

ESTUDIOS SOBRE POLINIZACIÓN EN EL GÉNERO *OPHRYS* (ORCHIDACEAE), I

Javier BENITO AYUSO

C/ Cárcava, 1. 26315 Alesón (LA RIOJA)

RESUMEN: Se aporta diversa información acerca de los polinizadores observados en *Ophrys aveyronensis* y *O. vernixia* en la Península Ibérica. **Palabras clave:** Península Ibérica; España; Portugal; Burgos; Málaga; *Orchidaceae*; *Ophrys*; orquídeas; abejas; polinización; polinizadores; *Andrena*; *Argogorytes*.

ABSTRACT: Studies on pollination in the genus *Ophrys* (*Orchidaceae*), I. Several data on the pollinators in *Ophrys aveyronensis* and *O. vernixia* in the Iberian Peninsula are included. **Keywords:** Iberian Peninsula; Spain; Portugal; Burgos; Málaga; *Orchidaceae*; *Ophrys*; orchids; bees; pollination; pollinators; *Andrena*; *Argogorytes*.

INTRODUCCIÓN

Con el presente artículo continuamos el intento de ampliar el conocimiento de los diferentes insectos que actúan como polinizadores en las especies ibérico-baleares del género *Ophrys*. Las aportaciones para este territorio sobre el tema son escasas y aisladas, bien en publicaciones de orquídeas silvestres que estudian la polinización o incluidas dentro de artículos de carácter botánico dedicados principalmente a taxonomía o corología (ARNOLD, 1981, 2009; BENITO AYUSO, 2003-2004, 2016, 2017; BENITO AYUSO & TABUENCA, 2001; HERMOSILLA, 1998, 2000, 2001b, 2018; HERMOSILLA & al., 1999; LOWE & al. 2001; PAULUS, 2017; PAULUS & GACK, 1980, 1981, 1983, 1986, 1990, 1992; PAULUS & al., 1983; SOUTCHE, 2007; VILA & FÀBREGA, 2004). En nuestro caso y con el ánimo de completar un listado previo de polinizadores para este género, vamos sacando a la luz casos concretos para contribuir, por un lado, al esclarecimiento de la taxonomía de especies dudosas de *Ophrys* y por otro aportar datos de táxones acerca de los cuales apenas hay información de sus insectos polinizadores.

Las especies tratadas en esta nota son *Ophrys aveyronensis* P. Delforge y *O. vernixia* Brot. En el caso de la primera el polinizador reconocido, en base a observaciones efectuadas hace veinte años en territorio francés, es *Andrena hattorfiana* Fabr. (PAULUS & GACK, 1999) recientemente confirmadas para España pero en condiciones no naturales, es decir, mediante experiencias realizadas trasladando plantas cerca de colonias conocidas de esta abeja (BENITO AYUSO, 2017; PAULUS, 2017). Respecto al polinizador de *O. vernixia* solamente hay un precedente en la imagen que se muestra en BRITES (2016: 71) en la que se ve una especie de *Argogorytes* en posición de pseudocópula, sin mención alguna en el texto.

METODOLOGÍA

Hemos estudiado todos los aspectos que nos han parecido interesantes relacionados con las orquídeas silvestres ibérico-baleares y de las Islas Canarias durante los últimos 22 años, haciendo especial énfasis en los géneros considerados difíciles: *Dactylorhiza*, *Epipactis*, *Ophrys* y *Serapias*. A partir de 2009 comenzamos el estudio sistemático acerca de la polinización en el género *Ophrys* cuyas observaciones relacionadas con el mismo,

hasta la campaña de 2016, aparecen en BENITO AYUSO (2017). Se trata de un intento de sistematización de este tipo de estudios en el que se juntan la Botánica y la Entomología, que continuamos en la actualidad obteniendo información nueva y corrigiendo algunos errores que aparecen en la obra citada.

Conviene señalar que hemos visto pseudocópulas en la mayoría de las especies del género sin llevar a cabo manipulaciones, es decir, en condiciones totalmente naturales, pero es poco probable hacerlo si no se está muy atento y no se *prepara el terreno* para realizar las observaciones. Es necesario localizar previamente poblaciones de los potenciales polinizadores de los géneros de abejas implicados, *Andrena*, *Chalicodoma*, *Colletes*, *Eucera s.l.*, etc. y conocer algunos aspectos básicos de su biología y comportamiento. Por norma general, la mejor hora para realizar las observaciones es el mediodía, momento en que no hace demasiado calor, los machos están activos buscando alimento y si es posible copular con alguna hembra. Es importante que no haya viento ya que esto intimida a los polinizadores, sobre todo a los más pequeños (género *Andrena*) que permanecen escondidos. Es de gran ayuda conocer las plantas nutricias de los diferentes insectos, que puede ser una sola (especies monoléticas), como es el caso de *Andrena florea* Fabr., que tiene una dependencia absoluta de *Bryonia dioica* Jacq.; puede ser un género, una o varias familias (especies oligo o poliléticas), como ocurre con algunas *Euceras* que se alimentan, con frecuencia, en diferentes especies de papilionáceas y boragináceas.

Para llevar a cabo estas experiencias se han recolectado algunos ejemplares de las diferentes especies de *Ophrys*, los cuales han sido transportados en el momento cerca de la localidad elegida para realizar las pruebas o han sido guardados en la nevera hasta que hubiera oportunidad de realizar los experimentos. El aroma que exhalan las flores se mantiene durante varios días, incluso semanas, si se conservan las inflorescencias en frío, lo que permite transportar las flores a grandes distancias para realizar estos estudios. Cada especie se ha almacenado en una bolsa o contenedor de plástico, separada del resto para que no se mezclen los diferentes aromas. Los insectos capturados se ha incorporado a nuestra colección para la correcta identificación de las especies y como prueba testigo de cada observación. La mayoría han sido

identificados por el autor de esta nota y ulteriormente enviados a diferentes especialistas para confirmar o corregir la determinación. En algunos casos no se conserva el ejemplar, ya que tras el envío al especialista correspondiente ha sido destruido, debido a que era necesario observar la genitalia y los ejemplares estaban excesivamente deshidratados como para extraerla sin deteriorar los insectos. Los ejemplares que se conservan están a disposición de quien quiera estudiarlos.

