

De Evolutionaire Geschiedenis van
Pleurothallis sectie *Macrophyllae-fasciculatae* (orchidaceae)

Kevin W. Holcomb



PLEUROTHALLIDINAE

Volume 4.3
February 15, 2026
ISSN #2834-1783

De Evolutionaire Geschiedenis van *Pleurothallis* sectie *Macrophyllae-fasciculatae* (orchidaceae)

Kevin W. Holcomb

Het hier gepresenteerde onderzoek voldoet aan alle vereisten voor geldige publicatie van nieuwe soorten zoals gedefinieerd door de International Association for Plant Taxonomy (IAPT) en de *International Code of Nomenclature voor algen, schimmels en planten*.

Het is gratis te downloaden en is gelicentieerd onder de Creative Commons Attribution (Non-Commercial) 4.0 International License. Om een kopie van deze licentie te bekijken, bezoek: [Creative Commons CC BY-NC-SA 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/)

Kennisgeving van Fair Use:

Dit onderzoek is uitsluitend bedoeld voor niet-commerciële, educatieve en informatieve doeleinden. Het bevat materiaal dat mogelijk auteursrechtelijk beschermd is, waarvan het gebruik niet specifiek is goedgekeurd door de auteursrechthebbende. De auteursrechthebbende is echter vermeld voor zijn werk.

Volgens Sectie 107 van de Copyright Act van 1976 is er ruimte voor 'fair use' voor doeleinden zoals kritiek, commentaar, nieuwsverslaggeving, onderwijs, wetenschap en onderzoek. Fair use is een gebruik dat is toegestaan door de auteursrechtwet en anders mogelijk inbreuk maakt.

PLEUROTHALLIDINAE

Copyright © 2022-2025
Kevin W. Holcomb
All rights reserved
ISSN #2834-1783
ORCID #0000-0002-0571-4462

Cover Photo: *Pleurothallis tremens*

I. Inleiding



De soorten binnen de *Pleurothallis*-sectie *Macrophyllae-Fasciculatae* vormen een van de grootste en meest morfologisch hyperdiverse groepen binnen de *Pleurothallidinae*. Helaas wordt deze hyperdiversiteit vaak gezien als triviale intraspecifieke variatie, en veel verschillende soorten zijn herhaaldelijk verkeerd geïdentificeerd, als ondersoorten behandeld, samengevoegd in onofficiële soortcomplexen, of ten onrechte gereduceerd tot synoniem.

Hoewel meerdere fylogenetische studies deze soorten hebben opgenomen, heeft geen enkele een goed onderbouwde fylogenie opgeleverd die interne lijnen voor de groep vastlegt. Dat komt doordat de bemonstering te beperkt is geweest, en het onderliggende kader is behandeld als strikt bifurcatie, zonder andere soortvormingsvormen te testen die mogelijk beter rekening houden met de patronen die we in de natuur zien.

Onder de huidige bemonsteringsbeperkingen kan DNA alleen niet betrouwbaar soort- of geslachtsgrenzen in deze groep ondersteunen. Toch is beperkte DNA-plaatsing gebruikt om oudere, op morfologie gebaseerde classificaties omver te werpen, waardoor morfologie effectief uit het proces wordt gedrongen.

Een blijvende beperking in de *Pleurothallis*-systematiek is dat de bewijsbasis historisch beperkt is gebleven tot herbariummateriaal, protologen en illustraties, waarvan geen van deze inherent betrouwbare beschrijvingen van leefwijze of functie is. Een protoloog is slechts zo nauwkeurig als de observaties die erin zijn vastgelegd, en een illustratie is uiteindelijk een interpretatieve weergave die mogelijk niet weerspiegelt hoe de plant zich daadwerkelijk in het veld presenteert.

Waar protologen en illustraties vaak stoppen bij een statische beschrijving, leggen veldwaarnemingen houding, presentatie en functionele kenmerken vast zoals ze daadwerkelijk herhaaldelijk voorkomen in populaties. Gedurende een groot deel van de afgelopen eeuw zijn er echter simpelweg niet genoeg herhaalde veldwaarnemingen beschikbaar geweest bij honderden *Macrophyllae-Fasciculatae*-soorten om consistente morfologische kenmerken op een vergelijkende manier te evalueren.

Die beperking is veranderd. iNaturalist, een sociaal netwerk van natuuronderzoekers, burgerwetenschappers en biologen gebaseerd op de gedeelde interesse in het in kaart brengen van biodiversiteit, bevat nu miljoenen observaties van planten, dieren en schimmels van over de hele wereld. In plaats van te vertrouwen op één geperst exemplaar, één protoloog of een enkele plaat, kunnen we nu dezelfde genoemde soort herhaaldelijk gefotografeerd zien over hun verspreidingsgebied, seizoenen en microhabitats, vaak door veel onafhankelijke waarnemers. Die waarnemingen zijn gekoppeld aan data, locaties en hoogtes, en bevatten vaak fotoseries die de hele plant documenteren, niet slechts één enkele bloem.

Even belangrijk is dat iNaturalist een vergelijkend kader creëert dat traditionele collecties niet kunnen bieden: tientallen of honderden afbeeldingen van één soort, en duizenden binnen de groep, genomen onder natuurlijk licht, onder natuurlijke hoeken en in echt weer. Dat maakt het mogelijk om te beoordelen of een personage herhaalbaar, stabiel en geografisch gestructureerd is, of dat het echt labiele is. Het biedt wat voor deze groep ontbrak: een levend, veldgebaseerd bewijsmateriaal dat opnieuw kan worden bekeken naarmate de identificaties verbeteren en aanvullende observaties zich opstapelen.

Hier wordt een interpretatief model gepresenteerd van de evolutionaire geschiedenis van de *Pleurothallis*-sectie *Macrophyllae-Fasciculatae*. Deze studie is de eerste grootschalige analyse van een groep in subtribus *Pleurothallidinae*, voornamelijk gebaseerd op veldobservaties. In totaal werden 2.908 iNaturalist-observaties verzameld en beoordeeld, en ongeveer 6.936 bijbehorende foto's werden beoordeeld met nadruk op lippositie, liparchitectuur en scharnierfunctionaliteit. De resultaten hebben implicaties niet alleen voor de soorten binnen *Macrophyllae-Fasciculatae*, maar voor de subtribus als geheel.

II. Hyperdiversiteit door knopvorming van soortvorming

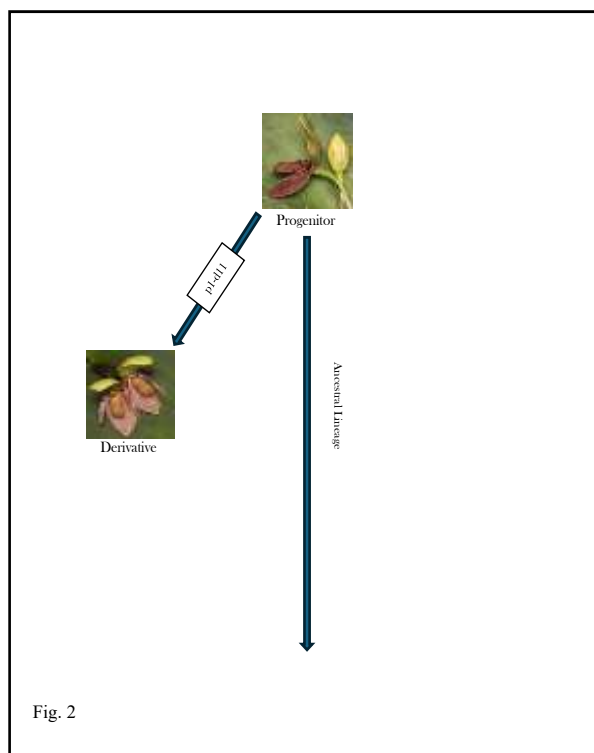
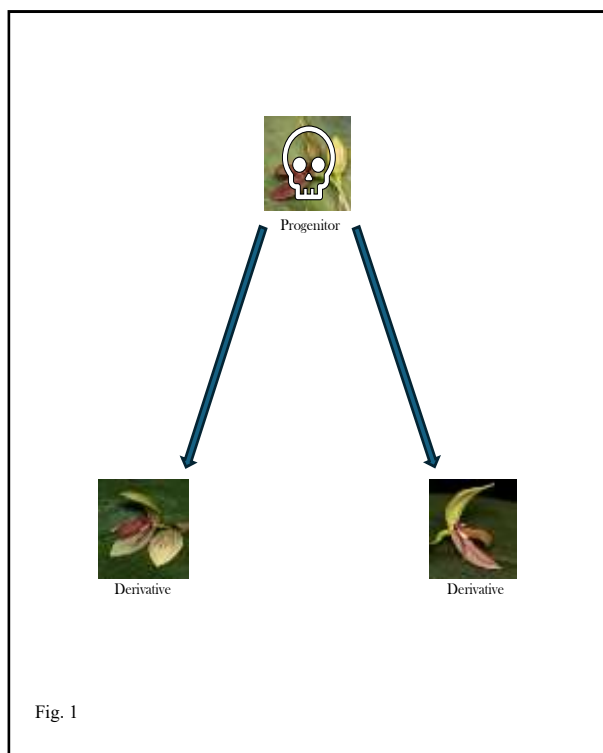
De soorten in sectie *Macrophyllae-Fasciculatae* worden over het algemeen beschreven met behulp van het morfologisch soortenconcept, dat soorten definieert door gedeelde, herhaalbare en onderscheidende morfologische kenmerken. De hyperdiverse morfologische kenmerken van de lip zijn de primaire diagnostische kenmerken die worden gebruikt om soorten binnen deze sectie te definiëren.

Lindley (1859) was de eerste die deze groep formeel erkende en *Macrophyllae-Fasciculatae* vaststelde als een infragenerieke "sectie". Luer (1986) zette Lindleys concept voort door *Macrophyllae-Fasciculatae* als een sectie binnen *Pleurothallis* (subgenus *Pleurothallis*) te behouden. Vervolgens herzag hij de interne structuur van de groep (1988) door de sectie op te splitsen in twee subsecties, *Macrophyllae-Fasciculatae* en *Cardiostolae*.

