) in Mexico: Taxonomic Contribution and Conservation Implications. *Plants*, 11(20). <https://doi.org/10.3390/plants11202742>
- Parra-H., A., Otero, J. T., Sandino, J. C., & Ospina, T. R. (2016). Abejas de las orquídeas (Hymenoptera: *Apidae Euglossini*) y su importancia como polinizadoras de amplio rango en ecosistemas naturales. En G. Nates, *Iniciativa Colombiana de Polinizadores. Capítulo 9*, (pp. 141-155). Bogotá. Universidad Nacional de Colombia. https://www.researchgate.net/publication/311103607_ABEJAS_DE_LAS_ORQUIDEAS_HYMENOPTERA_APIDAE_EUGLOSSINI_Y_SU_IMPORTANCIA_COMO_POLINIZADORAS_DE_AMPLIO_RANGO_EN_ECOSISTEMAS_NATURALES
- Parra-Tabla, V., Abdala-Roberts, L., Rojas, J. C., Navarro, J., & Salinas-Peba, L. (2009). Floral longevity and scent respond to pollen manipulation and resource status in the tropical orchid *Myrmecophila christinae*. *Plant Systematics and Evolution*, 282(1), 1–11. <https://doi.org/10.1007/S00606-009-0206-4>
- Romano-Ávila, V. H., Rivero-Bautista, N. Del, Caamal-Velázquez, J. H., Sol-Sánchez, Á., Mayo-Mosqueda, A., & Pech, R. G. A.-. (2025). Efecto de la iluminación LED sobre la multiplicación in vitro de *Laelia anceps* Lindl. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 12(2), e4241. <https://doi.org/10.19136/ERA.A12N2.4241>
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2010). *NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo*. Diario Oficial de la Federación. <https://www.dof.gob.mx/normasOficiales/4254/semarnat/semarnat.htm>

- Tejeda-Sartorius, O. (2023). Jardín urbano de la orquídea *Laelia anceps* Lindley (Orchidaceae) y sus polinizadores naturales. *Agro-Divulgación*, 3(4), 65-70. <https://doi.org/10.54767/AD.V3I4.230>
- Tejeda-Sartorius, O., Soto-Hernández, R. M., Miguel-Chávez, R. S., Trejo-Téllez, L. I., & Caamal-Velázquez, H. (2022). Endogenous Hormone Profile and Sugars Display Differential Distribution in Leaves and Pseudobulbs of *Laelia anceps* Plants Induced and Non-Induced to Flowering by Exogenous Gibberellic Acid. *Plants*, 11(7), 845. <https://doi.org/10.3390/plants11070845>
- Téllez-Velasco, M. A. A. & Tejeda-Sartorius, O. (2013). La importancia de los aromas en la polinización de las Orquídeas. *Agro Productividad*, 6(3), 42-49. <https://revista-agroproductividad.org/index.php/agroproductividad/article/view/463>
- Ticktin, T., Charitonidou, M., Douglas, J., Halley, J. M., Hernández-Apolinar, M., Liu, H., Mondragón, D., Pérez-García, E. A., Tremblay, R. L., & Phelps, J. (2023). Wild orchids: A framework for identifying and improving sustainable harvest. *Biological Conservation*, 277, 109816. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2022.109816>