Siempre que ha sido posible, se han obtenido imágenes fotográficas de los diferentes aspectos que resultan útiles que se han complementado con vídeos lo que nos permite estudiar la polinización con detenimiento y al menos en un caso (*Ophrys insectifera* L.) comprobar que puede producirse eyaculación durante las pseudocópulas fenómeno que será objeto de otro artículo en preparación.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Ophrys aveyronensis fue descrita a finales del siglo pasado por WOOD (1983 *ut* *O. sphegodes* subsp. *aveyronensis* J.J. Wood) y recombinada a nivel específico por Delforge (in DELFORGE & TYTECA, 1984: 189) muy discretamente, tras el índice de nombres franceses de esta su primera guía de orquídeas de Europa, por lo que debió de pasar inadvertida a BAUMANN (1986: 329), que la combinó de nuevo (por tanto combinación inválida) en compañía de S. Künkele (*O. aveyronensis* (J.J. Wood) H. Baumann & Künkele). Durante dos décadas se consideró que era un endemismo francés de área muy reducida, conocido de los departamentos de Aveyron, Hérault, Gard y Lozère hasta que HERMOSILLA & SABANDO (1998) la citaron de las provincias de Burgos, La Rioja y Vizcaya. Más tarde aparecía también en Álava (URIBE-ECHEBARRÍA, 2001) y Navarra, hallazgo recogido en AMARDEILH (2012, 2014). La localidad incluida en PAULUS (2017) en el norte de Burgos (Argomedo) completa el areal conocido actualmente. Sin duda se trata de uno de los táxones del género más escasos e interesantes.

El origen híbrido de la especie parece demostrado. El aspecto de las flores así lo hace sospechar: plantas robustas, flores grandes con caracteres claros del tipo *sphegodes* y de otro por determinar (*scolopax-tenthredinifera*), perianto intensamente coloreado, pétalos muy anchos y ocasionalmente pilosos en los márgenes, apéndice distal del labelo visible, de pequeño tamaño y mácula con diseños irregulares y con cierta frecuencia abigarrados. Falta por averiguar si ambos núcleos (francés e ibérico) proceden de un único fenómeno de hibridación o de dos independientes. La primera opción parece la más probable.

La fructificación en *O. aveyronensis* es muy baja, tanto en Francia como en España, aunque PAULUS & GACK (1999: 386) comentan que observaron un número relativamente alto de flores polinizadas en el Parque Natural de los Cévennes, en el departamento de Lozère. Esta falta de fructificación está más que comprobada en el país galo ya que el número de orquidólogos que siguen la evolución de las poblaciones es muy elevado y es una especie incluida en todos los catálogos nacionales y regionales de flora protegida. Respecto a España, nos basamos en el control de cuatro de las principales poblacio-

nes ibéricas conocidas: Ezcaray (La Rioja), Bercedo y Llorenoz (Burgos) y Guirguillano (Navarra). Tras el estudio de las mismas durante más de diez años (algo menos la última), entre las cuatro hemos contabilizado unos 500 ejemplares, aunque con seguridad el número es mucho mayor ya que las variaciones interanuales en los conteos —cuando se trata de geófitos— pueden ser enormes. En Ezcaray y Llorenoz apenas hay formación de cápsulas (menos de una decena, algunos años ninguna). En Bercedo la fructificación parece algo mayor, pero siempre muy reducida. No deja de llamar la atención que la generación de híbridos con otras especies es relativamente frecuente (HERMOSILLA & SOCA, 1999; LEWIN, 2000; HERMOSILLA, 2001a; VAN LOOKEN, 1987, 1989; SOCA, 2005; SOUCHE, 2006; SOULIÉ & SOCA, 2013), es decir, hay cierta actividad polinizadora interespecífica. Esta relativa abundancia en la formación de híbridos resulta aún más extraña si consideramos que el aroma que exhalan las flores de *O. aveyronensis* es ciertamente peculiar y fácilmente diferenciable del resto de especies de *Ophrys*, lo que podría reforzar las barreras reproductoras. Esta observación (la correspondiente al aroma floral), que desde luego no deja de ser subjetiva, es compartida por HERMOSILLA & SABANDO (1998: 146) los cuales afirman: “*Un carácter sin duda de interés es el particular aroma de sus flores, este —el más intenso de las Ophrys que conocemos— es el mismo en la población francesa y española*”. Falta por comprobar si la composición química de esta falsa feromona es muy diferente a la de otras especies y si los polinizadores lo perciben así o no lo es más que entre el resto de táxones. Esta casi ausencia de fructificación puede deberse a la relativa escasez de su polinizador reconocido, *Andrena hattorfiana*, aunque es difícil de asegurar. La bibliografía indica que se trata de una especie que está reduciendo sus poblaciones en toda su área de distribución y por tanto en la Península Ibérica, debido a la desaparición o degradación de los hábitats donde crecen sus plantas nutricias (dipsacáceas de los géneros *Knautia* y *Scabiosa*), principalmente pastizales calcícolas, prados de siega y cunetas, unido a su ritmo lento de reproducción (LARSSON & FRANZÉN, 2007) y densidades poblacionales bajas (FRANZÉN & al., 2009), lo que hace que sea una especie muy sensible a cambios ambientales (AGUADO, 2019 *in litt.*). Si la distribución conocida en algunas plantas dista mucho de ser definitiva, cuando se trata de insectos la información es mucho más escasa. Dicho esto y con todas las precauciones, *A. hattorfiana* parece ser una especie cuya distribución peninsular se limita principalmente al extremo norte con algunos núcleos aislados en la sierra de Cazorla y el sistema Central (L.O. AGUADO, com. pers.).

