



Flor d'*Ophrys speculum speculum*.  
Data: 23/4/2018. Tamariu, prop del riu.  
Primera detecció. Autor: Alfonso Maillo Oliver.  
Font: botanicatamariu.blogspot



# *Ophrys speculum speculum*<sup>1</sup> i l'evolució de les orquídies

Per Alfonso Maíllo Oliver

Aquí es reporta la primera detecció d'aquesta rara planteta -rara amb el sentit de fesomia, de forma de reproducció singular i d'aparició molt esporàdica als territoris on està establerta- a Tamariu i les observacions posteriors, junt amb una descripció, i una visió general de l'evolució i extraordinària diversitat de les orquídies, en especial atenció a aquesta subespècie.

No coneixent-li nom al Poble, alguns dels noms populars d'*Ophrys speculum* als territoris de parla catalana són *abellera del o de mirall*, *sabateta del bon Jesús*, *mosca blava*...

Aquesta orquídia terrestre de la família *Orchidaceae* i de la tribu *Orchideae* és un geòfit tuberós, és a dir, una planta amb tubercles enterrats i que només brota quan les condicions li són propícies, a n'est cas a la primavera. Té una raïl amb dos tubercles que es renoven cada any. Als tubercles hi va associat un fong simbiònt específic que fa que el trasplantament sigo complicat. Quan brota, li ix una roseta basal de fulles amples, ogivals, tendres, amb nervis paral·lels. De la roseta s'eleven tiges úniques no ramificades, amb algunes fulles apegades a n-elles, i a l'extrem de cada tija una flor. Les flors són zigomorfes (monosimètriques, amb un únic eix de simetria). La planta sol arribar als 25/30 centímetres d'alçada.

Identificada l'espècie *speculum* pel característic 'espillet' blavós al label. El label és un pètal transformat de la part central de la flor a n'alguns taxons vegetals, molt especialment entre les orquídies, més o menys pla i el més gran i vistós, i fa de 'plataforma d'aterratge' dels insectes a la flor; i per la pil·lositat marró al voltant del label. La subespècie

*speculum* s'identifica perquè té els lòbuls laterals més apegats al label.



Exemplar d'*Ophrys speculum*. Data: 15/5/2005. Mallorca. Autor: Orchi. Font: wikipedia

Floreix de febrer a maig. De 2 a 10 flors per planta. El sèpal central es curva sobre l'òrgan sexual femení, com una visera. Els fruits de les *Ophrys* poden contindre fins a 15.000 llagors.





Roseta basal d'*Ophrys speculum speculum*, per ubicació el mateix exemplar que la foto 1. Data: 11/12/2021. Tamariu, prop del riu. Autor: Alfonso Mailló Oliver. Font: botanicatamariu.blogspot

A *Ophrys speculum* només la pol·linitza una averspa específica, *Dasyscolia ciliata*<sup>2</sup>, solitària, més gran que les abelles meleres *Apis mellifera*, de color rogís i ales fumades, que no he detectat. En canvi, aquesta averspa pot pol·linitzar altres espècies de flors.

La flor d'*Ophrys speculum* ha evolucionat per aparèixer-se a n'aquesta averspa -tamany, forma, color, olor, pil·lositat...- d'una manera tan fidel que l'averspa prefereix acoplar-se amb la flor que en la seua femella.



Les *Ophrys speculum* solen eixir aïlladament, en individus solts i sense grans concentracions. La distribució d'*Ophrys speculum* és circummediterrània. Dins la Península Ibèrica té presència al sector sud i oriental preferentment, i a quasi tota la vall de l'Ebre, tot i que és rara de trobar.