Tien jaar later veranderde Luer (1998) opnieuw de rang, waarbij *Macrophyllae-Fasciculatae* van sectie naar subsectie werden gereduceerd en onder *Acronia* section *Macrophyllae-Fasciculatae* werden geplaatst. In diezelfde behandeling stelde hij ook *Acronia* section *Abortivae* en series *Amphygiae* op.

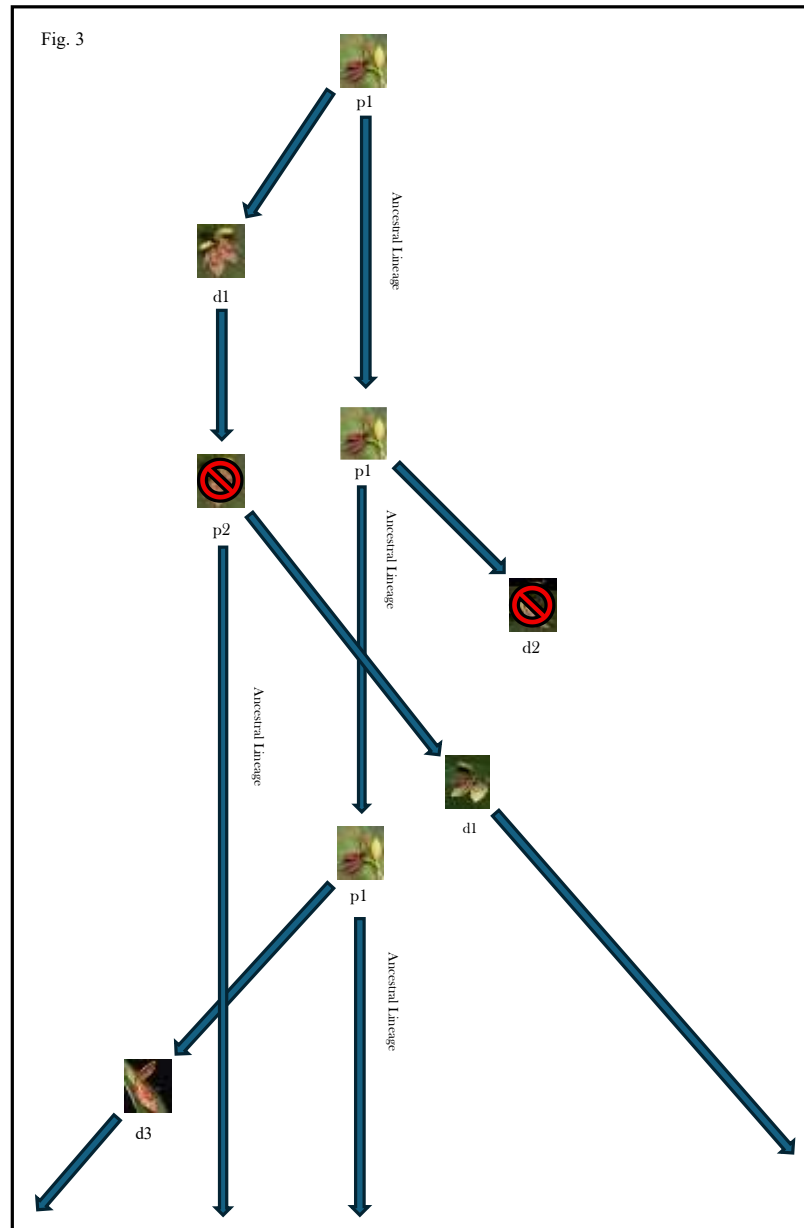
Subgenus *Acronia* werd afgescheiden van *Pleurothallis* en door Luer (2005) nieuw leven ingeblazen als het geslacht *Acronia* om subsectie *Acroniae* en subsectie *Macrophyllae-Fasciculatae* te verenigen. Latere fylogenetische studies door Pridgeon et al. (2001), en latere werken van Karremans et al. in de jaren 2010, formaliseerden de consolidatie van deze groepen terug in het geslacht *Pleurothallis*. Deze studies waren echter gebaseerd op uiterst beperkte steekproeven en hielden geen rekening met morfologie.

Luer publiceerde in 2002 een weerwoord op Pridgeons studies, waarin hij zowel de beperkte steekproef als het gebrek aan aandacht voor morfologie bekritiseerde. Toch was Luer zelf snel om discrete, herhaalbare morfologische structuur af te doen als triviale variatie. Als gevolg hiervan zijn veel verschillende soorten als ondersoorten behandeld, samengevoegd in onofficiële soortencomplexen, of ten onrechte gereduceerd tot synoniem.



(Fig. 1) In de meeste evolutionaire verhalen is soortvorming een duidelijke splitsing. Een voorouderlijke soort bereikt een keerpunt, vertakt zich vervolgens in twee nieuwe soorten, en de oorspronkelijke vorm verdwijnt. Dit is het klassieke bifurkerende model, soms omschreven als "voorouderlijke uitsterving", omdat wordt aangenomen dat de voorouder uitstervt zodra de nakomelingen zijn plaats innemen. Zowel Luers behandeling als de latere fylogenetische studies benaderden deze groep door die bekende bril, waarbij diversificatie werd behandeld als een reeks nette vertakkingspunten, zonder andere soortvormingsvormen te testen.

(Fig. 2) In de sectie *Macrophyllae-Fasciculatae* is het patroon echter duidelijk anders omdat deze soorten zijn geëvolueerd door knopvorming van soorten. Knoppende soortvorming vindt plaats door het creëren van voorloper-derivaat (p-d) paren. In plaats van uit te sterven, leeft een voorouderlijke lijn, de voorouder, naast de nieuw gevormde soort, de afgeleide.



(Fig. 3) Omdat de voorouderlijke soort niet uitsterft wanneer een nieuwe vorm verschijnt, kan deze in de loop van de tijd voortgaan met afknoppen en meerdere voorouder-afgeleide paren voortbrengen die naast elkaar bestaan. Op zijn beurt kan een afgeleide lijn zelf een nieuwe voorloper worden, die voortkomt uit zijn eigen afgeleiden. Het resultaat is geen nette reeks splitsingen, maar een gelaagd patroon van overlap dat een asymmetrisch voorouder-nakomeling-patroon creëert.

Een betrouwbare fylogenie zou bijna alle afstammelingen vereisen, zodat de ontknopende volgorde, oftewel welke vormen eerst verschenen en welke later, met vertrouwen kan worden afgeleid. Helaas is die bewijsbasis onherstelbaar uitgedund. Met slechts ongeveer 25% van de Noordelijke Andesbossen overgebleven, zijn veel lijnen waarschijnlijk vernietigd voordat ze ooit konden worden gedocumenteerd, laat staan gesequenced.

Die ontbrekende lijnen laten gaten achter in een al overlappend patroon. Wanneer bifurcatiemethoden worden toegepast, interpreteren ze de gaten als aparte oorsprongen, maken ze kunstmatige clades en blaast ze scheidingen op die er op geslachtsniveau uitzien op een boom, maar niet de ware structuur in de natuur weerspiegelen. Onder de huidige bemonsteringsbeperkingen kan DNA in deze groep geen betrouwbare ondersteuning bieden voor soort- of geslachtsgrenzen, omdat brede, representatieve bemonstering niet mogelijk is.



Naarmate een lijn zich afsplitst van zijn voorvader, behoudt deze meestal dezelfde basisbloemstructuur en divergereert vervolgens door kleine, stapsgewijze morfologische veranderingen. In de loop van de tijd produceert dat proces morfotypen die nog steeds op de oorspronkelijke voorouder kunnen lijken, zelfs als het geen nauw verwante zusterlijnen zijn.

Pleurothallis lijkt ongeveer 10 miljoen jaar geleden in diversificatie te zijn versneld en heeft zijn piek bereikt ongeveer 6 miljoen jaar geleden. Omdat dit zo recent in de evolutionaire tijd gebeurde, bestaan er vandaag de dag nog veel morfotypen, wat de hyperdiversiteit veroorzaakt die we nu zien.

Veel van deze morfotypen zijn in feite aparte soorten. Maar als je ze afzonderlijk bekijkt, worden de verschillen vaak als "variatie" afgedaan als subtiel. Zelfs als de verschillen vrij duidelijk zijn, worden ze nog steeds vaak geminimaliseerd als "vormen" of "ondersoorten."

De morfologische hyperdiversiteit die in sectie *Macrophyllae-Fasciculatae* wordt waargenomen, is geen willekeurige intraspecifieke variatie. Het is een zichtbaar, levend verslag van de evolutionaire geschiedenis. Deze morfotypen vertegenwoordigen elk een lijn die in een ander stadium van het evolutionaire proces is vastgelegd, zoals individuele frames in een time-lapse sequentie.

Omdat brede, representatieve DNA-bemonstering niet mogelijk is, moeten we vertrouwen op morfologie om evolutionaire relaties af te leiden. De ontdekking van een nieuwe soort binnen de sectie *Macrophyllae-Fasciculatae* met een uniek bestuivingsmechanisme zoals die van de Neotropische *Bulbophyllums* biedt een concreet functioneel referentiepunt voor het interpreteren van dit evolutionaire record.

Binnen *Macrophyllae-Fasciculatae* draait de evolutie om de lip. Hij begint rechtop, wordt dan suberect en gaat vervolgens in een prostaatpositie liggen. Vanaf daar gaat het patroon in dezelfde richting verder. De lip wordt gereduceerd, het scharnier wordt geleidelijk verwijderd, en in de meest extreme gevallen verkleint de lip tot rudimentaire elementen.