La primera mención sobre la polinización en esta especie es la de PAULUS & GACK (1999), en la que se afirma que vieron dos machos de *Andrena hattorfiana* portando polinarios pegados en la cabeza que, sin duda, provenían de plantas de *O. aveyronensis*, pero los autores confiesan no haber observado la polinización debido al mal tiempo y a que los machos se encontraban al final de su actividad. Otras publicaciones dan por seguro que el polinizador efectivo es éste, por ejemplo BOURNERIAS & PRAT (2005), DELFORGE (2016) o SOUCHE (2004), pero sin aportar observaciones propias. SOUCHE (op. cit.) también

menciona como polinizador el díptero *Volucella bombylans* L., aunque hay dudas sobre su efectividad más allá de lo anecdótico. Hay otra mención sobre la polinización de *O. aveyronensis* llevada a cabo por *A. hattorfiana* en LARA (2010), donde aparecen buena parte de las especies ibéricas y de Baleares de *Ophrys* con supuestas observaciones de polinización a la que damos poco crédito, coincidiendo con la opinión de PAULUS (2017: 439), el cual, en una extensa y detallada nota a pie de página, pone en cuestión estos datos cuanto menos poco rigurosos y –desde luego– muchos de ellos incongruentes, tanto los que se refieren a la identidad de las plantas incluidas como a la de los insectos implicados. LARA (op. cit.) resuelve la metodología empleada con esta frase: “La lista se ha confeccionado con las observaciones de campo realizadas por el autor durante 18 años”, sin señalar quién ha realizado las identificaciones, si se dispone de ejemplares de herbario, insectario o fotos que las respalden ni si están incluidas observaciones bibliográficas de otros autores, cuando es evidente que es así, incluso algunas ya comprobadas que resultaron ser erróneas.

Hasta 2017 no se comprueba y publica que *A. hattorfiana* es el polinizador principal de *O. aveyronensis* (BENITO AYUSO, 2017; PAULUS, 2017). En nuestro caso contamos con dos observaciones, una de ellas la ya mencionada (BENITO AYUSO, op. cit.), el 11 de junio de 2013 durante un viaje al noreste peninsular destinado principalmente a observar una de las poquísimas poblaciones de la Península Ibérica conocidas de *Ophrys sulcata* Devillers-Tersch. & Devillers (= *O. funerea* Viv. sensu Souche). Previamente recolectamos varios ejemplares de *O. aveyronensis* en Guirguillano (Navarra) y los trasladamos a Sant Martí Sacalm (Gerona), lugar en el que en una visita anterior habíamos visto abejas que pensábamos podían ser *A. hattorfiana*. En esta ocasión no pudimos obtener imágenes de la pseudocópula pero sí capturar un macho de esta especie (Insectario J. Benito Ayuso 8/2013, det. J. Benito Ayuso, confirmación F.J. Ortiz). La segunda observación corresponde a la localidad de Bercedo (Burgos), el 7 de junio de 2017, en condiciones naturales y sin manipulación. En este caso en el alto de El Cabrio, una localidad bien conocida por los orquidólogos por su riqueza en especies. Dos machos diferentes realizan sendas pseudocópulas en dos flores del mismo individuo, con extracción de polinarios que quedan adheridos a la cabeza. También observamos una hembra de la variedad roja, es decir con los primeros terguitos del gáster de color rojo brillante, alimentándose en una planta de *Knautia arvernensis* (Briq.) Szabó (= *K. nevadensis* (M. Winkl. ex Szabó) Szabó var. *nevadensis* sensu DEVESA, 2007). Se captura un ejemplar macho (Insectario J. Benito Ayuso 53/2017, det. J. Benito Ayuso, confirmación L.O. Aguado). Esta observación confirma y refuerza las de PAULUS (op. cit.), en su caso con plantas de Argomedo (Burgos) que fueron transportadas a Austria y en nuestro caso en condiciones naturales.

Hemos repetido las experiencias en Bercedo durante el presente año (23-V-2019) y comprobado que la actividad polinizadora es más intensa de lo que pensábamos, como así lo atestigua la presencia de varios machos portando numerosos polinios en la cabeza (fig. 1) (recolectamos dos ejemplares: Insectario J. Benito Ayuso 16/2019 –macho– y 17/2019, –hembra–, det. J. Benito Ayuso).



Fig. 1. Pseudocópula de un macho de *Andrena hattorfiana* en *Ophrys aveyronensis*, 23-V-2019, Bercedo (Burgos).



Fig. 2. Clípeo blanco característico de *Andrena hattorfiana*, 11-VI-2019, Ezcaray (La Rioja).

Después de 10 años de búsqueda intensa no nos ha sido posible observar la polinización en Ezcaray. Hasta este mismo año no habíamos visto individuos de *Andrena hattorfiana* en la zona ni intento alguno de polinización por parte de otra especie. En 2019 hemos visto, en tres días diferentes, cuatro machos de *A. hattorfiana* alimentándose en *Knautia subscaposa* Boiss. & Reuter y comprobado la fructificación de tres cápsulas en sendas plantas muy cercanas lo que indica que, probablemente, *A. hattorfiana* también actúa como polinizador aquí. El porcentaje de fructificación es muy

bajo, quizá porque los polinizadores emergen cuando buena parte de las flores de la orquídea están marchitas y la planta nutricia florece con plenitud. Capturamos un ejemplar: Insectario J. Benito Ayuso 25/2019, 11-VI-2019, det. J. Benito Ayuso; los otros dos se capturan y liberan tras ser identificados. *Andrena hattorfiana* se diferencia del resto de especies del género, entre otras cosas, por su gran tamaño y el diseño y posición del clipeo, de color blanco (fig. 2).