Respecte a la seua presència als voltants del Poble, a l'Atlas de la flora de Aragón<sup>3</sup> utilitzen el sinònim *Ophrys ciliata* i mai *Ophrys speculum*, i no apareix descrita al Poble, però sí a Faió, Casp o Maella. He optat per la nomenclatura d'*Ophrys speculum speculum* perquè pareix tindre més unanimitat que *ciliata* i les cites són més nombroses i més recents, si més no als principals portals botànics. Per part d'altres autors que també la presenten com a *Ophrys speculum*, a n'aquests casos sense especificar subespècie, s'ha documentat a Flix cap a Riba-Roja lo 31/3/2013<sup>4</sup>, i descrita com a present amb fotografia inclosa a la comarca del Baix Aragó-Casp, a n'aquest rader cas sense citar localitat ni data exacta<sup>5</sup>. I també al Segrià, a Torrebesses<sup>6</sup>, per exemple.

Història dels avistaments d'*Ophrys speculum speculum* a Tamariu: primera detecció (Foto 1) : Data: 23/4/2018, 11:16 h. a uns 40 centímetres de la soca d'un oliveret, ombrívola, a una feixeta de secà, prop del riu. Coordenades: 41°21'30.28"N 0°15'46.09"E 126 m. Posteriors deteccions del mateix exemplar: 11/12/2021, només la roseta basal. A l'estiu del 2022 ha tornat a brotar la roseta. A la tardor del 2022 no la he vist. Al 8/10/2022 ni rastre superficial. A l'hivern del 2022 ha tornat a brotar la roseta. Era l'única *Ophrys speculum* que havia vist mai a Tamariu ni al Poble, fins que l'hivern del 2022 he vist una altra roseta basal, al bancalet d'oliverets de damunt de l'anterior. Com que no ha brotat, no he pogut constatar si era també aquesta subespècie. Al juliol del 2023 ni rastre superficial de cap de les dos. El 6/10/2023 tampoc.

## Evolució de les orquídiies

Als biòlegs evolutius els agraden les orquídiies, perquè són molt diverses. I han colonitzat un ampli rang de zones geogràfiques. Excepte als pols i als deserts, se les pot trobar des d'Escandinàvia fins la Patagònia, tot i que la gran majoria són al tròpic i a les zones neotropicals<sup>7</sup>. Des que Carl von Linné al

*Dasyscolia ciliata* damunt *Ophrys speculum*. Data: 1/4/2010. Autor: Pietro Niolu. Font: wikipedia

1753<sup>8</sup> va catalogar inicialment unes 5.900 espècies de plantes, s'ha avançat molt en la descripció del món viu. Una detallada investigació recent<sup>9</sup> xifra el nombre total d'espècies vegetals descrites i admeses en 374.262, de les quals 308.312 són plantes vasculars (a grans trets, són les que tenen rails, tija i fulles, i els conductes per connectar-los –xilema i floema–). D'aquestes últimes, hi ha 1.079 espècies **gimnospermes** (plantes amb llagors, sense fruits, sense flors aparents, com els pins o les sables) mentre que la immensa majoria, 295.383, prop del 90 % de les espècies de plantes terrestres, són **angiospermes** (plantes amb llagors i fruits, les comunament anomenades plantes amb flors, com les orquídiades). Les gimnospermes, pel que sabem del registre fòssil i la genètica, es van originar com a mínim fa entre 358 i 323 milions d'anys<sup>10</sup>, mentre que les angiospermes van aparèixer molt més recentment, com a mínim entre 145 i 100 milions d'anys<sup>11</sup>, encara que últimament s'ha suggerit un origen fins i tot anterior al Cretàcic<sup>12</sup>. En tot cas, per què est creiximent exponencial de la diversitat?

Les gimnospermes escampen el pol·len mitjançant l'aire i la gravetat, a l'atzar, i la major part es perd. En canvi, les angiospermes han afegit una nova estratègia: han desplegat flors, que estan més orientades a dirigir els agents pol·linitzadors –majoritàriament insectes però també altres animals– cap a l'objectiu concret d'altres flors receptores. Així atinen a fecundar en molt més alta proporció els seus grans de pol·len. La ràtio de fecundació d'un gra de pol·len de gimnosperma respecte a un d'angiosperma és de 1.000 a 1, és a dir, que de mitjana un gra de pol·len d'angiosperma té mil vegades més probabilitats de fecundar un òvul que el d'una gimnosperma.

