

## Datos sobre las orquídeas micoheterótrofas

**José Luís Pérez-Chiscano<sup>1</sup> & Francisco M<sup>a</sup> Vázquez Pardo<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Plaza del Corazón de Jesus, 14, 06700 VILLANUEVA DE LA SERENA (BADAJOZ, ESPAÑA) / e-mail: [perezchiscano@gmail.com](mailto:perezchiscano@gmail.com)

<sup>2</sup>Area de Biodiversidad Vegetal. Instituto de Investigaciones Agrarias Finca La Orden. CICYTEX. Consejería de Economía e Infraestructuras, p km 372, N-V. 06187, GUADAJIRA (BADAJOZ, ESPAÑA)

### Resumen:

Se considera la micoheterotrofia en orquídeas como fenómeno evolutivo en la extensa distribución de estas monocotiledóneas, citando el área geográfica mundial, ecología y posible evolución en especies de géneros y subfamilias detallando más las que habitan la Península Ibérica.

Pérez-Chiscano, J.L. & Vázquez Pardo, F.M. 2018. Datos sobre las orquídeas micoheterótrofas. *Fol. Bot. Extremadurensis*, 12: 101-112.

**Palabras clave:** Orchidaceae, Península Ibérica, Micorrizas, Extremadura, Heterótrofa.

### Abstract:

The mycoheterotrophy in *Orchidaceae* family, was studied such as biology evolution and his extended world distribution, ecology and possible causes, with special attention to Iberian Peninsula Orchid species.

Pérez-Chiscano, J.L. & Vázquez Pardo, F.M. 2018. Data of mycoheterotrophic orchids. *Fol. Bot. Extremadurensis*, 12: 101-112.

**Key words:** Orchidaceae, Iberian Peninsula, Mycorrhizal, Extremadura, Heterotrophic.

## Introducción

La asociación simbiótica entre hongos y plantas vasculares es frecuente y se cree que ya existía en las primeras cormofitas que habitaban tierra firme en el Silúrico (principios del Paleozoico), hace unos 400 millones de años y que permitió que estas plantas prosperaran y evolucionaran (Merckx, 2013).

La simbiosis hongo-planta suele ser mutualista, aportando el hongo agua y sales minerales del suelo y la planta alimentos formados gracias a la fotosíntesis. Esta unión se hace rodeando o penetrando el hongo en la raíz de la planta formando la llamada micorriza, que pueden ser Ectomicorrizas, si no penetran en las células de la planta y Endomicorrizas si penetran.

Este último tipo de micorrizas es el que se forma en las orquídeas (Merckx, 2013; Vázquez, 2006) y cuando esto ocurre la micorriza puede convivir con la planta aunque en las orquídeas autótrofas la endomicorriza suele ser digerida como complemento alimenticio en la fase adulta, aunque fue sólo un parásito del hongo en la germinación de la semilla, por no tener éstas endospermo de reserva dado su muy pequeño tamaño. Pero hay algunas orquídeas que por exigencias ecológicas han perdido la función fotosintética y entonces el parasitismo se prolonga toda su vida y así tenemos las especies micoheterótrofas.

Adicionalmente es necesario explicar que dentro de la micoheterotrofia, podemos distinguir a las especies micoheterótrofas exclusivas, que perdieron su capacidad fotosintética y a ellas se les denomina especies holo-micoheterótrofas y aquellas que siendo micoheterótrofas, aun conservan las capacidad fotosintética y a estas especies se les denomina hemi-micoheterótrofas o mixo-heterótrofas (Selosse & al., 2006; <https://parasiticplants.siu.edu/Mycotrophs/Mycotrophs.html> (consultado, VIII-2018)).

La micoheterotrofia también es frecuente en otras familias de autófitas, seguramente por las mismas razones ecológicas que las orquídeas, como son *Burmanniaceae*, *Coralaceae*, *Ericaceae*, *Gentianaceae*, *Iridaceae*, *Mirtaceae*, *Petroriaceae*, *Polygonaceae*, *Thismiaceae*, *Triuridaceae* (Arditti, 1992; Merckx, 2013).