Estas observaciones propias y la de Paulus apoyan la determinación inicial de las plantas ibéricas realizada por HERMOSILLA & SABANDO (op. cit.) como *O. aveyronensis* y la ulterior de muchos otros autores (ALDASORO & SÁEZ, 2005; AMARDEILH, 2012, 2014; BENITO AYUSO, 2017; BENITO AYUSO & al., 1999; PRESSER, com. pers.; SOUCHE in HERMOSILLA & SABANDO, 1998: 146-; SOUCHE, 2004; URIBE-ECHEBARRÍA, 2001) y un buen número de orquidólogos y aficionados de la S. F. O. (com. pers.). Sin embargo la identidad de la especie ha sido puesta en duda y descrita como nueva para la Ciencia por KREUTZ (2007) bajo el nombre de *Ophrys vitorica* Kreutz. DELFORGE (2005) considera que las poblaciones españolas corresponden a híbridos no estabilizados y años más tarde acepta el taxon descrito por Kreutz y así lo refleja en la última edición de su guía (DELFORGE, 2016). PAULUS (2017), tras sus investigaciones de polinización con la *O. aveyronensis* española y a pesar de señalar que la ecología, el polinizador y la morfología son similares, concluye que estas plantas merecen el rango de subespecie, debido al aislamiento geográfico existente en ambos núcleos (francés e ibérico) por lo que la recombina como *O. aveyronensis* subsp. *vitorica* (Kreutz) Paulus.

En cuanto a la segunda especie estudiada en este artículo –*Ophrys vernixia*–, es un endemismo ibérico bien definido cuya distribución se concreta a las provincias de Cádiz, Córdoba, Jaén y Málaga en España y las de El Algarve, Beira Litoral, Estremadura y Ribatejo en Portugal. Sin embargo, aunque bien caracterizada morfológica y geográficamente, plantea algunas dudas en cuanto al nombre adecuado que ha de utilizarse para referirse a ella (cf. GREUTER, 2004). Aquí utilizamos *O. vernixia* Brot. y se considera sinónimo *O. lusitanica* (O. Danesch & E. Danesch) Paulus & Gack [= *O. vernixia* subsp. *lusitanica* (O. Danesch & E. Danesch) H. Baumann & Künkele].

Respecto a la polinización, en esta especie solamente conocemos la información que aparece en BRITES (2016: 71), en cuya obra puede verse una imagen de lo que parece una pseudocópula por parte de un *Argogorytes* identificado como *A. mystaceus* en el pie de foto. En el texto no se comenta nada más, pero según el autor (BRITES, com. pers.) esta imagen se tomó en condiciones naturales, sin manipulación. También LARA (op. cit.) incluye esta especie en su listado y afirma que el polinizador es *Dasyscolia ciliata* Fabr., dato que mantenemos en cuarentena por las razones expuestas para *O. aveyronensis*.

Existen numerosos estudios acerca de la polinización en *O. speculum*, desde los pioneros de CORREVON & POUYANNE (1916a, 1916b) y POUYANNE (1917) pasando por los de KULLEMBERG (1961), todos en el norte de África, o el reciente de HERMOSILLA (2001b) en La Rioja (norte de España) por citar algunos de los más meritorios, si bien las alusiones a la misma son abun-

dantes y todas coinciden en que el polinizador específico es *Dasyscolia ciliata*. Hay un precedente que se refiere a otra de las especies de este grupo, *O. regis-fernandi* (Acht. & Kellerer ex Renz) Buttler, distribuida por el Mediterráneo oriental, concretamente el que aparece en PAULUS & HIRTH (2011) que comprueban que el polinizador efectivo es *Argogorytes fargeii* Shuckard, polinizador de sobra reconocido para *O. insectifera*. En este artículo se lanza la hipótesis de que también *O. lusitanica* (= *O. vernixia*) esté polinizada por una especie de *Argogorytes*, lo que parece ser una suposición acertada que coincide con las observaciones de J.A. Brites y las nuestras.



Fig. 3. Pseudocópula de un macho de *Argogorytes fargeii* en *Ophrys vernixia*. 7-V-2017, Ventosa (La Rioja).

Aquí aportamos una experiencia realizada con plantas traídas desde Cuevas de San Marcos (Málaga) hasta Ventosa (La Rioja), exponiéndolas a un grupo de machos de *Argogorytes fargeii*, el 7 de mayo de 2017. Comprobamos tres pseudocópulas claras, con intensos intentos de cópula y genitalia exerta de los insectos (figs. 3 y 4), en uno de ellos con extracción de polinarios. Capturamos uno de los machos (Insectario J. Benito Ayuso 54/2017, det. J. Benito Ayuso).

Las diferencias entre *A. fargeii* y *A. mystaceus* L. son sutiles, por lo que hemos seguido las indicaciones que se dan en BEAUMONT (1964), BITSCH & al. (1997), PAGLIANO & NEGRISOLO (2005) y YEO & CORBET (2015) para asegurar la identificación de nuestros ejemplares: 1) décimo flagelómero unas 2,5 veces más largo que ancho (aproximadamente 3 en *A. mystaceus*); 2) fémures negros con el extremo distal más claro (totalmente negros en *A. mystaceus*); 3) tibias medias y posteriores amarillas con pequeñas manchas de color marrón o negro (tibias más oscuras en *A. mystaceus*); y 4) banda amarilla completa y conspicua en la base del cuarto artejo abdominal (incompleta o reducida a máculas en *A. mystaceus*).