Aquest èxit reproductiu de les angiospermes ha tingut com a conseqüència la seua expansió, tant territorial com en termes de biomassa, i a la vegada ha permès una diversificació del nombre d'espècies tal que ha sèt la més gran que s'ha donat mai en les plantes vasculars. Si l'aparició de les plantes vasculars va suposar un alt creixement de la diversitat, i el sorgiment posterior de les gimnospermes va tornar a accelerar-la, l'eclosió de les angiospermes va tornar a ser una nova revolució que encara va impulsar més la diversificació. I dins de les angiospermes, la família de les orquídiades és de les que té més nombre d'espècies, amb més de 28.000, quasi un 10%. Això és més que la suma de totes les espècies de moixons i mamífers junts<sup>13</sup>. Per què esta extraordinària diversitat d'orquídiades?

Tot i l'avantatge de les angiospermes d'orientar la direcció del pol·len cap a un destí amb més probabilitat de fecundació, els pol·linitzadors potser no atèrron a una altra flor de la mateixa espècie, de tal manera que també es desperdicia molt pol·len. Alguns grups d'angiospermes han trobat solució a n'aquest desperdici i encara han afinat més, fent que sempre sigo la mateixa espècie o, com a molt, un grup d'espècies limitat, qui les pol·linitzo. Així s'asseguren que només aniran a posar-se a les seues flors. I aquesta és l'estratègia que han adoptat les orquídiades. La gran majoria de les orquídiades no tenen grans de pol·len solts, sinó que estan agrupats en aglomerats anomenats **pol·linia** (en singular, **pol·linium**), de manera que el recurs dispersor de l'aire no és efectiu, perquè les agrupacions de pol·len en els sacs de pol·linia pesen massa per ser arrossegades pel vent. I han trobat una eixida més efectiva per assegurar-se que el seu pol·len arribo a una altra flor de la mateixa espècie: hiperespecialització. Moltes orquídiades compten només amb una espècie d'animal, o un grup emparentat no gaire extens, per fecundar-se. En conseqüència, les flors han evolucionat per adaptar-se als seus pol·linitzadors concrets. No són l'únic grup de plantes que han trobat esta solució, però a les orquídiades l'associació amb un ventall molt limitat d'espècies pol·linitzants és bastant general, tot i que hi ha algunes excepcions, com les del gènere *Gymnadenia*, obert a pol·linitzadors més variats<sup>14</sup>. Per exemple, generalment cada espècie d'orquídia del gènere *Ophrys* atrau a una única espècie pol·linitzant específica. I s'ha plantejat que aquesta pot ser la causa de que tant les flors com les formes de pol·linització de les orquídiades sigon tan diferents i complexes<sup>15</sup>, fomentant la separació en espècies tan diverses. Però, de quina manera concreta han aconseguit divergir tant?

## Premi o engany?

De les quasi 30.000 espècies d'orquídiades, dos terços recompensen els animals pol·linitzadors, habitualment amb nèctar i pol·len, però l'altre terç de la família (prop de 10.000 espècies) pareix que enganya els pol·linitzadors, atraient-los però no donant-los res a canvi, que sabéssim. I per fer-ho han desenvolupat diferents tàctiques: per exemple, els enganys de minjar, que consisteixen en reproduir els senyals de la planta copiada (que sí que proporciona aliment en forma de pol·len, mentre que l'orquídia no dona res). Altres formes d'engany de les orquídiades són la còpia de refugis, de nius, d'an-

tagonistes, d'engany sexual... tota una panòpia de mentides per aconseguir reproduir-se. En concret, el gènere *Ophrys*, un especialista extrem<sup>16</sup>, es caracteritza per pol·linitzar per l'engany sexual<sup>17</sup>. Atrau els mascles del seu insecte pol·linitzador imitant olors, colors i forma de la femella per tal que els mascles s'esbrègon a la flor intentant aparellar-se –fenòmen que es coneix com **pseudocopulació**–, enganxant-se del pol·len sense obtindre res a canvi. Pel que fa a l'olor, la impostura és tal que moltes *Ophrys* superen en potència odorífera el principal component aromàtic de la feromona de la femella de l'espècie pol·linitzant, constituint el que en termes tècnics es denomina **supraestímul**.