Een tweede thema komt naar voren in de nevelwouden, waar constante vochtigheid en zwaar weer zowel bloem als plant hervormen, en waar vegetatieve vorm en label-architectuur samenkomen als onderdeel van dezelfde reactie. Over herhaalde observaties blijven deze mechanische en houdingskaraktertoestanden stabiel en diagnostisch informatief, terwijl verschillen in grootte en kleur relatief labiel en secundair zijn.

III. *Pleurothallis tremens*, een relikte soort binnen de sectie *Macrophyllae-fasciculatae*



Orchideeën worden deels gedefinieerd door een bloem die is gebouwd volgens een eenvoudig plan: drie kelkbladen en drie bloemblaadjes. Tijdens de bloeiontwikkeling veranderen eiwitcomplexen het middelste bloemblad in iets totaal anders, het labellum of lip.

Bij de meeste orchideeën is de lip groot en kan deze worden verdeeld in drie gelijke gebieden: de hypochile aan de basis, de mesochile in het midden en de epichile aan de top (links). In *Macrophyllae-Fasciculatae* is het verhaal echter opvallend anders. Bij bijna 97% van de soorten is de lip in een staat van degradatie, en bijna 5% heeft lippen die bijna of volledig rudimentair zijn (rechts).



Pleurothallis tremens is wat sommigen een "ontbrekende schakel" zouden noemen. Deze term is echter misleidend omdat het impliceert dat deze ene soort alle mysteries van evolutie oplost. Meer recentelijk zou de term "levend fossiel" waarschijnlijk worden toegepast, maar deze term is ook misleidend omdat de ontdekking van deze soort informatie oplevert die niet uit een fossiel kan worden geïnterpreteerd.



Er zijn ongeveer 60 soorten neotropische *Bulbophyllum*s. De species in sectie *Napellii* hebben grote, bolle lippen die met elkaar verbonden zijn door een scharnier (A). Deze soorten produceren nectar aan de basis van de lip om de bestuiver langer op de lip te houden, waardoor de kans op bestuiving toeneemt.



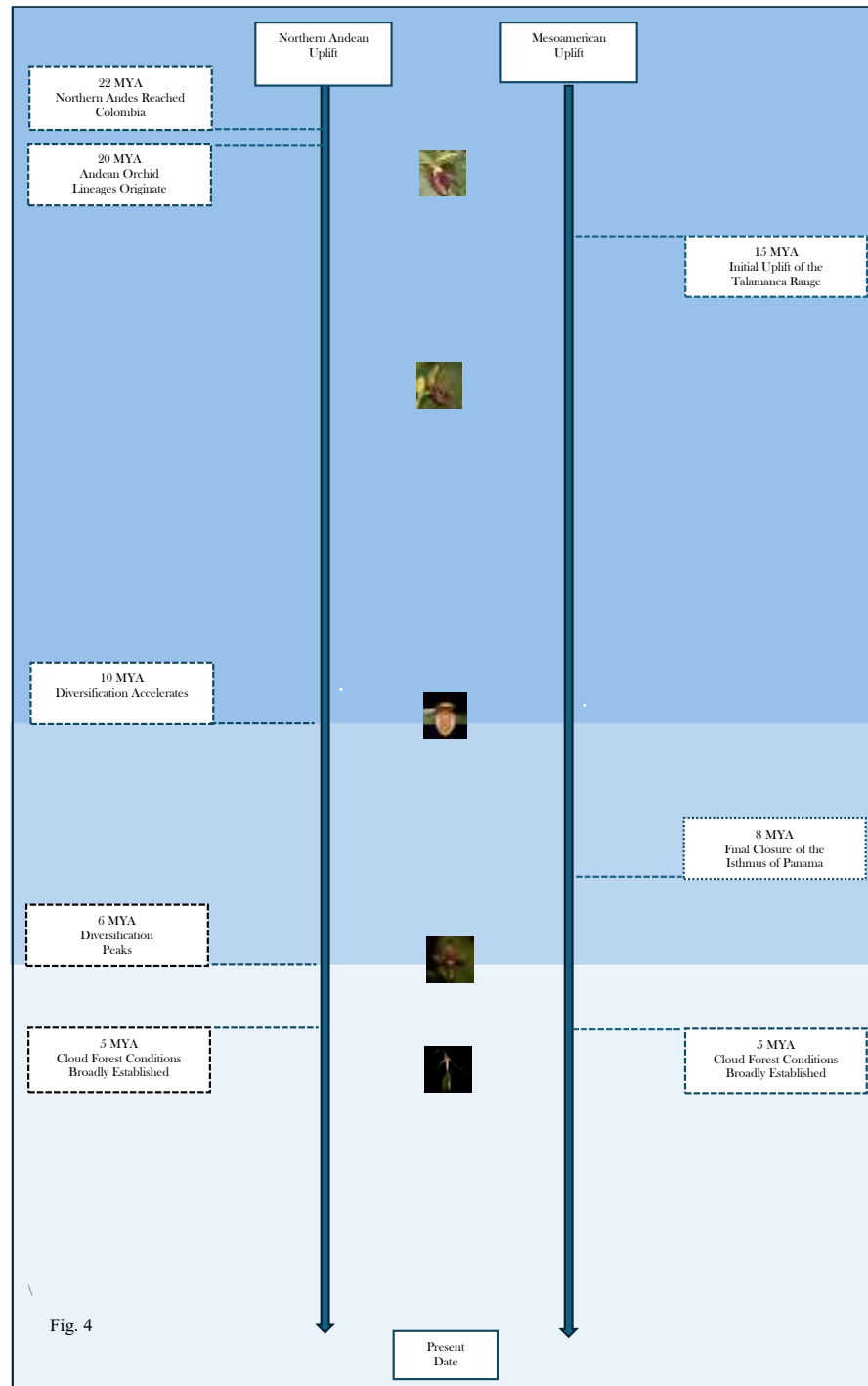
Pleurothallis tremens is een van de veertien soorten in de sectie *Macrophyllae-Fasciculatae* die nog steeds een grote, rechtopstaande of subrechte, bolvormige lip behouden, die op zijn plaats wordt gehouden door een echte scharnier (B). Bij *P. tremens* wordt nectar geproduceerd in het glenium aan de basis van de lip, een kleine beloning die waarschijnlijk een bezoeker lang genoeg op de rand houdt zodat er bestuiving kan plaatsvinden (C).

Qua vorm en functie weerspiegelen deze bloemen de laagland-achtige *Bulbophyllum*-achtige conditie, en ze vertegenwoordigen het meest plausibel voorouderlijke eigenschappen die zijn behouden door bestuivers die gedeeld zijn met de neotropische *Bulbophyllum*s. Om die reden worden deze veertien soorten hier behandeld als de bulbophylliforme leden van *Macrophyllae-Fasciculatae*.

Bulbophyllum wordt beschouwd als het meest succesvolle geslacht binnen de *Orchidaceae*. Toch zijn er in de noordelijke Andes slechts zes neotropische *Bulbophyllum*-soorten geregistreerd. In hetzelfde landschap is de *Pleurothallis*-sectie *Macrophyllae-Fasciculatae* ongeveer 57 tegen 1 in aantal. Als de bloemen op het eerste gezicht zo op elkaar lijken, wordt de vraag onvermijdelijk: wat maakte *Macrophyllae-Fasciculatae* hier zoveel succesvoller?

Ten eerste, toen bulbophylliforme soorten uit laaglandbossen trokken en een hooglandbarrière belandden waarvoor ze niet gebouwd waren; vervolgens, naarmate de noordelijke Andes-opheffing intensiverde en nieuwe bergsystemen in het noorden in Meso-Amerika oprezen, wat de blootstelling en selectie vanuit twee richtingen versterkte; en tenslotte toen nevelwoudcondities wijdverspreid werden over de Andes en Midden-Amerika.

Uit die lange reeks van druk en respons kwam een buitengewoon resultaat: een van de meest morfologisch hyperdiverse assemblages in de *Orchidaceae*.



IV. Snelle soortvorming (vroege fase): Overgang van laagland naar hoogland



Bij het bereiken van de Andes begonnen bulbofylliforme soorten op verschillende manieren één probleem op te lossen, door de beweging van het scharnier dat de lip met de kolomvoet verbindt te beperken.

(A) Bij soorten met rechtopstaande lippen heeft het scharnier nog steeds volledige bewegingsvrijheid, maar is het ineens vernauwd. De lip zakt niet gemakkelijk en vereist nu meer gewicht voordat hij kan bewegen.

(B) Na verloop van tijd zakte de lip terug naar een suberechte positie, wat de beweging van het scharnier verder beperkt door de ruimte tussen de lip en de synsepal te versmallen. Zodra de lip onder een hoek van 45 graden zat, ontwikkelden sommige soorten een scherpe top (1) en anderen vouwden de randen van de apicale lip onder (2) om een crusulum, of "klein beentje", te vormen. Beide werken als een deurstop om de kloof nog verder te verkleinen.