Fig. 4. Genitalia exerta visible durante la pseudocópula de *Argogorytes fargeii* en *Ophrys vernixia*.

No fuimos capaces de dar con el polinizador en Málaga aunque *Conium maculatum* L. (planta donde se alimenta *A. fargei* en la localidad riojana de referencia para nosotros) es una especie abundante en la provincia en cunetas y bordes de formaciones de matorrales y campos baldíos y se encuentra en flor a la vez que *O. vernixia*. En el mismo lugar donde recogimos las plantas de *O. vernixia*, en floración incipiente, para realizar las experiencias de polinización observamos una hembra de *Dasyscolia ciliata* pero ningún macho, lo que indica que es poco probable que esta especie pueda actuar como polinizador en condiciones naturales, al menos en este lugar, debido al desajuste temporal entre la floración de la planta y la actividad de los machos de los insectos.

No ocurre lo mismo en otros sitios como en el centro de Portugal, donde los machos de *D. ciliata* y *O. vernixia* en flor coinciden. Sin embargo las pruebas que realizamos en 2017 en las inmediaciones de Coimbra, con los numerosos machos de *D. ciliata* que patrullaban cerca de las plantas de *O. vernixia*, resultaron negativas. En esta ocasión nos acompañaban los orquidólogos lusos J. Pessoa y J.A. Brites, que comentaban que en años anteriores habían realizado esta prueba con resultados negativos.

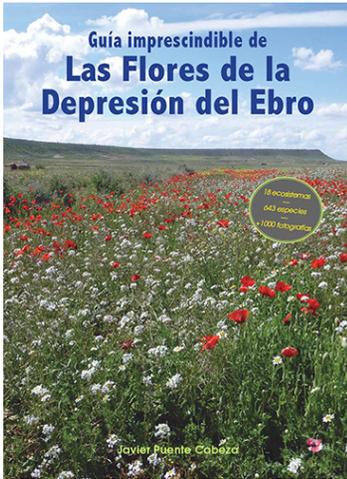
AGRADECIMIENTOS: A Francisco Javier Ortiz, que ha confirmado la identidad de uno de los ejemplares de *Andrena hattorfiana*; a José Alfredo Brites y a Joaquim Pessoa, por su cercanía y amabilidad al recibirme en su casa y acompañarme en las salidas de campo por los alrededores de Coimbra para observar *Ophrys vernixia*; además el primero me ha facilitado una copia de su guía de campo. A Juan Antonio Alejandro y Carlos Molina por sus comentarios sobre taxonomía. Muy especialmente a Luis Óscar Aguado, que ha confirmado alguna de las determinaciones de insectos, ha puesto a mi disposición su casa, sus conocimientos sobre entomofauna y su extraordinaria colección de insectos. A Carlos Enrique Hermosilla, siempre ayudándome en lo posible y lo imposible.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUADO, L.O. (2019) *Estudio comparativo de la entomofauna presente en la Pradera Grande y en el Claro de Turieto (Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido), con especial incidencia en los órdenes con especies polinizadoras*. En prensa.
- ALDASORO, J.J. & SÁEZ, L. (2005) *Ophrys* L. in *Flora iberica* 21: 165-195. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- AMARDEILH, J.P. (2012) Orchids of Navarre (Spain). Distribution and mapping. *Jour. Eur. Orch.* 44(2): 235-336.
- AMARDEILH, J.P. (2014) Les orchidées de Navarre. *L'Orchidophile* 202: 195-210.
- ARNOLD, J.E. (1981) Notas para una revisión del género *Ophrys* L. (*Orchidaceae*) en Cataluña. *Collect. Bot.* 12: 5-61.
- ARNOLD, J.E. (2009) Notes sobre el gènere *Ophrys* L. (*Orchidaceae*) a Catalunya i al País Valencià. *Acta Bot. Barc.* 52: 45-82.
- BAUMANN, H. (1986) Die Gattung *Ophrys* L. *Mitt. Arbeitskreis Heim. Orch. Baden-Württ.* 18(3): 306-688.
- BEAUMONT, J. (1964) *Insecta Helvetica*, 3: Hymenoptera, Sphecidae. Société entomologique suisse, Lausanne, 169 pp.
- BENITO AYUSO, J. (2003-2004) Apuntes sobre orquídeas ibéricas, II. *Est. Mus. Cienc. Nat. Álava* 18-19: 95-109.
- BENITO AYUSO, J. (2016) *Eucera (Synhalonia) rufa* (Apoidea) polinizador efectivo de *Ophrys spectabilis* (*Orchidaceae*). *Fl. Montib.* 62: 67-73.
- BENITO AYUSO, J. (2017) *Estudio de las orquídeas silvestres del Sistema Ibérico*. Tesis doctoral. Universidad de Valencia. Departamento de Botánica y Geología. 752 + 287 pp.
- BENITO AYUSO, J., ALEJANDRE, J. A. & ARIZALETA, J. A. (1999) Aproximación al catálogo de las orquídeas de La Rioja (España). *Est. Mus. Cienc. Nat. de Álava* 14: 19-64.
- BENITO AYUSO, J. & TABUENCA, J.M. (2001) Apuntes sobre orquídeas ibéricas. *Est. Mus. Cienc. Nat. Álava* 16: 67-87.
- BITSCH, J., BARBIER, Y., FERNÁNDEZ GAYUBO, S., SCHMIDT, K. & OHL, M. (1997) *Hyménoptères sphecidae d'Europe Occidentale*, 2. Faune de France et régions limitrophes, 82. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Gap, 429 pp.
- BOURNERIAS, M. & D. PRAT (2005) *Les orchidées de France, Belgique et Luxembourg*. 2ª ed. Biotope, Méze, 504 pp.
- BRITES, J.A. (2016) *Orquídeas silvestres de Portugal*. J. Brites Monteiro ed. 158 pp.
- CORREVON, H. & M.J. POUYANNE (1916a) Un curieux cas de mimétisme chez les ophrydées. *J. Soc. Nat. Hort. France* 17: 29-31.
- CORREVON, H. & M.J. POUYANNE (1916b) Un curieux cas de mimétisme chez les ophrydées. *J. Soc. Nat. Hort. France* 17: 41 47.
- DELFORGE, P. (2005) *Guide des Orchidées d'Europe d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. Delachaux et Niestlé, Laussane, 592 pp.
- DELFORGE, P. (2016) *Guide des Orchidées d'Europe d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. Delachaux et Niestlé, Laussane, 544 pp.
- DELFORGE, P. & TYTECA, D. (1984) *Guide des orchidées d'Europe Dans leur milieu naturel*. Duculot, Paris, 192 pp.
- DEVESA, J.A. (2007) *Knautia* L. in *Flora iberica* 15: 286-305. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- FRANZÉN, M., LARSSON, M. & NILSSON, S.G. (2009) Small local population sizes and high habitat patch fidelity in a specialised solitary bee. *Insect Conserv.* 13(1): 89-95.
- GREUTER, W. (2004) Proposal to conserve the name *Ophrys speculum* (*Orchidaceae*) with a conserved type. *Taxon* 53(4): 1070 1071.
- HERMOSILLA, C.E. (1998) *Ophrys* × *zamba* (*Ophrys passionis* × *Ophrys sphegodes*) nothosp. nov., un nuevo híbrido del