S'ha detectat que l'estratègia de l'engany es va iniciar com a mínim fa 10 milions d'anys a l'àrea mediterrània, i la forma ancestral de l'engany va ser el minjar. També sabem que algunes de les espècies que ara no enganyen provenen d'ancestres enganyadors. És a dir, una rama determinada de plantes enganyadores podien abandonar l'engany i tornar a la estratègia originària de recompensar el pol·linitzador amb aliment real, cosa que és una verdadera involució del conjunt de trets implicats. Els agents principals triats per les orquíidies van ser des de l'origen els himenòpters, bàsicament abelles i avespes, i segueixen sent-ho<sup>18</sup>. Ara bé, si l'estratègia fos tan bona que els animals fossen sempre enganyats i no poguessen mai copular de veritat, s'extingirien. Allavons, com és possible que es deixon entabanar d'aquesta manera tant de temps?

Una explicació que s'ha donat per alguns casos és que aquell insecte enganyat per una orquídia no torna a caure al parany en el mateix dia, però la planta jugaria amb la falta de memòria de l'insecte: al cap de 24 hores ja no se'n recordaria, i pot tornar a la mateixa zona a partir de l'endemà del primer engany<sup>19</sup>. Una altra investigació, en aquest cas respecte a l'engany per minjar, ha detectat aprenentatge dels pol·linitzadors a més llarg termini<sup>20</sup> però l'evitació només afecta la flor decebedora visitada o a n-algun tret concret –eviten el mateix color de la flor no gratificant, encara que no un altre color, i contra més diferent el color, més possibilitat de nou engany–. Per aprofitar aquest fet, les orquíidies poden desplegar fortes variacions intraespecífiques dels senyals. D'altra banda, els pol·linitzadors que n'aprenen solen evitar després del primer engany els sectors on estan les plantes enganyadores, mentre que les plantes recompensants tenen més visites a l'àrea, de manera que les plantes que do-

nen premi tenen més fruits, i els seus descendents estan més pròxims. I a la inversa, les plantes decebedores tenen un percentatge més petit de pol·linització propera, tot i que més alt percentatge de pol·linització creuada i distant, i en conseqüència menys fruits, però descendents més llunyans<sup>21</sup> afavorint la dispersió i la variació genètica. I una altra estratègia d'esquivar l'evitació és embaucar només una part marginal dels pol·linitzadors, els més precoços, aprofitant que les generacions dels insectes pol·linitzadors habituals són molt més curtes que les de les orquíidies. Una vegada que n'aprenen, ja arriben tard, donat que la propera generació d'orquíidies ja està assegurada. És curiós que a n-algunes de les espècies pol·linitzants els mascles arriben a la maduresa sexual abans que les femelles, amb una asincronia aparentment sense sentit. En tot cas, moltes observacions apunten que la cursa evolutiva entre les plantes que pretenen ser pol·linitzades per espècies concretes, inclòs mitjançant l'engany, i els animals pol·linitzadors que intenten evitar aquesta limitació i, per suposat, l'engany, ha impulsat l'altíssima taxa de canvi evolutiu que es veu entre les orquíidies. Així i tot, per alguns investigadors l'enigma de què hi trauen de bo les espècies decebudes –si hi trauen alguna cosa– persisteix<sup>22</sup>.