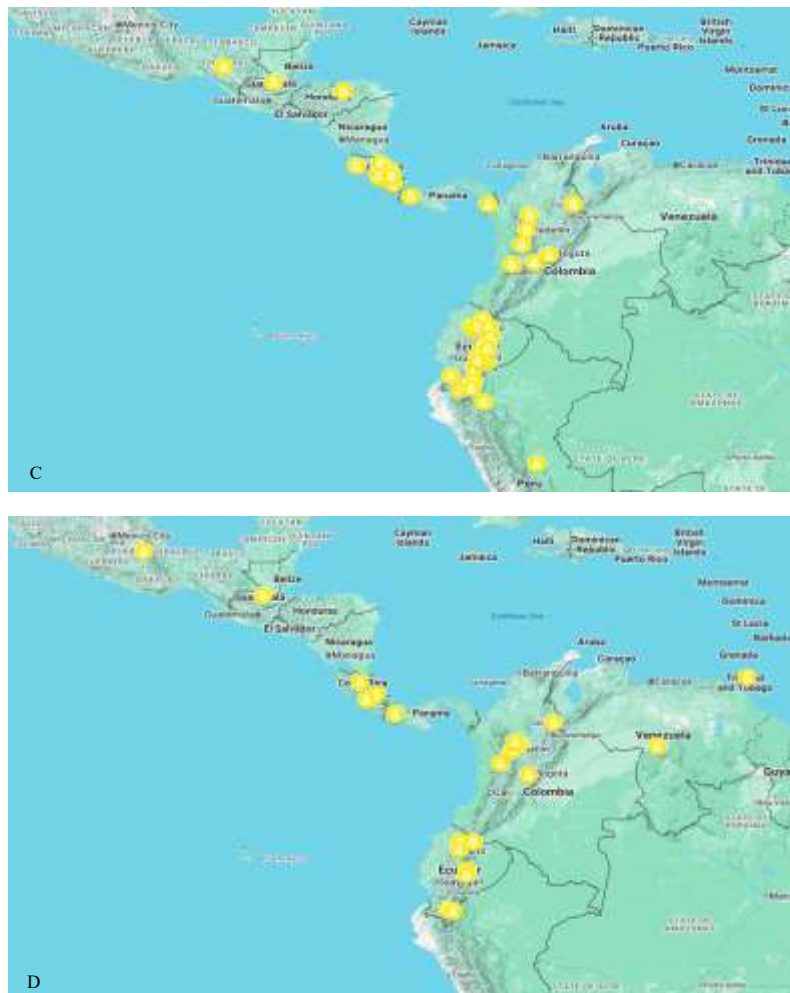
(C) Uiteindelijk drukte de lip volledig tegen de synsepal. Op dat moment was het scharnier effectief geneutraliseerd omdat er geen ruimte meer was voor de lip om te bewegen. Deze werden de bivalviforme soorten die tegenwoordig zo vaak worden gezien.

(D) Door de lip stevig tegen het synsepal te houden en scharnierbeweging te elimineren, overwonnen deze soorten de beperkingen van het bulbofylliforme bestuivingsmechanisme. De bestuiving kon betrouwbaar blijven ondanks sterkere, meer variabele winden buiten de oostelijke hellingen, wat waarschijnlijk een versnelling van diversificatie veroorzaakte doordat bivalviforme soorten zich konden uitbreiden naar de westkant van de Noordelijke Andes.

V. Snelle soortvorming (middenfase): Intensivering van bergopheffing



Nadat bivalviforme soorten zich verspreidden naar de westkant van de Noordelijke Andes, kwamen ze in een landschap dat nog steeds werd opgetild, gebroken en hervormd door voortdurende opheffing. Zelfs met al geneutraliseerde scharnierbeweging, gaven deze blootgestelde hellingen de voorkeur aan bloemen die een bestuiver stabiel konden houden onder turbulentie.



In de loop van de tijd volgt de lip een duidelijke, directionele sequentie, waarbij deze verschuift van convex naar vlak (A), en vervolgens naar een holle vorm (B). Met het scharnier dat door deze houding steeds meer wordt gestabiliseerd, wordt de bloem mechanisch stabiel, en die stabiliteit opent de deur voor uitzetting. Planaire vormen (C) dringen door naar Zuid-Mexico, terwijl de holle vormen nog verder reiken, tot zo ver noordelijk als het huidige Mexico-Stad en zich uitstrekken tot in de Caribische eilanden (D).



Niet alle bivalviforme soorten kwamen tot dezelfde oplossing of kwamen er op hetzelfde moment aan. Toen bulbophylliforme soorten voor het eerst de Andes ontmoetten, verspreidden ze zich langs de oostelijke helling en reikten uiteindelijk noordwaarts tot West-Venezuela. De bergen zelf stegen in pulsen omhoog, en naarmate wind en weer toenamen, gaf natuurlijke selectie de voorkeur aan snellere, betrouwbaardere manieren om de rand te stabiliseren.

Bij sommige soorten bogen de bloemblaadjes omhoog tegen de zwaartekracht in en hielpen ze de rand op zijn plaats te houden terwijl de rand geleidelijk kleiner werd (A & B). Bij andere veranderde de lip zelf van vorm. De randen vouwden zich tot een strakke buis, en aan de basis vormden die revoluerranden een wig die beperkte hoe ver het schamier kon bewegen. Bij sommige soorten versterkten de bloemblaadjes het mechanisme door strak rond de basis van de lip te krullen, waardoor een tweede wig ontstond die de eerste op zijn plaats vergrendelt (C). In de loop van de tijd werden die bloemblaadjes waarschijnlijk de grote, bole structuren die bij soorten zoals *Pleurothallis gargantua* (D) voorkomen.



Bij de bulbophylliforme soort, *P. mastodon* (E), wiegen de bloemblaadjes de lip bijna alsof ze bidden. Zijn bivalviforme afstammeling, *P. dubbeldamii* (F), besloot de lip los te laten en deze op het synsepale te laten zakken.



Bij andere bulbophylliforme soorten (A) ligt de bloem plat tegen het blad, terwijl de lip loodrecht op de grond staat tegen de zwaartekracht. De randen van het blad vouwen naar beneden bij de top en ook aan de basis waar ze als een wig fungeren, waardoor het scharnier wordt geneutraliseerd terwijl de lip in de loop van de tijd verder krimpt, en uiteindelijk evolueert tot soorten zoals *Pleurothallis deflexa* (B), *P. ascera* (C) en *P. tonduzii* (D).



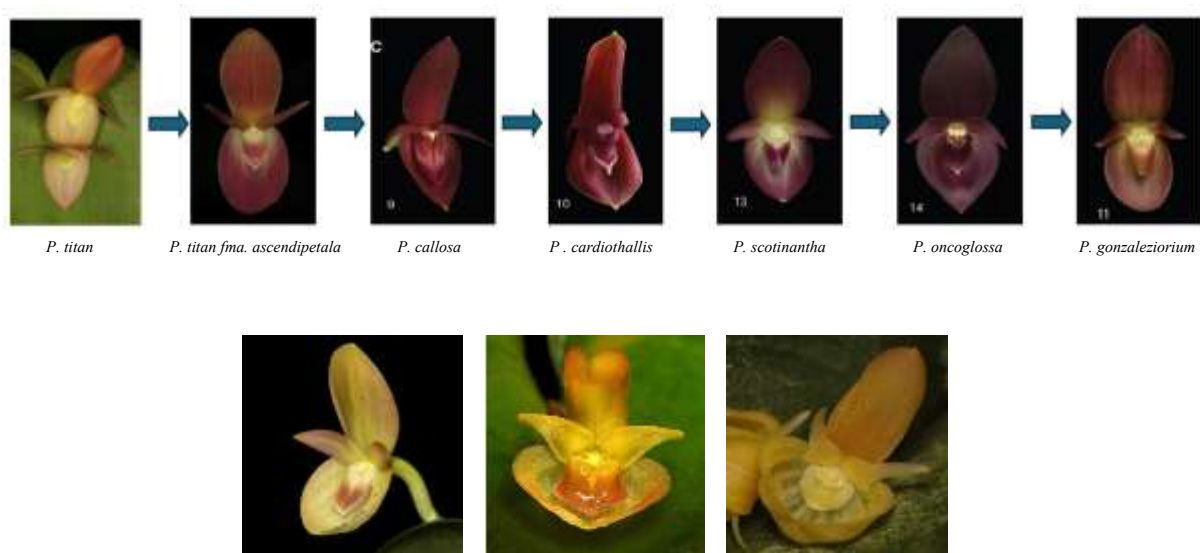
As the Northern Andes continued their climb toward modern elevations, the mountains of Mesoamerica were also rising to the north. That meant pressure arriving from two directions. Uplift in the south and east reshaped wind, moisture, and exposure, while new highlands in Central America altered the climate and the pathways by which populations could spread.



The shift from an erect to a prostrate lip position occurs incrementally across generations, until the lip consistently presses against the synsepal and the hinge becomes functionally neutralized. Cardiostoliform species appear to have diverged by taking a faster, two-pronged approach through resupination. Resupination lets the plant reposition the lip relative to gravity without reinventing the whole flower.