## Material y Métodos

### *Estudio geográfico y ecológico*

Hemos observado varias veces las poblaciones extremeñas de *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., en los castañares de Hervas y Castañar de Ibor (Cáceres), más rara en los melojares (*Quercus pyrenaica* Willd.), siempre en zonas montanas y frescas de la provincia de Cáceres, no hay datos en la de Badajoz, aunque uno de los autores la vio en la sierra de Aracena (Huelva), en un castañar abandonado.

En cuanto a *Limonium abortivum* (L.) Rich. y *L. trabutianum* Batt. (algunos la consideran como subespecie (Sundermann, 1980)), es mucho más frecuente en bosques de *Quercus* L., tanto en melojares, como en alcornoques y hasta en encinares no adhesados. Pero los *Limodorum* spp, no se comportan totalmente como micoheterotróficos, sólo en ciertas

circunstancias, en los que la fotosíntesis es débil o falta. Las dos especies se encuentran tanto en Cáceres como en Badajoz (Aedo & Herrero, 2005).

Se han consultado libros y artículos en internet, reseñados en la bibliografía adjunta.

### *Estudio histológico*

Para desarrollar el estudio histológico de las raíces de dos especies micoheterótrofas presentes en Extremadura, se han seleccionada a la especie micoheterótrofa por excelencia *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., procedente de una población del Castañar de Hervás (N de Cáceres (HSS11405)), y una micoheterótrofa facultativa o hemi-micoheterótrofa *Cephalanthera longifolia* (L.) Firstch, procedente igualmente de un castañar en la zona del Valle de Santa Ana (HSS59229).

Los materiales se encontraban desecados y proceden de pliegos de herbario conservados en HSS (Thiers, 2018+). Se ha hidratado con una solución de ácido láctico al 70% durante 6 días, y posteriormente siguiendo la técnica propuesta por Ruíz & al. (2012); se montaron las raíces en Leica Historesina, se cortaron en secciones transversales en un microtomo LEICA RM2245 con un grosor de 5 micras, y se montaron para la observación de los tejidos sin colorantes identificativos.

Tras el montaje se observaron en un microscopio LEICA DM2500, con la técnica de iluminación NOMARSKY, que permite la observación con una profundidad de campo mayor a las imágenes de un solo plano en las técnicas tradicionales de visión óptica.

Finalmente para apoyar los resultados se presentan ilustraciones de los tipos de micorrizas en estudio, de la distribución a nivel mundial de este tipo de especies y cuadro sobre el número de especies en las distintas subfamilias de *Orchidaceae*, así como imágenes de las secciones histológicas observadas en los dos tipos de orquídeas micoheterótrofas presentes en la Península Ibérica.

## **Resultados**

Las orquídeas micoheterótrofas pertenecen a distintas subfamilias (Merckx, 2013), destacando, con mucho, en especies terrestres: *Epidendroideae*, seguidas de *Vanilloideae*, muy escasas de *Orchidoideae* y solo una en “*Incertae sedis*” (Tabla 1).

<b>Subfamilias</b>	<b>Géneros con micoheterótrofas</b>	<b>Especies totales</b>	<b>Especies holo-micoheterótrofas (%)</b>
<i>Epidendroideae</i>	32	623	235 (36%)
<i>Vainilloideae</i>	11	156	19 (12,18%)
<i>Orchidoideae</i>	2	4	4 (100%)
“ <i>Incertae sedis</i> ”	1	1	1 (100%)
<b>TOTAL</b>	<b>47</b>	<b>784</b>	<b>259 (33,90%)</b>

**Tabla 1.-** Subfamilias, géneros, especies totales, especies holo-micoheterótrofas (No hay micoheterótrofas en las familias más primitivas: *Apostasioideae* y *Cypripedioideae*) (Aedo & Herrero, 2005; Dressler, 1993; Hedysen & Paine, 1981; Merckx, 2013; Mummerhayes, 1968; Withner, 1974)