## Origen, diversificació i dispersió

La família de les orquíidies es va originar fa aproximadament 132 milions d'anys segons un recent estudi genètic<sup>23</sup>. S'ha vist que l'impuls més gran en molta diferència cap a la diversificació de les orquíidies es va donar quan molts grups d'aquestes evolucionen enta l'epifitisme, és a dir, quan colonitzen els diferents nivells d'alçada vegetals, principalment a les cobertes vegetals de les selves tropicals. L'epifitisme i tot el reguitzell de nous nínxols ecològics que va comportar, esperonat a més per l'expansió de les selves tropicals modernes, va potenciar l'explosió de diversitat d'alguns organismes epífits, entre els quals les orquíidies. Això va provocar canvis extensos als genomes per adaptar-se al nou món aeri i, en conseqüència, diversificació massiva<sup>23</sup>. És a dir, que les variades i creatives estratègies de premi i engany que hem vist només són una mostra de la potent capacitat de canvi d'aquestes plantes.

I ja en concret respecte al gènere *Ophrys*, s'ha proposat –i pareix que ha fecundat la tesi entre els experts– que inicialment era pol·linitzat per aves-



pes, i al llarg del temps molts grups van passar a ser pol·linitzats per abelles. El llinatge va divergir prompte, però es va diversificar tard. I la taxa de diversificació creix amb el temps. Bona part de la seua diversitat no data de quan es va originar, sinó que en general és relativament recent, com a la resta de la família.

L'engany sexual al grup probablement prové de l'engany per menjar a n-algun punt entre la raïl (16,1-12,8 milions d'anys) i la corona (4,8-4,6 milions d'anys) del grup, tot i que no es pot excloure la possibilitat que l'engany sexual fos present ja a l'origen del gènere. Precisament els grups que van fer el canvi d'avespa a abella són els que presenten una tasa d'especiació més alta, i en canvi la tasa d'extinció pareguda. El gènere *Ophrys* apareix fa uns 5 milions d'anys, passada la crisi d'evaporació messiniana del Mediterrani, a la zona circummediterrània central-oest. L'espècie *Ophrys speculum* surgeix fa cosa de més de 3 milions d'anys, segons proposta basada en relotges genètics<sup>18</sup>, quan ja estava implantat el clima d'estacionalitat a la conca mediterrània. *Ophrys speculum* segueix sent pol·linitzada avui per una avespa, com en principi a l'origen del gènere.

La més gran radiació del grup *Ophrys* es va produir fa només un milió d'anys (de 2,9 a 5,0 espècies noves cada 100.000 anys), i aquesta explosió de diversitat es troba entre les taxes d'evolució més ràpides de la història. La plasticitat del gènere en la pol·linització és tal que dins del mateix grup es pot donar pol·linització per abelles, per avespes, per escarabats o autopol·linització, incloses espècies estretament emparentades. Fins i tot l'espècie més propera filogenèticament a *Ophrys speculum*, l'*Ophrys regis-ferdinandii*, de qui va divergir fa 1,1 milions d'anys, és pol·linitzada per una abella, a diferència de l'*Ophrys speculum*, a qui pol·linitza una avespa, com hem vist adés. Això reafirma la hipòtesi que les espècies estretament unides per reproducció coevolucionen més ràpidament, donat que els canvis en una d'elles forcen el canvi adaptatiu en l'altra, i provoquen radiacions de les radiacions. Aquesta diversificació és molt probable que fos reforçada al Quaternari per l'establiment de l'estacionalitat circummediterrània com clima subtropical xèric i per l'abundància de nínxols ecològics del mosaic orogràfic que s'hi configura<sup>18</sup>.