- norte de España y algunos comentarios sobre sus progenitores. *Est. Mus. Cienc. Nat. Álava* 13: 117-122.
- HERMOSILLA, C.E. (2000) Notas sobre orquídeas (VII). *Est. Mus. Cienc. Nat. Álava* 15: 189-208.
- HERMOSILLA, C.E. (2001a) Notas sobre orquídeas (VIII). *Est. Mus. Cienc. Nat. Álava* 16: 51-57.
- HERMOSILLA, C.E. (2001b) Observaciones sobre la polinización de *Ophrys speculum* por *Dasyscolia ciliata*. *Est. Mus. Cienc. Nat. Álava* 16: 59-65.
- HERMOSILLA, C.E. (2018) Sobre la errónea presencia de *Ophrys araneola* en Galicia: *O. kallaikia*, sp. nov. *Fl. Montib.* 71: 121-138.
- HERMOSILLA, C.E., AMARDEILH, J.P. & R. SOCA (1999) *Sterictiphora furcata* Villers, pollinisateur d'*Ophrys subinsectifera* Hermosilla & Sabando. *L'Orchidophile* 139: 247-254.
- HERMOSILLA, C.E. & SABANDO, J. (1998) Notas sobre orquídeas (V). *Est. Mus. Cienc. Nat. de Álava* (13): 123-156.
- HERMOSILLA, C. E. & SOCA, R. (1999) Distribuzione di *Ophrys aveyronensis* (J.J. Wood) Delforge (*Orchidaceae*) e rassegna dei suoi ibridi. *Caesiana* 13: 31-38.
- KREUTZ, C.A. J. (2007) Beitrag zur Taxonomie und Nomenklatur europäischer, mediterraner, nordafrikanischer und vorderasiatischer Orchideen. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 24(1): 77-141.
- KULLEMBERG, B. (1961) Studies in *Ophrys* pollination. *Zool. Bidrag Uppsala* 34: 1-340.
- LARA, J. (2010) Polinizadores y visitantes de *Ophrys* L. en la Península Ibérica e Islas Baleares. *Micobotánica-Jaén* 3.
- LARSSON, M. & FRANZÉN, M. (2007) Critical resource levels of pollen for the declining bee *Andrena hattorfiana* (Hymenoptera, Andrenidae). *Biological Conservation* 134: 405-414.
- LEWIN, J.M. (2000) Trois hybrides du sud de la France. *L'Orchidophile* 140: 16-18.
- LOOKEN, H. van (1987) *Ophrys bernardii* hybr. nat. nov. *L'Orchidophile* 18 (75): 1211-1212.
- LOOKEN, H. van (1989) *Ophrys costei* hybr. nat. nov. *L'Orchidophile* 20 (86): 84-85.
- LOWE, M.R., PIERA, J. & CRESPO, M.B. (2001) The orchids of the Province of Alicante (Comunidad Valenciana), Spain. *Jour. Eur. Orch.* 33(2): 525-635.
- PAGLIANO, G. & NEGRISOLO, E. (2005) *Fauna d'Italia XL: Hymenoptera Sphecidae*. Bolonia, 559 pp
- PAULUS, H.F. (2017) Bestäubungs-biologie *Ophrys* in Nordspanien. *Jour. Eur. Orch.* 49(3-4): 427-471.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1980) Beobachtungen zur Pseudokopulation mit südschpanischen *Ophrys*arten (*Orchidaceae*). *J. Ber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 33: 55-68.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1981) Neue Beobachtungen zur Bestäubungsbiologie (Pseudokopulation) verschiedener südschpanischer *Ophrys*arten, unter besonderer Berücksichtigung der Formenkreises *Ophrys fusca* agg. *Plant Syst. Evol.* 137: 241-258.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1983a) Untersuchungen des *Ophrys fusca*-Formenkreises in Südschpanien. Ein Beitrag zum Biospezieskonzept der Gattung *Ophrys*. *Die Orchidee (Sonderheft)* 1983: 65-72.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1999) Bestäubungsbiologische Untersuchungen an der Gattung *Ophrys* in der Provence (SO Frankreich), Ligurien und Toscana (NW Italien) (*Orchidaceae* und *Insecta, Apoidea*). *J. Eur. Orch.* 31(2): 347-422.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. & MADDOCKS, R. (1983b) Beobachtungen und Experimente zum Pseudo-kopulationsverhalten an *Ophrys* (*Orchidaceae*). Das Lernverhalten von *Eucera barbiventris* (*Apoidea, Antho-phoridae*) an *Ophrys scolopax* in Südschpanien. *Die Orchidee* (Sonderheft) 1983: 73-79.
- PAULUS, H.F. & HIRTH, M. (2011) Die Grabwespe *Argogrytes fargeii* als Bestäuber von *Ophrys regis-ferdinandii* (*Insecta, Hymenoptera, Crabronidae* und *Orchidaceae*). Untersuchungen in Rhodos, Chios und Samos. *J. Eur. Orch.* 43 (2): 227-239.
- POUYANNE, M. (1917) La fécondation des *Ophrys* par les insectes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord* 8: 6-7.
- SOCA, R. (2005) Scoperta di un nuovo ibrido di *Ophrys* (*Orchidaceae*) nel dipartimento di Aveyron, Francia. *Caesiana* 24: 19-24.
- SOUICHE, R. (2004) *Les orchidées sauvages de France*. Grandeur Nature, Pélican, 340 pp.
- SOUICHE, R. (2006) *Hybrides d'Ophrys du bassin méditerranéen occidental*. Ed. Sococor, Saint Martin de Londres, 288 pp.
- SOUICHE, R. (2007) *Ophrys insectifera* complex; *Ophrys subinsectifera* from Spain. A new mechanism of pollination through sexual deception. *Caesiana* 28: 121-126.
- SOULIE, A. & SOCA, R. (2013) Description de deux nouveaux hybrides d'*Ophrys* en Aveyron. *L'Orchidophile* 199: 311-318.
- URIBE-ECHEBARRÍA, P.M. (2001) Notas corológicas sobre la flora vascular del País Vasco y alrededores (X). *Est. Mus. Cienc. Nat. Álava* 16: 93-101.
- VILA, J. & FÀBREGA, J. (2004) Noves dades sobre orquídes de les comarques del Bages i el Berguedà (Catalunya). *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* 72: 83-103.
- WOOD, J.J. (1983) Eine neue Subspecies von *Ophrys sphegodes* Mill. aus dem Süden Zentralfrankreichs: *Ophrys sphegodes* Mill. subsp. *aveyronensis* J. J. Wood. *Die Orchidee* 34 (3): 105-109.
- YEO, P.F. & CORBET, S.A. (1995) *Solitary wasps*. Naturalist handbooks, 3. Pelagic publis.