Atendiendo a la bibliografía consultada las únicas micoheterótrofas obligadas u holo-micoheterótrofas son dos especies: *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., y *Epigonium aphyllum* Sw., de la que tenemos un representante en la flora Extremeña (*Neottia*). Mientras que las especies micoheterótrofas facultativas pueden llegar a ser hasta 12 especies de orquídeas de las que tendríamos representación en Extremadura de hasta 7 especies repartidas en los géneros *Cephalanthera* Rich. (2 especies), *Epipactis* Zinn. (1 especie); *Limodorum* L. (2 especies), *Spiranthes* Rich. (2 especies) (ver Tabla 2).

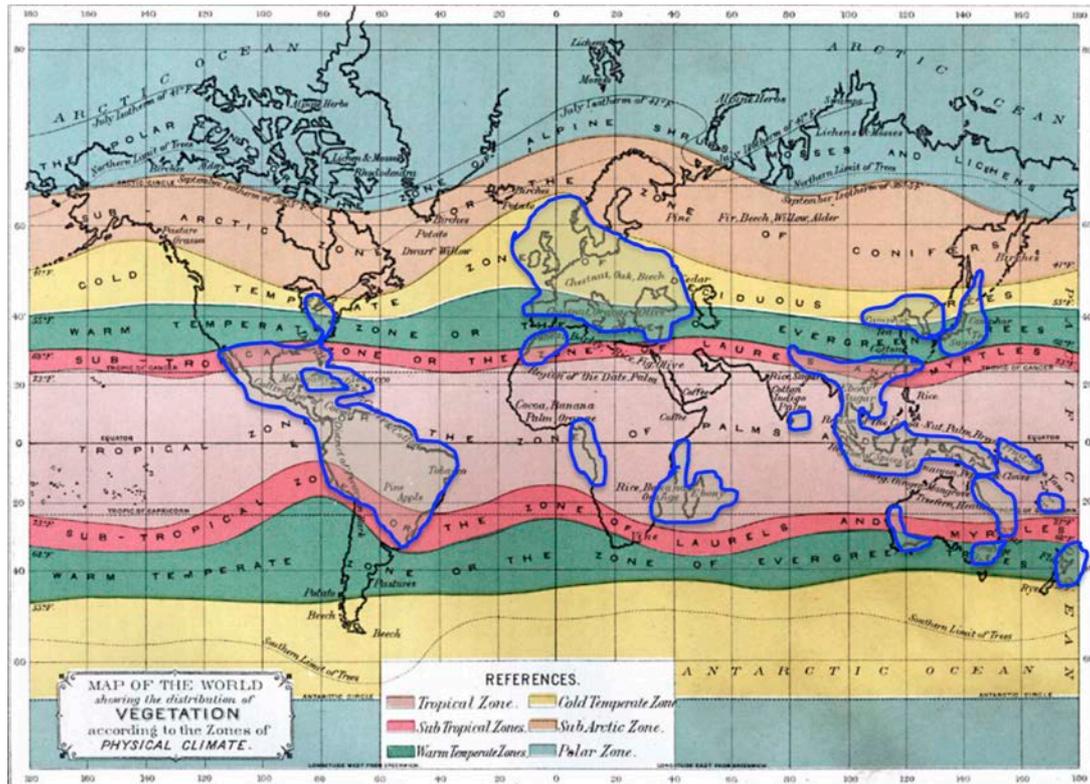
Géneros	Especies	Tipo	Distribución	Referencias
<i>Neottia</i>	<i>N. nidus-avis</i>	H	N	Ziegenspeck, 1936/ Klimesová, 2007/ Gebauer & al., 2016
<i>Epigonium</i>	<i>E. aphyllum</i>	H	NE	Merckx, 2013
<i>Limodorum</i>	<i>L. abortivum</i> / <i>L. trabutianum</i>	S/ S	Todo territorio	Ziegenspeck, 1936/ Selosse & al., 2006/ Klimesová, 2007/
<i>Cephalanthera</i>	<i>C. damasonium</i> / <i>C. longifolia</i> / <i>C. rubra</i>	S/ S/ S	N/ Todo territorio/ N	Ziegenspeck, 1936/ Bidartondo & al., 2004/ Selosse & al., 2006/ Klimesová, 2007/ Gebauer & al., 2016
<i>Epipactis</i>	<i>E. helleborine</i> / <i>E. atrorubens</i>	S	N/ NE	Ziegenspeck, 1936/ Bidartondo & al., 2004/ Selosse & al., 2006/ Klimesová, 2007/ Gebauer & al., 2016
<i>Goodyera</i>	<i>G. repens</i>	S	N	Ziegenspeck, 1936/ Klimesová, 2007
<i>Spiranthes</i>	<i>S. aestivalis</i> / <i>S. spiralis</i>	S/ S	Todo territorio	Ziegenspeck, 1936/ Klimesová, 2007
<i>Listeria</i>	<i>L. cordata</i> / <i>L. ovata</i>	S/ S	N	Ziegenspeck, 1936/ Selosse & al., 2006/ Klimesová, 2007/ Gebauer & al., 2016