## Implicacions

Si bé tots els indicadors marquen que les orquídi- es

segueixen evolucionant a ritme accelerat avui en dia, als darrers temps les orquídi- es, també les del gènere *Ophrys*, estan patint una disminució de la seua presència concordant amb l'actual sexta extinció massiva, en aquest darrer cas antropogènica, per fragmentació i homogeneïtzació dels hàbitats naturals, que afecta tant els pol·linitzadors com els pol·linitzats. I la disminució incideix més en les espècies hiperespecialitzades que no donen premi que en les que compensen als pol·linitzants<sup>21</sup>. Tot i que les orquídi- es com a grup genèric tenen una extensa presència a nivell mundial, moltes espècies estan vorejant l'extinció, especialment aquelles que tenen un rang territorial petit, encara que dins d'ell sigon nombroses<sup>24</sup>, i estan supeditades a les alteracions que es poden produir a n-aquests espais restringits. En definitiva, avui l'aparició de nous exemplars d'*Ophrys speculum* a qualsevol territori, en especial si no s'ha detectat abans, és sempre una bona notícia en termes de biodiversitat.

L'expansió de les orquídi- es s'ha donat per l'agilitat en el canvi, és a dir, generant noves, ràpides i constants adaptacions, divergint de la rama principal i creant noves espècies per aprofitar nous nínxols ecològics, estratègia oposada a la que desenvolupem els que Linné va anomenar, potser amb certa supèrbia, *Homo sapiens*, que evolucionem conjuntament, en grup, sense divergir a nivell d'espècie. Però els humans també podem ser àgils per una altra via: ara la principal forma d'evolucionar de la humanitat, la manera com fem el canvi adaptatiu més flexible és predominantment cultural, amb l'acumulació, diversificació, complexificació i selecció de coneixements i tècniques, i així ens podem adaptar més ràpid als nous nínxols ecològics, inclòs moltes vegades crear-ne de nous, que si haguéssim de dependre només de la parsimoniosa evolució biològica<sup>25</sup>. Al remat, tant humans com orquídi- es compartim l'estratègia evolutiva del canvi accelerat, els uns per mitjà del cervell, la intel·ligència i la cultura, i les altres mitjançant els recursos genètics i la flexibilitat per generar noves adaptacions.

Per concloure, l'extraordinària diversificació de les orquídi- es és una expressió més, i de les més clares, de l'augment de la diversitat i complexitat general de les formes vives conforme es desenvolupa l'evolució dels organismes al llarg del temps, fenomen que té nombroses excepcions, incloses les extincions massives, però que no anul·len, com tampoc en l'evolució cultural, la tendència global a molt llarg termini<sup>7</sup>, al menys fins ara.