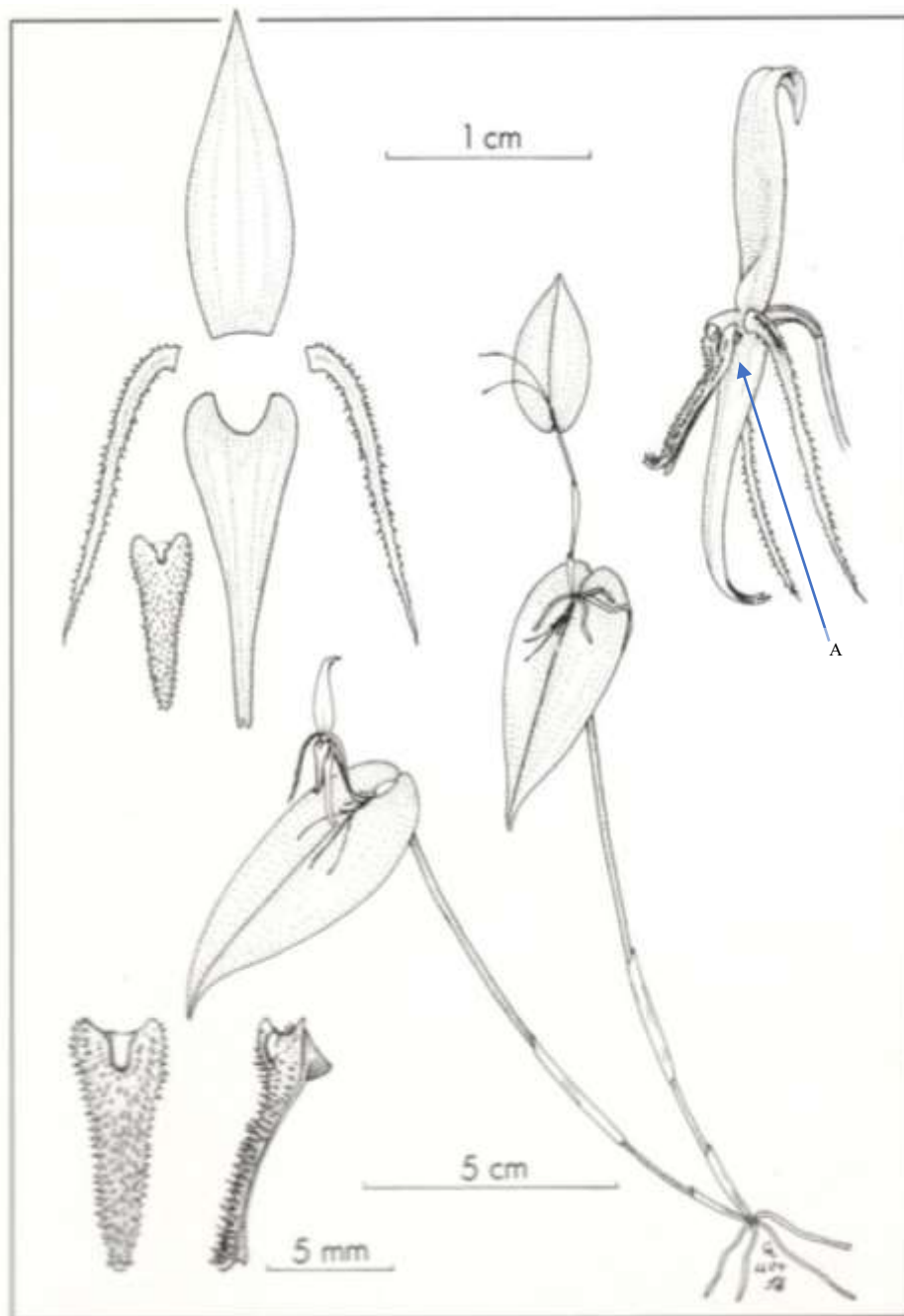
Instead of reshaping the lip first, the flower can change its function simply by twisting as it develops. A torsion in the bud, guided by gravitropic control, reorients the lip relative to gravity. Once the lip is repositioned, hinge action can be neutralized by posture alone, even before the lip is structurally reduced.

In these species, the bud rotates 180-degrees during floral development and then the pedicle constricts as the bud matures. When the flower finally opens, that constriction holds the lip pointing upward against the pull of gravity, as the lip shrinks over time.



Aan het einde van de middenfase van diversificatie hadden alle soorten in *Macrophyllae-Fasciculatae* lippen ontwikkeld die stevig tegen de synsepal drukten en het scharnier volledig neutraliseerden. De wind vormde geen bedreiging meer en de diversificatie bereikte zijn hoogtepunt. Het patroon verschuift van het hervormen van de lip naar het krimpen ervan.

In de *Pleurothallis-titangroep* wordt de grote, holle lip van de voorloper (*P. titan*) gevolgd door afgeleiden met geleidelijk gereduceerde lippen, die culmineren in *P. gonzaleziorum*, die alleen de hypochile behoudt. Deze groep omvat ook soorten als *P. calceolaris* en *P. cyanea*, die beide zijn geëvolueerd uit een morfotype met een diep holle sysepal

VI. Snelle soortvorming (late fase): Aankomst van nevelwoudcondities

Pleurothallis killipii, met zijn grote bloemen bovenop een rechtopstaande pedicel, is altijd een uitzondering geweest binnen *Macrophyllae-Fasciculatae*. Dat is echter niet het enige wat het bijzonder maakt.

Bij bivalviforme soorten zakte de lip langzaam van erect naar suberect totdat deze uiteindelijk tegen het synsepale nestelde en het scharnier neutraliseerde. Cardiostoliforme soorten gebruikten resupinatie om het scharnier te neutraliseren terwijl de lip na verloop van tijd kromp.

P. killipii lijkt een nog snellere route te hebben genomen. In plaats van "te vallen" in plaats te vallen, lijkt de lip vanaf de basis naar beneden in de synsepal te smelten, alsof een rits dicht gaat. Het eerste contact wordt gemaakt aan de basis (A), waar het scharnier normaal zou draaien.



Zodra de basis in positie is gedrukt, is het scharnier volledig geneutraliseerd. De lip wordt verankerd en vervolgens geleidelijk meer volledig geplaatst, totdat hij stevig tegen de synsepal ligt.

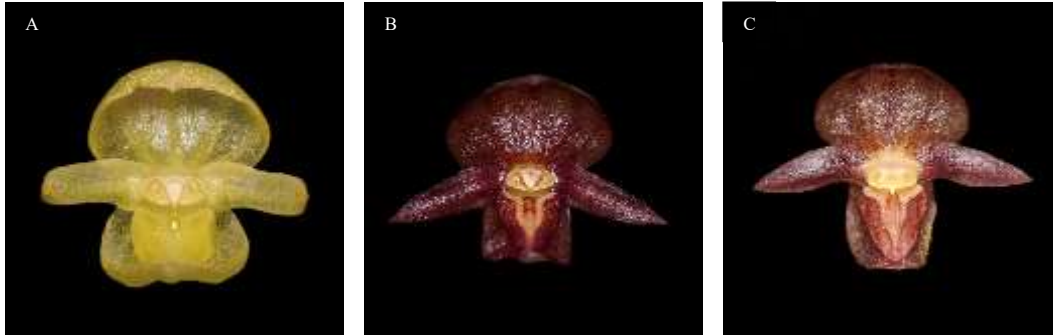


Zodra de lip volledig tegen het synsepal drukte, bleef deze degenereren en tegelijkertijd begon de pedicel te verlengen.

Naarmate nevelbossen wijdverspreider werden in zowel de Noordelijke Andes als Meso-Amerika, nam er een nieuwe druk over. Water. In deze bossen blijven planten voortdurend nat door mist, motregen en wolkendruppels, niet alleen door regenbuien.



Bij *Pleurothallis killipii* leest de verschuiving naar de amfygiïforme toestand als een directe reactie op die natte wereld. De eens rechtopstaande pedicel wordt gebogen en de bloem buigt naar beneden. De hangbloem wordt een dak dat bestuivers beschutte ruimte geeft, beschermd tegen afstroming en spetteren, en houdt de voortplantingsdelen functioneel wanneer alles daarbuiten druipnat is.



Een diep holle synsepal kan snel veranderen in een klein reservoir. Als reactie daarop begonnen cardiostoliforme soorten de bloem te openen, waardoor de architectuur werd platgedrukt zodat regen en wolkendruppels niet kunnen blijven hangen.

Je kunt de volgorde zien in de *Pleurothallis sphaerantha*-groep. Bij *P. sphaerantha* heeft de omslagbloem nog steeds diepe, holle kelkbladen (A). Bij *P. pseudosphaerantha* wordt de dorsale kelkplaat oppervlakkig hol en de synsepal reflexen, waardoor de lip blootgesteld wordt en ook water wordt afgestoten voordat deze zich kan ophopen (B). In een onbeschreven *P. pseudosphaerantha*-morfotype zet de trend zich voort. Het dorsale kelkblad nadert bijna een bolvormige vorm, en de bloemblaadjes en synsepal beginnen het vlakke, meer open uiterlijk te weerspiegelen dat bij soorten verwant zijn aan *P. lilijae*.



Tegelijkertijd verandert het beloningssysteem. Veel bestuivers zijn geen gracieuze zweefdieren. Ze kruipen en onderzoeken. De glenion vergroot en maakt plaats voor een brede, met nectar gevulde labellare sulcus, een aanpassing die de bestuiver waarschijnlijk langer op zijn plaats houdt en de kans vergroot dat een bezoek eindigt in bestuiving.



Daarnaast wordt het blad architectuur. Bij *Pleurothallis andreaskayi* leunt (A) de ramicaul naar voren, vormt het blad een ondiepe holte en kijkt de bloem naar de grond, verscholen onder zijn eigen bladerdak. Bij soorten als *P. equipedites* (B) werden de bladeren hanger, en een bloem die dicht tegen het oppervlak wordt gehouden, voert water schoon af in plaats van het in de rand te laten ophopen. Bij *P. dilemma* (C) draaien de boogvormige ramicauls de bloem weer naar beneden. Naarmate de bladeren kleiner worden, krijgen ze tegelijk twee voordelen: ze houden vocht vast in koudere omstandigheden, bieden minder weerstand tegen de wind, waardoor de plant minder beweegt en de bloem stabiel blijft als het regenachtige weer nadert.



Cardiostoliforme soorten evolueerden drie extra soorten resupinatie. In één patroon maakt de knop tijdens de ontwikkeling een volledige 360-graden rotatie en eindigt precies waar hij begon (A). Functioneel is dat detail belangrijk, omdat het helpt voorkomen dat water zich in de rand ophoopt.

Bij andere soorten trekt de bloem zich samen en trekt de zich ontwikkelende bloem naar voren (B). In een andere draait de knop 180 graden, strekt de pedicel zich uit, en vervolgens draait de knop nog eens 180 graden zodat de bloem naar achteren kijkt (C). Het effect is elke keer hetzelfde: de lip wordt onder de bloem geplaatst, waardoor er een beschutte ruimte voor de bestuiver ontstaat en de impact van aanhoudend vocht wordt verminderd.



Sommige bivalviforme soorten lijken te lenen van hun amfygiiforme verwanten. Naarmate de bloem langer wordt (boven), valt de bloem over de rand van het blad en hangt naar beneden (onder). De hangende bloem kijkt naar de grond en wordt een beschutte plek waar bestuivers kunnen landen en zich kunnen voeden tegen de ergste wind en regen.



Resupinatie verschijnt opnieuw bij sommige bivalviforme soorten. Het kleine glenion maakt plaats voor een bredere, met nectar gevulde labelvormige sulcus, en de knop draait een volledige cirkel, eindigend waar hij begon, een eenvoudige beweging die helpt om water niet op de rand te laten hangen.