**Tabla 2.-** Géneros y especies de orquídeas presentes en la Península Ibérica con representantes micoheterótrofos. (H: Holo-micoheterótrofo; S: Hemi(Semi)-micoheterótrofo)

La distribución geográfica de estas orquídeas es mayoritariamente en bosques lluviosos y térmicos de la zona tropical del Sur y Sureste de Asia y Australasia (3), en el Norte Centro y Sur de América hay muy pocas especies, así como en el Este y Oeste de África tropical, incluyendo Madagascar, e islas adyacentes (6), en Europa, Oriente Medio y Noroeste de África también son raras (Mapa 1; Tabla 3).

Sur, Este y Sudeste de Asia y Oceanía	238(95,58%)
Norte, Centro y Sur de América	5(2,10%)
África tropical, Madagascar e Islas	3(1,16%)
Europa, Oeste de Asia y Noroeste de África	3(1,16%)

**Tabla 3.-** Distribución mundial de orquídeas holo-micoheterótrofas



Mapa 1. Distribución mundial de las orquídeas micoheterótrofas.

### Estudio histológico

Cuando observamos los cortes realizados a las raíces de las dos especies de interés nos ofrecen una estructura radical idéntica, si bien la colonización del hongo es diferente en cada una de ellas. Particularmente podemos indicar de cada especie lo siguiente:

#### *Neottia nidus-avis* (L.) Rich.:

Epidermis de células redondeadas, de tamaño medio, homogéneas. Parénquima cortical externo de células redondeadas de tamaño medio, ocasionalmente colonizadas por las hifas, con células provistas de hifas digeridas; Parénquima cortical medio de células prismáticas completamente colonizadas su citoplasma por las hifas del hongo, en algunos casos con gránulos de almidón; Parénquima cortical interno, de células redondeadas de tamaño medio, en una de sus capas cubiertas de hifas y la capa más próxima a la Endodermis libre. Endodermis de células prismáticas de tamaño medio. Haz vascular sin colonización del hongo, carente de una diferenciación clara entre xilema y floema. (Figura 3.1 y 3.3).

#### *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch:

Epidermis de células redondeadas, de tamaño pequeño, heterogéneas. Parénquima cortical externo de células redondeadas de tamaño medio, frecuentemente colonizadas por las hifas, llegando a la colmatación del citoplasma en algunos casos; Parénquima cortical medio de células prismáticas parcialmente colonizadas por las hifas del hongo, puntualmente algunas células colmatado tu citoplasma por los hongos, pero en menor medida que en Parénquima cortical externo; Parénquima cortical interno, de células prismáticas de tamaño medio, parcialmente ocupadas por hifas del hongo. Endodermis

de células prismáticas de tamaño pequeño. Haz vascular parcialmente colonizado por el hongo, especialmente en el floema, perfectamente diferenciado el xilema del floema. (Figura 3.2 y 3.4).