## Bibliografia / Webgrafia

1. Report original de l'aparició de l'espècie a Tamariu, registre d'avistaments i breu descripció i evolució al bloc de botànica de Tamariu: <https://botanicatamariu.blogspot.com/2018/04/ophrux-speculum-speculum-catala.html>. 3/10/2023.
2. <https://miblogdebichos.wordpress.com/himenopteros/scolidae/dasyscolia-ciliata-fabricius-1787/>. 22/9/2023.
3. <http://floragon.ipe.csic.es/listaplantasmunicipio.php?munici-pio=68>. 3/8/2023.
4. <http://floraebre.blogspot.com/2013/04/abellera-del-mirall.html>. 3/8/2023.
5. [https://bibliotecavirtual.aragon.es/repos/es/catalogo\\_imagenes/grupo.do?path=3600231](https://bibliotecavirtual.aragon.es/repos/es/catalogo_imagenes/grupo.do?path=3600231) pàg. 49. 15/9/2023.
6. <https://www.flickr.com/photos/jperez67/33701872602/>. 29/9/2023.
7. Katz, Ofir. (2017). Extending the scope of Darwin's 'abominable mystery': Integrative approaches to understanding angiosperm origins and species richness. *Annals of botany*. 121. 10.1093/aob/mcx109.
8. Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum*. 2 vols. Salvius, Stockholm. [Facsimile edition, 1957-1959, Ray Society, London.
9. Christenhusz, Maarten & Byng, James. (2016). The number of known plant species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*. 261. 201-217. 10.11646/phytotaxa.261.3.1.
10. <https://www.britannica.com/plant/gymnosperm/Evolution-and-paleobotany>. 22/9/2023.
11. <https://www.britannica.com/plant/angiosperm/Paleobotany-and-evolution>. 22/9/2023.
12. Silvestro, D., Bacon, C.D., Ding, W. et al. Fossil data support a pre-Cretaceous origin of flowering plants. *Nat Ecol Evol* 5, 449-457 (2021). <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01387-8>.
13. <https://blog.oup.com/2015/06/sexual-deception-orchids/>. 22/9/2023.
14. Piñero Fernández, Laura & Byers, Kelsey & Cai, Jing & Sedeek, Khalid & Kellenberger, Roman & Russo, Alessia & Qi, Weihong & Fournier, Catharine & Schlüter, Philipp. (2019). A Phylogenomic Analysis of the Floral Transcriptomes of Sexually Deceptive and Rewarding European Orchids, Ophrys and Gymnadenia. *Frontiers in Plant Science*. 10. 10.3389/fpls.2019.01553.
15. Breikopf H., Onstein R.E., Cafasso D., Schlüter P.M. & Cozzolino S. (2015): Multiple shifts to different pollinators fuelled rapid diversification in sexually deceptive Ophrys orchids. *New Phytologist* 207, 377-389.
16. Bertrand Schatz, David Genoud, Pascal Escudé, Philippe Geniez, Karl Günter Wunsch & Nina Joffard (2021): Is Ophrys pollination more opportunistic than previously thought? Insights from different field methods of polli
17. [https://ddd.uab.cat/pub/tfg/2013/113775/TFG\\_mireiagime-nezmayoral.pdf](https://ddd.uab.cat/pub/tfg/2013/113775/TFG_mireiagime-nezmayoral.pdf). 22/9/2023.
18. Luis A. Inda, Manuel Pimentel, Mark W. Chase, Phylogenetics of tribe *Orchidoideae* (*Orchidaceae*: *Orchidoideae*) based on combined DNA matrices: inferences regarding timing of diversification and evolution of pollination syndromes, *Annals of Botany*, Volume 110, Issue 1, 1 July 2012, Pages 71-90, <https://doi.org/10.1093/aob/mcs083>.
19. Michael R. Whitehead, Rod Peakall (2013), Short-term but not long-term patch avoidance in an orchid-pollinating solitary wasp, *Behavioral Ecology*, Volume 24, Issue 1, January-February 2013, Pages 162-168, <https://doi.org/10.1093/beheco/ars149>.
20. Virgilio Vázquez & Ignacio Barradas (2017) Deceptive pollination and insects' learning: a delicate balance, *Journal of Biological Dynamics*, 11:1, 299-322, DOI: 10.1080/17513758.2017.1337246.
21. Aguiar, J.M.R.B.V., Giurfa, M. & Sazima, M. A cognitive analysis of deceptive pollination: associative mechanisms underlying pollinators' choices in non-rewarding colour polymorphic scenarios. *Sci Rep* 10, 9476 (2020). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66356-4>.
22. Hobbhahn, Nina & Johnson, Steven & Harder, Lawrence. (2016). The mating consequences of rewarding vs. deceptive pollination systems: Is there a quantity-quality trade-off?. *Ecological Mono graphs*. 87. 10.1002/ecm.1235.
23. Zhang, Guojin & Hu, Yi & Huang, Ming-Zhong & Huang, Wei-Chang & Liu, Ding-Kun & Zhang, Diyang & Hu, Haihua & Downing, Jason & Liu, Zhong-Jian & Ma, Hong. (2023). Comprehensive phylogenetic analyses of Orchidaceae using nuclear genes and evolutionary insights into epiphytism. *Journal of Integrative Plant Biology*. 10.1111/jipb.13462.
24. Štípková, Z., Tsiftsis, S. & Kindlmann, P. Pollination Mechanisms are Driving Orchid Distribution in Space. *Sci Rep* 10, 850 (2020). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-57871-5>.
25. <https://memecio.blogspot.com/2010/09/sintesis.html>. 4/10/2023.