(Recibido el 22-I-2019)
(Aceptado el 26-VI-2019)



Guía imprescindible de las flores de la Depresión del Ebro

Javier Puente Cabeza

Col. *Guías imprescindibles de flora*, nº 5
Encuadernación rústica cosida 11 × 21,6 cm
380 páginas en **COLOR**

Fecha lanzamiento: **julio de 2018**

ISBN: 978-84-947985-3-5

PVP: 24,00€ + envío

Estudio monográfico sobre los géneros *Hieracium* y *Pilosella* en España

Con referencias a Portugal y los Pirineos franceses

Gonzalo Mateo y Fermín del Egado

Monografías de Botánica Ibérica, nº 20

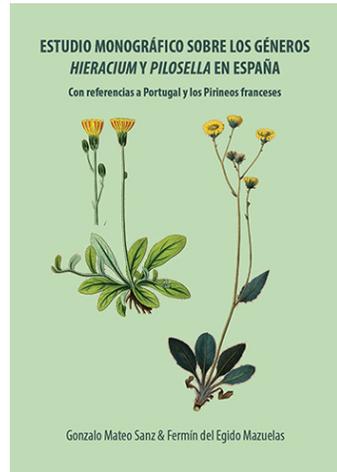
Encuadernación rústica cosida 17 × 24 cm

422 páginas en B/N y **COLOR**

Fecha lanzamiento: **enero de 2018**

ISBN: 978-84-945880-8-2

PVP: 30€- + envío



Flora vascular del término municipal de Córdoba *Catálogo florístico y claves de identificación*

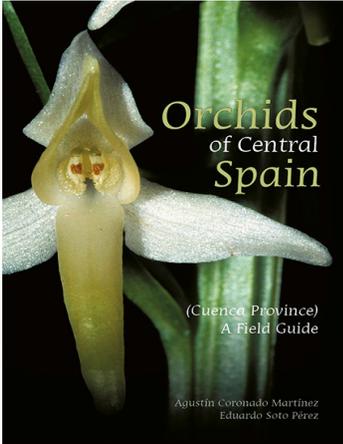
Javier López Tirado

Monografías de Botánica Ibérica, nº 2
Encuadernación rústica cosida 17 × 24 cm
374 páginas en B/N y color

Fecha lanzamiento: **abril de 2018**

ISBN: 978-84-947985-0-4

PVP: 22,50€ + envío



Orchids of Central Spain (Cuenca Province). A Field Guide

Agustín Coronado & Eduardo Soto

Col. Essential Guides of Flora, nº 2

Encuadernación rústica 14,8 × 21 cm

244 páginas en **COLOR**

Fecha lanzamiento: **marzo de 2019**

ISBN: 978-84-947985-2-8

PVP: 25,95€ + envío

Mapa de vegetación actual, a escala 1: 10.000, del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido y su zona periférica de protección