## Conclusiones

Dentro del orden *Asparagales* de las *Liliopsidas*, las orquídeas son plantas de gran antigüedad. Se cree que ya existían desde finales del Cretácico hace unos 70 millones de años (Christenhusz & al., 2017; Ramírez & al., 2007), y tras sobrevivir a la extinción Cretácico/Terciario (K/T) experimentaron una gran expansión de la que aún contemplamos en todos los continentes excepto en la Antártida, con un número de especies que oscila entre 20000 y 25000, siendo, posiblemente la familia de angiospermas más numerosa en competencia con Asteráceas y Leguminosas. Ocupan gran variedad de hábitats, desde las tierras cálidas semidesérticas hasta zonas boreales, siendo muy abundantes en los trópicos y menos en las zonas templadas.

Su capacidad evolutiva ha dado lugar a múltiples adaptaciones desde planta terrestres (geófitos) a epífitas arbóreas abundantes en bosques tropicales y particularmente en pluvisilvas ecuatoriales. Se han especializado en la reproducción sexual, reduciendo el androceo, empaquetando el polen (polinias), uniéndose al estigma (ginostemo), todo ello para mejorar la polinización cruzada (alogamia), incluso recurriendo al engaño de los insectos machos polinizadores, simulando hembras receptoras, tanto por la forma como por el olor (*p.e.* en *Ophrys* L.).

La simbiosis con hongos la tienen ya en estado de semillas de muy pequeño tamaño y peso (unos 1,5 microgramos en *Limodorum abortivum*), persistiendo esta simbiosis mutualista aún en la fase adulta. Las hifas de los hongos que penetran en las orquídeas (Endomicorrizas), pueden ser destruidas, aprovechándolas como alimento, cuando penetran en las células del parénquima cortical, aunque la planta sea fotosintética, estamos en un caso de micotrofia (*p.e.* la hemos observado en cortes de raíz de *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, viviendo en castañar). Pero si se trata de una planta que ya no puede hacer fotosíntesis, esta orquídea se alimenta completamente del hongo que ha invadido su raíz o su rizoma, convirtiéndose en parásita, con el nombre de micoheterotrófica (Figura 1; 3.1 y 3.2). Entonces el hongo no sólo aporta agua y sales minerales, sino también compuestos orgánicos que pueden ser tomados de una planta autótrofa vecina, *p.e.* de un árbol; esto se ha demostrado con isótopos al detectar  $^{18}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$ , que forman parte de la savia de la planta fotosintética (Merckx, 2013). Estos hongos generalmente pertenecen al *Phyllum Glomeromycota*, evolutivamente primitivo, aunque también puede haber de los *Phyllum: Basidiomycota* y *Ascomycota*, pero raros.

¿Cómo se produjo la micoheterotrofia en las orquídeas? (¿y en otras familias vegetales?). Podemos considerar dos hipótesis:

a) La primera que estas orquídeas derivan de otras autótrofas, que habitaban en medios con suficiente luz para la fotosíntesis, más tarde este medio fue transformándose en bosques cerrados, húmedos y térmicos, en los que la luz apenas llegaba al sotobosque, entonces las orquídeas que allí vivían desaparecieron (con otras plantas autótrofas), aunque algunas lograron alimentarse exclusivamente de los hongos micorrizógenos que las invadían, transformándose en micoheterótrofas.

b) La segunda hipótesis, creemos menos probable, es que algunas semillas pudieron penetrar en el bosque umbroso ya establecido, evolucionado a orquídeas heterótrofas y convirtiéndose en micoheterótrofas totales.

Basándonos en que la mayoría de las orquídeas micoheterótrofas se encuentran en el Sur y Suroeste asiático, da la impresión de que la micoheterotrofia se originó en esta parte del Viejo Mundo, bastante estable en el transcurso del tiempo y más tarde extendiéndose a bosques subtropicales y aún a temperados en Eurasia, y África. La presencia de estas orquídeas en América pudo ser independiente, pero por las mismas causas mencionadas más arriba.