Andere bivalviforme soorten ontwikkelden kruisvormige bloemen die plat tegen het blad liggen, met de lip strak tegen het synsepal gedrukt en een afgevlakte, vereenvoudigde kolom. Wanneer de kolom vlak ligt en blootgestelde holtes zijn verkleind, is er minder kans dat druppels op de voortplantingsdelen blijven liggen en de polliniaoverdracht verstoren.



Bij ongeveer 5% van de *Macrophyllae-Fasciculatae*-soorten bereikt diversificatie haar meest extreme eindpunt in de strijd met water. De rand, ooit een gigantisch landingsplatform, blijft krimpen tot hij nauwelijks nog aanwezig is.

Bij sommige cardiostoliforme soorten (A & B) stijgen de basale lobben (l) omhoog naarmate de lip afneemt, flankeren de kolom en buigen naar binnen, waarna ze uiteindelijk om de kolom wikkelen totdat de lip is gereduceerd tot een rest. Bij sommige bivalviforme soorten (C) krimpt de lip, degenereert het scharnier en versmelt de structuur uiteindelijk met de kolomvoet. Ten slotte wordt bij sommige amfygiiforme soorten de laatste stap gezet. De lip is volledig verwijderd.

VII. Ondersoorten



Een ondersoort, in de gebruikelijke zin, is een regionale uitdrukking, een populatie die zich onderscheidt door geografie en gevormd door isolatie. Dat is niet wat het levende verslag hier laat zien.

Dit zijn geen zeldzame randvormen die achter een barrière zijn verstopt. In verschillende gevallen is de "ondersoort" het gemeenschappelijke gezicht van de plant, en het is ook de vorm die het vaakst in het veld wordt gedocumenteerd, onder andere op iNaturalist. Het duidelijkste, barrière-gebonden patroon behoort tot de voorouderlijke bulbophylliforme groep, de enige set die voorspelbaar geografisch beperkt blijft. In *Macrophyllae-Fasciculatae* beschrijft "ondersoort" niet wat er daadwerkelijk in de natuur gebeurt.

In het *Pleurothallis microcardia-complex* behandelt Luer *P. microcardia* als een frequente, wijdverspreide Andes-entiteit met een brede morfologische grens, en houdt vervolgens verschillende geografisch gepatroneerde uitersten binnen datzelfde concept als ondersoorten of "loutere variaties." Hij benadrukt dat het kernplan van de bloem herkenbaar blijft, zelfs wanneer de vorm van het blad verandert en de verhoudingen en plaatsing van de bloem veranderen. Hij wijst ook op uitsonderlijke uitdrukkingen die er verschillend uitzien, waaronder vormen met draadachtige bloemblaadjes waarvan de uiteinden om de bladranden krullen, bloemen die hoger op het bladoppervlak staan in plaats van gecentreerd aan de basis, en dorsale kelkbladen die uitzonderlijk lang worden.

Onder een strikt bifurcerende lens wordt die combinatie, een persistent "gemeenschappelijk centrum" plus meerdere lokale extremen die nog steeds overlappen met, of "naderen", de kern behandeld als een overwoekerde wolk van variatie binnen één soort. Binnen het hier voorgestelde kader leest het anders.

Het lijkt op gelaagde lijnen, een langlevende voorloper verspreid over een breed bereik, met lokale afgeleiden die herhaaldelijk verschijnen terwijl het steeds hetzelfde basisbloemige thema behouden blijft. Luers beslissing om deze afgeleiden als ondersoorten of extremen te plaatsen is geen bewijs dat de groep slechts "zeer variabel" is. Het is bewijs dat meerdere lijnen worden samengeperst tot één enkel, te breed *microcardiaconcept*.

Dezelfde spanning komt voor in *Pleurothallis cordata* sensu lato. Luer erkent dat meerdere herkenbare entiteiten door elkaar worden gemixt, en hij behandelt ze als ondersoorten omdat tussenliggende bloemen niet ongewoon zijn. In de hier gebruikte interpretatie is die mix niet slechts een classificatorisch ongemak. Het is wat je verwacht wanneer een persistent voorouderlijk vorm blijft bestaan naast nauwe afgeleide vormen, die qua architectuur genoeg lijken om als "variates" te worden afgedaan, zelfs als ze verschillende lijnen vertegenwoordigen.

Om die reden past de ondersoort slecht bij wat Luer beschrijft. Een ondersoortlabel impliceert doorgaans dat één soort op verschillende plaatsen anders wordt uitgedrukt, met een geografische gradiënt en zonder stabiele functionele scheiding. Het patroon hier is niet dat één enkele soort soepel over een landschap verloopt.

Het is een verzameling samenhangende lijnen die onder één naam zijn gegroepeerd omdat het algemene bloemplan bekend is en tussenliggende lijnen bestaan. In dit kader dwingen intermediären geen interpretatie van ondersoorten af. Ze worden verwacht wanneer een persistent voorloper herhaaldelijk afgeleiden produceert die hetzelfde thema behouden, terwijl ze divergeren in een klein aantal mechanisch betekenisvolle karakters.

Soorten die tot ondersoorten worden gedegradeerd, en later tot synoniem, zijn geen "mindere namen." In veel gevallen vertegenwoordigen ze geldige, onderscheidende soorten die herhaaldelijk verkeerd zijn geïdentificeerd, op één hoop zijn gegooid of geminimaliseerd door een te breed soortconcept.

VIII. Hybridisatie

Natuurlijke hybridisatie wordt al lange tijd vermoed tussen soorten in de sectie *Macrophyllae-Fasciculatae*. Kruising tussen twee verschillende soorten kan hybride nakomelingen opleveren en in sommige gevallen hybride soorten. Hybridisatie wordt vaak voorgesteld als een mechanisme dat de productie van nauw verwante derivaten door knopvorming kan begeleiden of zelfs versnellen. In een groep die zo divers is, kunnen deze evolutionaire processen echter vervagen tot hetzelfde zichtbare resultaat.

Hier wordt DNA vaak als oplossing opgewekt. Zonder brede bemonstering, inclusief de tussenvormen die het ene morfotype met het andere verbinden, kan DNA soms vertellen dat iets gemengd is, maar het kan niet betrouwbaar de volledige geschiedenis reconstrueren die het mengsel heeft voortgebracht, of het hybride signaal scheiden van de gelaagde overlap die door knopvorming ontstaat.



In april 2016 werd een afwijkende vorm van *Pleurothallis sphaerantha* op Flickr gedocumenteerd door Andreas Kay. Gezien het patroon dat elders in deze groep te zien is, is het zeer waarschijnlijk dat de gefotografeerde plant niet simpelweg een vreemde "variant" was, maar een natuurlijke hybride.



De foto's van deze vermoedelijke hybride werden onderzocht om te zien of het een ongebruikelijke vorm van *Pleurothallis sphaerantha* kon zijn. Maar toen de bloem nauwkeurig werd bestudeerd, veranderde het verhaal. De bloemstructuur kwam helemaal niet overeen met *P. sphaerantha*, en de verschillen waren niet gering, ze waren fundamenteel.



Alle tekenen wijzen erop dat deze plant een natuurlijke hybride is tussen *Pleurothallis pseudosphaerantha* en een tweede soort die nauw verwant is aan *Pleurothallis erythrium*. Die interpretatie is geworteld in de veldcontext, omdat beide kandidaatouders zich in hetzelfde gebied bevinden waar de veronderstelde hybride is gefotografeerd. De plant zelf vertelt ook het verhaal, met een mix van kenmerken in zowel bloem als vegetatieve gewoonte die netjes tussen beide in vallen.



Een exemplaar in de Atlanta Botanical Garden lijkt niet op een beschreven soort in *Macrophyllae-Fasciculatae* en past niet in een van de morfotypen die elders in deze studie worden gezien. In plaats daarvan draagt het een gemengde set personages die nooit samenhangen in een samenhangend patroon.

De plant bleek een spontane hybride te zijn die was gevonden op de locatie van een orchideeënkwekerij in Ecuador. Kort na die bevestiging werd het beschreven als *Pleurothallis marioportillae*. Het is jammer dat hybride materiaal als een aparte soort werd behandeld, maar op een vreemde manier biedt het iets nuttigs: een levend referentiepunt voor hoe hybridisatie eruitziet in deze groep wanneer het op heterdaad wordt betrapt.

Een morfotype herhaalt zich, eenmaal vastgesteld. Het heeft een interne consistentie. Over meerdere fabrieken en geografische grenzen verschijnt hetzelfde karakterpakket keer op keer, vooral in de rand, waar de diagnostische architectuur geconcentreerd is.

Wanneer een exemplaar niet gemakkelijk in een van de morfotypen valt, is de eenvoudigste en meest logische verklaring dat het het product is van hybridisatie. Het blijft een hypothese, maar het is een nuttige optie, vooral in kwekerijen waar veel nauw verwante soorten dicht bij elkaar bloeien en natuurlijke populaties in de buurt kunnen voorkomen.

Wat opvalt is hoe zelden dit verandert in per ongeluk zaad die onder ex situ teelt wordt gezet. Gedurende een interval van vijftien jaar in afgesloten groeiomstandigheden, waar schimmelmuggen vaak op bloeiende planten voorkomen, vormde zich slechts één capsule spontaan. Hetzelfde patroon wordt herhaald in de instelling van de zorg. In de Atlanta Botanical Garden worden capsules verwijderd, tenzij ze het gevolg zijn van handbestuiving, maar spontane capsulevorming wordt als zeldzaam beschreven en verwijderingen zijn zelden nodig.

Het zou gemakkelijk zijn aan te nemen dat sommige soorten in *Macrophyllae-Fasciculatae* cryptisch zijn. Cryptische soorten zijn aparte soorten die moeilijk of onmogelijk te onderscheiden zijn op basis van morfologie alleen en vaak worden onthuld door moleculair onderzoek. In een systeem dat gevormd is door knopende soortvorming betekent een genetische splitsing echter niet automatisch twee soorten, en een gebrek aan genetische scheiding betekent niet automatisch één soort, vooral wanneer lijnen overlappen, blijven bestaan en herhaaldelijk knopen.