José Luis BENITO ALONSO

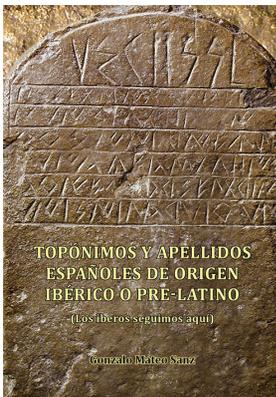
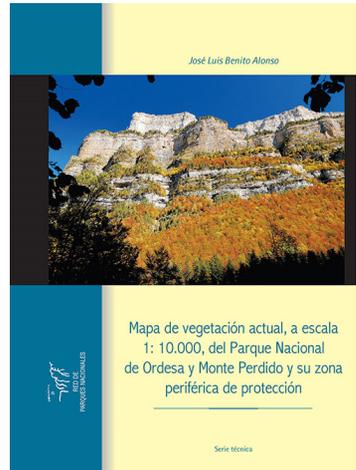
Organismo Autónomo Parque Nacionales

Encuadernación cartoné cosida 17 × 24 cm

450 páginas en **COLOR**

Fecha lanzamiento: **diciembre de 2018**

ISBN: 978-84-8014-916-7



Topónimos y apellidos españoles de origen ibérico o pre-latino

(Los iberos seguimos aquí)

Gonzalo Mateo Sanz

Monografías de Toponimia Ibérica, nº 1

Encuadernación rústica cosida 17 × 24 cm

230 páginas en **B/N**

Fecha lanzamiento: **junio de 2019**

ISBN: 978-84-947985-9-7

PVP: 15€ + envío

Manual para el trabajo de campo del proyecto GLORIA

Aproximación al estudio de las cimas. Métodos básico, complementarios y adicionales. 5ª edición

Harald Pauli & al.

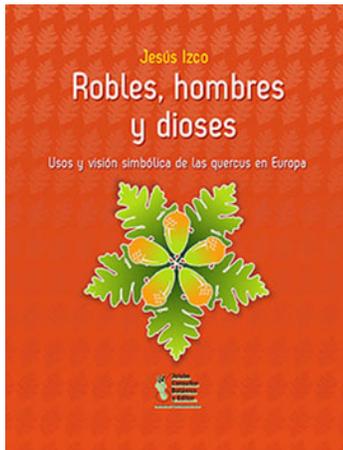
Encuadernación rústica A4

150 páginas en **COLOR**

Fecha lanzamiento: abril de 2019

ISBN: 978-84-947985-7-3

PVP: 15€ + envío



Robles, hombres y dioses

Usos y visión simbólica de las quercus en Europa

Jesús IZCO

Monografías de Botánica Ibérica, nº 19

Encuadernación rústica cosida 17 × 21,9 cm

424 páginas en color

Fecha lanzamiento: febrero de 2016

ISBN: 978-84-945880-3-7

PVP: 29,95€ + envío

Flora vascular del Parc Natural del Túrria

Aurelio Peña, P. Pablo Ferrer, Jesús Riera, Javier Fabado & Gonzalo Mateo

Encuadernación rústica cosida 17 × 24 cm

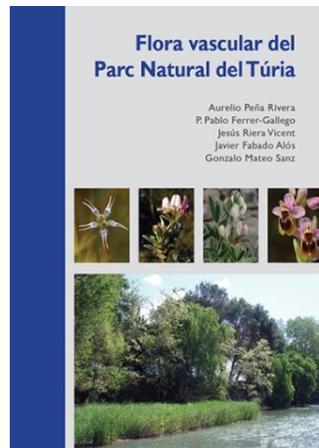
249 páginas en **COLOR**

Idioma: valenciano

Fecha lanzamiento: octubre de 2017

ISBN: 978-84-945880-4-4

PVP: 25,00€ + envío



Orquídeas de Aragón

Conchita MUÑOZ ORTEGA

Col. *Guías imprescindibles de flora*, nº 2

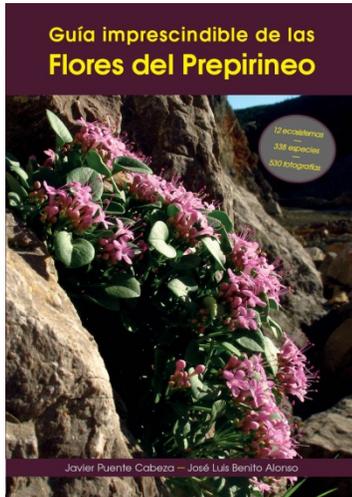
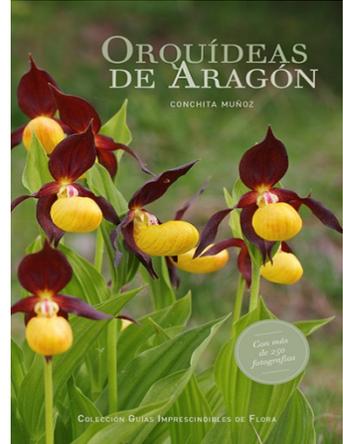
Encuadernación rústica cosida 10 x 21 cm

202 páginas **en color con 250 fotografías**

Primera edición: abril de 2014

ISBN: 978-84-941996-1-5

PVP: 17,50 € + envío



Guía imprescindible de las flores del Prepirineo

Javier PUENTE CABEZA & José Luis BENITO ALONSO

Col. *Guías imprescindibles de flora*, nº 3

Encuadernación rústica cosida 17 x 24 cm

204 páginas **en color con más de 530 fotografías.**

Primera edición: abril de 2013

ISBN: 978-84-941996-4-6

PVP: 17,50 € + envío

Orquídeas de la provincia de Cuenca

Guía de campo

Agustín Coronado Martínez y Eduardo Soto Pérez

Colección Guías imprescindibles de flora, 4

Encuadernación rústica cosida 14,8 x 21 cm

252 páginas **en COLOR**

Fecha lanzamiento: mayo de 2017

ISBN: 978-84-945880-5-1

PVP: 25,95€ + envío