Las orquídeas micoheterótrofas tienen flores pequeñas y poco vistosas. Hay muy pocos insectos que sean posibles polinizadores, dadas las condiciones ambientales del medio en que viven estas plantas. Puede que algunos dípteros pequeños como los que visitan las setas y algún coleóptero y ortóptero. Ante esta situación las orquídeas han adoptado la autogamia para la formación de semillas o la dispersión vegetativa para la difusión de la planta a través de raíces y rizomas. De todos modos este tipo de orquídeas es siempre escaso o raro en el sotobosque umbroso.

Otra cuestión es la dispersión de las semillas en un medio con apenas viento que las transporte, pero estamos ante otra solución ecológica sorprendente. Como es sabido el fruto de las orquídeas es una cápsula dehiscente, donde hay miles de diminutas semillas para ser diseminadas por el viento, a veces a enormes distancias, como por ejemplo las de *Spiranthes romanzoffiana* Cham., nativa del Este-Centro de los Estados Unidos, que se ha encontrado en Irlanda, e incluso en las costas del NW de Escocia, seguramente procedentes de semillas transportadas por los vientos dominantes del Oeste sobre el Atlántico Norte, pues bien, en algunas especies de orquídeas micoheterótrofas del género *Yuania* Marin, como *Y. amagiensis* y *Y. japonica*, ambas en bosques de Japón forman frutos carnosos a nivel del suelo, que son consumidos por un ortóptero *Tachycites elegantissima* Wilkes, llamado “Grillo camello”, pasando las semillas a través del tubo digestivo y siendo expulsadas intactas con las deyecciones más o menos lejos de la planta madre (Figura 2).

En la Península Ibérica, como sabemos, sólo hay dos especies que podríamos denominar holo-micoheterótrofas que son: *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., que aparece en las provincias españolas: Ab, Av, B (Bi), Bu, Cc, (CR), Co, Ge, (Gr), Gu, Hu, J, L, Le, Lo, M, Na, O, P, PM [MII], S, Sa, Sg, So, SS, T, Te, Vi, (Z), Za, y portuguesas: BL, TM; como vemos mayormente en la mitad Norte de la Península Ibérica y en Mallorca, región Eurosiberiana, y en los pisos supramediterráneo y Mesomediterráneo superior de la región Mediterránea.

*Epigonium aphyllum* Sw., solo presente en España: Hu, L, (Na), Lo, muy restringida al Norte-Noreste de la Península Ibérica, y muy rara.

En cuanto a especies de *Limodorum* (L.) Rich., que como se ha dicho son micoheterótrofas ocasionales, tenemos *L. abortivum* (L.) Rich., en la mayor parte de la Península y *L. trabutianum* Batt., más rara, pero también extendida, que algunos botánicos la consideran como subespecie de la anterior (Sudermman, *l.c.*), con sólo algunas diferencias morfológicas y mismo hábitats.

Adicionalmente es necesario hacer una reflexión más generalizada en relación a las especies hemi-micoheterótrofas que viven en la Península, porque su comportamiento depende en buena medida de la simbiosis con los hongos, más el parasitismo con ellos, que

varía dependiendo de las condiciones ambientales, como han puesto de manifiesto diferentes autores (Bidartondo & al., 2004; Gebauer & al., 2016; Klimesóva, 2007; Selosse & al., 2006; Ziegenspeck, 1936), pudiéndose evidenciar actualmente en base a la presencia de los isótopos  $^{18}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  (Arditti, 1992; Klimesóva, 2007) y a principios del siglo XX en base a la histología de la raíz (Ziegenspeck, 1936). La posibilidad de que muchas de estas especies se nutren parasitando a los hongos, pone de manifiesto nuevamente el enorme papel que tienen los hongos en los ecosistemas naturales, que se hace más evidente cuanto más exigentes son las condiciones para el desarrollo de la vida.