Veel soorten in *Macrophyllae-Fasciculatae*, en in *Pleurothallidinae* in bredere zin, lijken zich voornamelijk voort te planten door uitkruising. In praktische termen hangt succesvolle capsuleset vaak af van pollen van een ander, niet-verwante persoon.

Daarnaast lijkt het erop dat veel soorten in *Macrophyllae-Fasciculatae* op selectiviteit vertrouwen om hybridisatie te voorkomen. Timing, geur en het precieze moment waarop een beloning wordt aangeboden kunnen als een poort werken, waardoor de juiste bezoeker wordt aangetrokken, terwijl naburige bloemen, soms slechts enkele centimeters van elkaar verwijderd, effectief worden genegeerd.



Nectar is niet zomaar een beloning. Het kan een retentiemechanisme zijn, waarbij het insect lang genoeg op de lip blijft voor pollenoverdracht onder veranderende omgevingsbeperkingen. Sommige soorten in *Macrophyllae-Fasciculatae* hebben lippen met een nectar-afscheidend epitheel, een kenmerk dat ook voorkomt bij Neotropische *Bulbophyllums*. Sommige soorten beginnen nectar te produceren zodra de bloem opengaat.



Scan, tik of klik op de QR-code om een bestuiver te zien op de soort op de afbeelding hierboven.



Pleurothallis perfusa produceert echter pas op de derde dag van de anthesie een significante hoeveelheid nectar, terwijl de bloem slechts ongeveer vijf dagen levensvatbaar blijft, wat suggereert dat de beloningspresentatie kan worden uitgesteld en strak getimed.



Detecteerbare geur is ongebruikelijk in dit gedeelte, maar ten minste één onbeschreven Colombiaanse soort die bij teelt wordt waargenomen, produceert een lichte rozengeur. Geur kan vooral belangrijk zijn als het doel is om een heel specifiek soort kleine vlieg te rekruteren.

Sommige orchideeën, zoals *Dracula*, staan erom bekend schimmelbezoekende vliegen te lokken door paddenstoelsignalen, waaronder geur, na te bootsen. Als vergelijkbare geurtargeting hier voorkomt, zou dat helpen verklaren waarom vergelijkbare bloemen voortplantbaar gescheiden kunnen blijven, zelfs als ze naast elkaar groeien.

Er kunnen natuurlijke hybriden in deze sectie voorkomen. Er kunnen ook cryptische soorten zijn. Het probleem is niet of die dingen kunnen gebeuren. Het probleem is wat het bewijs daadwerkelijk kan oplossen.

Bij *Macrophyllae-Fasciculatae* is de structuur overlappende continuïteit tussen voorouder en afstammeling, niet een duidelijke reeks splitsingen. Met een groot deel van het Noordelijke Andesbos verdwenen, gingen veel van de intermediaire vormen die de ene populatie met de andere zouden verbinden waarschijnlijk verloren voordat ze ooit konden worden verzameld of gesequenced. Onder die beperkingen kan DNA hybride signalen niet betrouwbaar scheiden uit gedeelde afkomst, en kan het cryptische soorten niet betrouwbaar onderscheiden van onvolledige bemonstering.

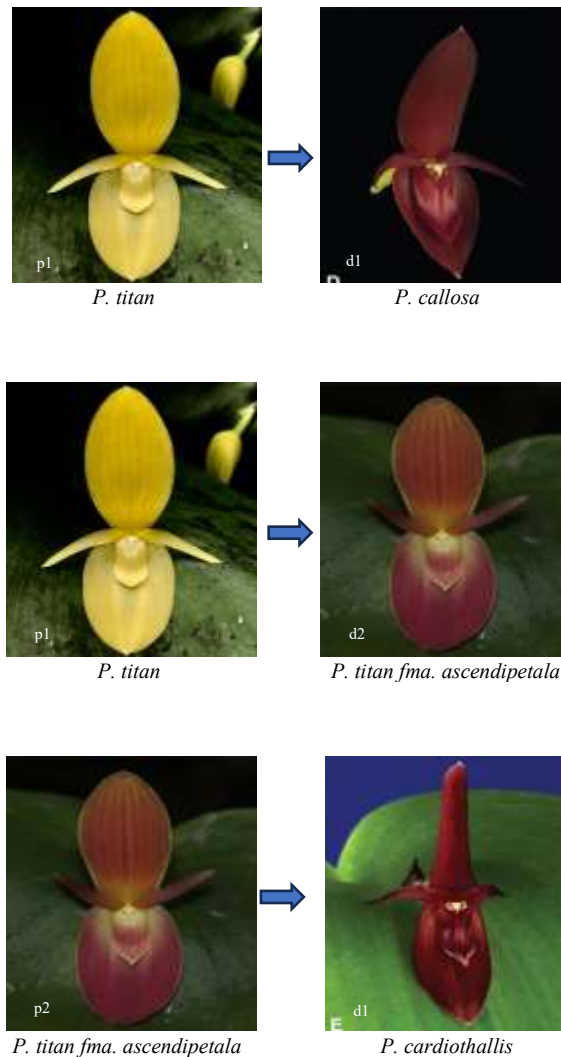
In dit systeem kan moleculaire data net zo gemakkelijk ruis toevoegen als helderheid. Om die reden moet het werkbewijs morfologisch blijven, gebaseerd op herhaalbare bloemenkenmerken die kunnen worden waargenomen, vergeleken en geverifieerd bij levende planten.

Onderzoek naar directe bestuiving in deze groep blijft beperkt, maar het bestaan van een gedocumenteerd nachtelijk schimmel-mug bestuivingssysteem met geur- en nectarbeloningen en langdurige insectenbezoeken toont aan dat tijdgestructureerde aantrekking en behoud biologisch aannemelijk zijn en serieus genomen moeten worden als een belemmering voor hybridisatie.

XI. Intraspecifieke variatie

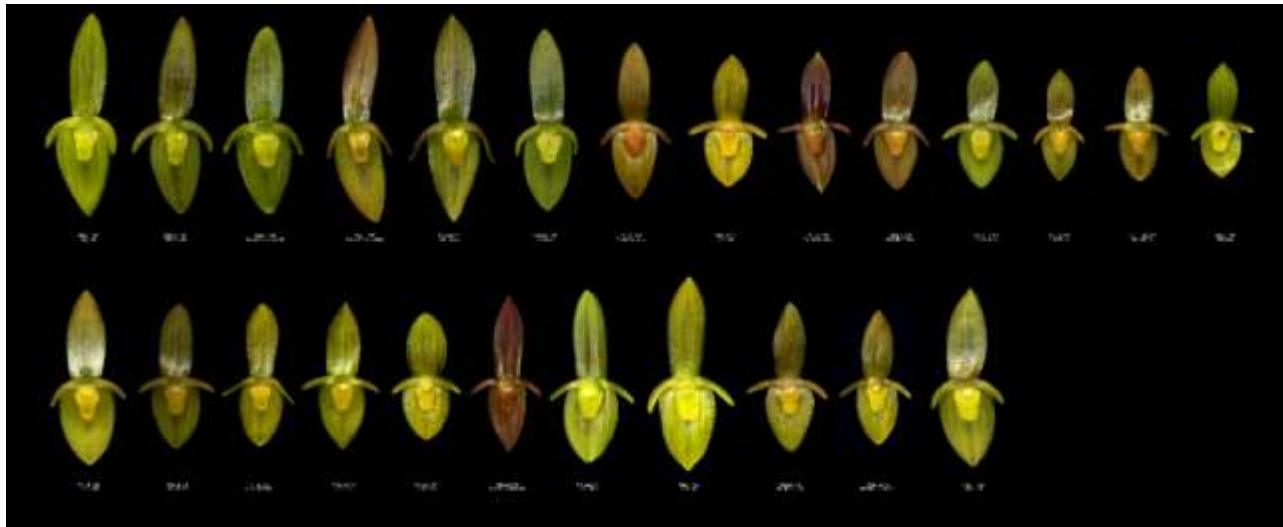
There is no consensus among taxonomists regarding a standard definition of intraspecific variation in *Pleurothallidinae*. In botany, intraspecific variation generally refers to phenotypic or genetic differences among individuals of the same species, such as size, color, or minor proportional shifts.

The difficulty is that species in *Macrophyllae-Fasciculatae* often show differences that are not merely cosmetic but appear to track directional change across populations. At what point is a trait no longer just “variation,” but evidence of a distinct, repeatable form with evolutionary significance?

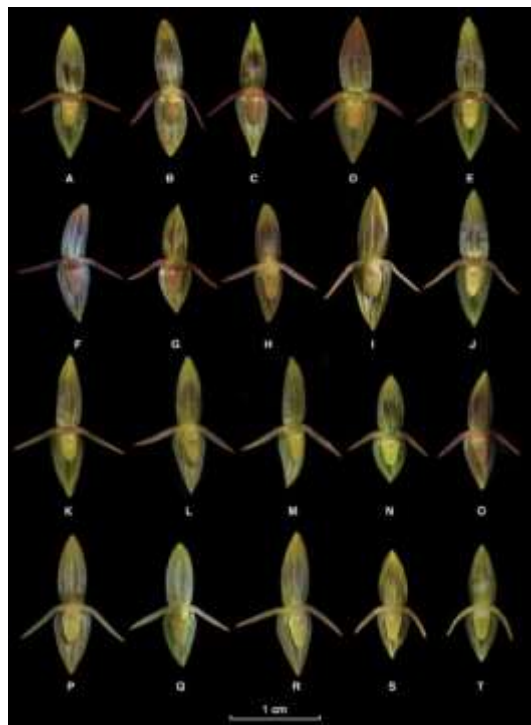


P. titan heeft bijvoorbeeld typisch dalende (naar beneden wijzende) bloemblaadjes. Echter, in Colombia werd een vorm van *P. titan* gevonden met dezelfde basisbloemvorm, maar de bloemblaadjes zijn omhoog (wijzend).