Por último, rogamos, una vez más, que se extremen las medidas correspondientes para conservar estas rarezas evolutivas, y puedan ser estudiadas en campo (donde fundamentalmente se hace la botánica) por generaciones venideras.

#### Material estudiado:

*Neottia nidus-avis* (L.) Rich.

Hs: Cáceres (Cc): Hervás, castañar de San Gregorio, 29TQE5864, 8-VI-2003, F.M. Vázquez (HSS 11405)

*Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch

Lu: Beira Litoral (BL): Coimbra, 8-IV-1977, M. Malato-Beliz & A. Guerra (HSS 59229)

#### Agradecimientos

Deseamos expresarlo a nuestros queridos compañeros David García Alonso y Francisco Márquez García y María Josefa Guerra Barrena, la ayuda en el laboratorio y a Fernando Durán Oliva por su amable cesión de las magníficas fotografías de *Neottia nidus-avis*.

#### Referencias

- Acedo, C. & Herrero, A. (eds.) 2008. *Orchidaceae* in: Castroviejo s. (Ed. Gral.) *Fl. Ibérica*, 21: 15-197. Real Jardín Botánico Madrid. CSIC. Madrid.
- Arditti, J. 1992. *Fundamentals of Orchid Biology*. J.Wiley and Sons. New York.
- Bidartondo, M.I., Burghardt, B., Gebauer, G., Bruns, T.D., & Read, D.J. 2004. Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271: 1799-1806.
- Christenhusz, M.J.M., Fay, M.F. & Chase, M.W. 2017. *Plants of the World*. Kew Publishing. Royal Botanic Gardens Kew.
- Dressler, R.L. 1993. *Phylogeny and classification of the Orchid Family*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Gebauer, G., Preiss, K., & Gebauer, A.C. 2016. Partial mycoheterotrophy is more widespread among orchids than previously assumed. *New Phytologist. Letters*, 211: 11-15.
- Hedysom, M. & Paine, R. 1989. *Fiel Guide Australian Orchids*. Angue & Robertson Publishers. Australia.
- Klimesová, J. 2007. Root-sprouting in myco-heterotrophic plants: prepackaged symbioses or overcoming meristem limitation?. *New Phytologist*, 173: 1-2.
- Merckx, V. (ed.) 2013. *Mycoheterotrophy, the Biology of Plants living on Fungi*. Springer. London.
- Mummerhayes, O.B.E. 1968. *Orchideae in Flora of Tropical East Africa*. Minister for Overseas Development U.K.
- Ramírez, S.R., Gravendeel, B., Singer, R.B., & Pierce, N.E. 2007. Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature*, 448(7157):1042-1045. doi: 10.1038/nature06039
- Ruiz, F.J., Sánchez, R., Navarro, R.M. & Pérez-de-Luque, A. 2012. A method to quantify infection and colonization of holm oak (*Quercus ilex*) roots by *Phytophthora cinnamomi*. *Plant Methods*, 8: 39-47. <http://www.plantmethods.com/content/8/1/39>
- Sunderman, H. 1980. *Europäische und mediterrane Orchideen*. Eine bestimmungsflora. Hildesheim.

- Selosse, MAM, Richard, F., Xinhua, H. & Simard, S.W. 2006. Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses?. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(11): 621-628. doi:10.1016/j.tree.2006.07.003.
- Thiers, B. [2018+]. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>.
- Vázquez, F.M. 2006. Micorrizas y hongos micorrizógenos en Extremadura in: Arrojo, E. *Los hongos en Extremadura*: 63-84, 251-254. Junta de Extremadura. Badajoz.
- Withner, C.L. 1974. *The Orchids*, Scientific Studies. J.Wiley & Sons. New York.
- Ziegenspeck H. 1936. *Orchidaceae*. In: Wangerin W, & Schröter C, (eds.) *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas*. Band I, Abt. 4. Stuttgart: Eugen Ulmer.