Niet elke afgeleide wordt een nieuwe soort, maar veel worden verschillende vormen, en die vormen zijn belangrijk. Ze geven biologen een karakter dat ze kunnen volgen, vergelijken en testen over verschillende geografische gebieden heen. In dit geval lijken de opstijgende bloemblaadjes een vroege stap richting de volledig gereflexeerde bloemblaadjes die bij *P. cardiothallis* te zien zijn, een kleine verandering die hint naar waar de lijn naartoe gaat.



In 2011 onderzochten Bogarin et al. 23 populaties van *P. homalantha* in Costa Rica. Binnen de verzamelde monsters varieerden de bloemblaadjes en kelkbladen aanzienlijk in grootte, vorm en kleur. De lip varieerde ook in grootte en kleur. In alle populaties zijn de vorm en positie van de lip echter hetzelfde. Dit is een voorbeeld van typische variatie binnen een soort, of intraspecifieke variatie.



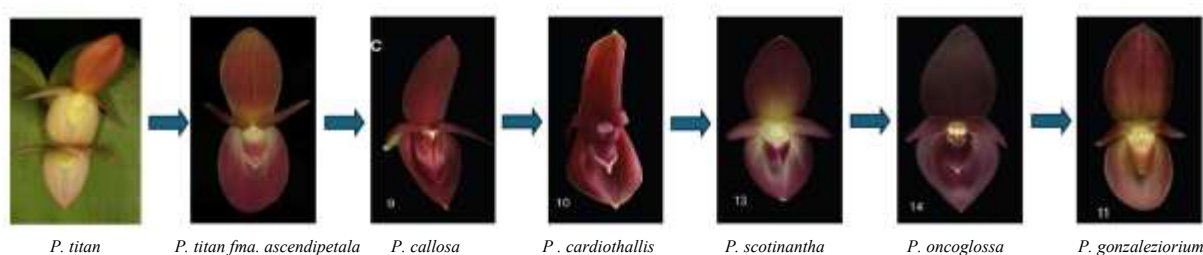
Ze voltooiden een vergelijkbare steekproef met *P. winkeliana* in 2025. In alle 20 populaties van *P. winkeliana* verschilden de bloemblaadjes en kelkbladen aanzienlijk in grootte, vorm en kleur. De lip varieerde ook in grootte en kleur. Opnieuw zijn in alle populaties de vorm en positie van de lip hetzelfde.

We kunnen muziek hier als leidraad gebruiken. In klassieke muziek is er een vorm die thema en variaties wordt genoemd. Een hoofdmelodie wordt gespeeld, gevolgd door variaties op dat thema. Nadat het hoofdthema is gespeeld, wordt het in meerdere variaties gepresenteerd. In elke variatie kan het thema iets anders zijn, maar het blijft onmiskenbaar herkenbaar.

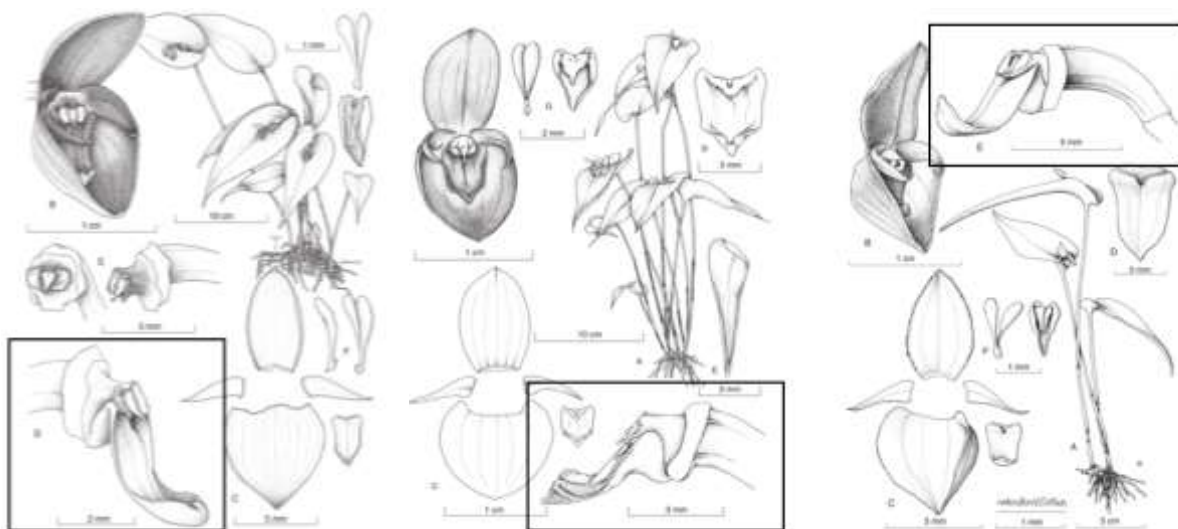
Bij *Macrophyllae-Fasciculatae* zijn de vorm en positie van de lip het "thema" van een soort. De grootte en kleur van de lip, bloemblaadjes en kelkbladen zijn de "variaties" van de soort. Om het eenvoudig te zeggen: intraspecifieke variatie bij *Macrophyllae-Fasciculatae* is algemeen, maar subtiel.

X. Costa Rica, een hotspot van ontnooiende soortvorming

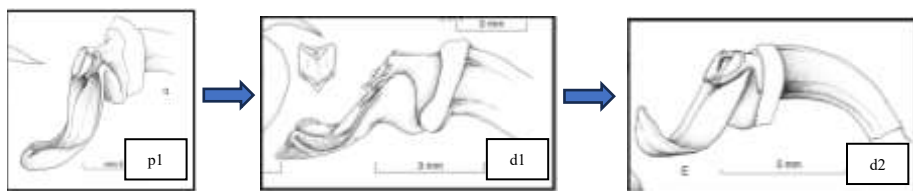
Costa Rica is een hotspot voor bewijs van ontknopende soortvorming. In 2021 publiceerden Pupulin et al. een studie over de flora van Costa Rica, gericht op de groepen *Pleurothallis cardiothallis* en *P. phyllocardia*. Ze onderzochten diversiteit, algemene en florale ecologie, kleurdimorfisme en natuurlijke hybridisatie om systematische betekenis te onderzoeken.



Wat echter opvalt op de pagina is geen willekeurige variatie. Deze foto's lezen als een sequentie, met meerdere verschillende soorten die zich onderscheiden van *Pleurothallis titan*, terwijl ze toch hetzelfde basisbloemthema behouden.



De drie gepubliceerde illustraties van *Pleurothallis navisepala* leggen hetzelfde soort richtingsverschuiving in het labellum vast die gemakkelijk te missen is wanneer een soort als één "variabele" concept wordt behandeld.



In de afbeelding van Pupulin 8435 (A) is de rand duidelijk hol, met een duidelijk, functioneel komvormig profiel. In de Zúñiga 174 illustratie (B) lijkt datzelfde profiel verkort en minder diep hol, alsof de oorspronkelijke architectuur wordt verminderd in plaats van vervangen. In de Pupulin 8028-illustratie (C) is de lip in wezen vlak, waarbij eventuele resterende kromming langs de middenlijn wordt samengedrukt in plaats van uitgedrukt als een diepe concaviteit.

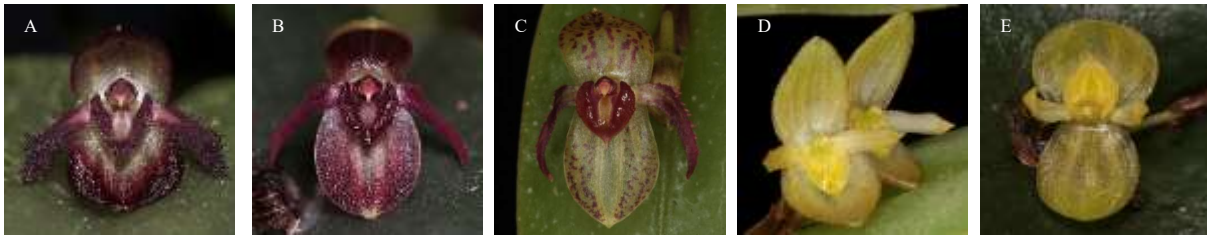
Samen lezen deze tekeningen niet als willekeurige variatie. Ze lezen als een coherente reeks, concave tot oppervlakkig-concave tot gebogen-vlak, consistent met afstammingslagen, waarbij een persisterende, voorloperachtige vorm naast één of meer afgeleiden bestaat die hetzelfde basisontwerp behouden in progressief gereduceerde, meer degeneratieve toestanden.



In Costa Rica is echter één soort in het bijzonder, *Pleurothallis sanchoi* (A), het gezicht van knopende soortvorming. Zie je, *P. sanchoi*, net als een bekende Amerikaanse tv-serie uit de jaren zestig over een heks (of geest, als je wilt), heeft een gek familielid dat op hem lijkt. Deze verwant, *P. nitida* (B) met zijn flamboyante, omzoomde bloembladjes, komt uit Panama. Er zijn eindeloze discussies geweest over de vraag of dit twee verschillende soorten zijn of één variabele soort.



They are, in fact, separate species, and there is a third species which was relegated to synonymy, *P. gonioglossa*. At this point, the story sounds more like a 1980's daytime talk show because *P. nitida* is the persistent progenitor of both *P. sanchoi* and *P. gonioglossa* as well as several more species. Unlike an 80's TV show, however, the DNA results cannot confirm parentage.



Pleurothallis nitida lijkt een persistent voorloper te zijn, waarbij *P. sanchoi*, *P. gonioglossa* en *P. dorotheae* opeenvolgende afgeleiden vormen.

Wanneer de bloemen in volgorde worden bekeken, is de volgorde onmiskenbaar:

(A) *P. nitida* is grotendeels een typische resupinerende bivalviforme art, behalve dat de lip is ontaard in een diepe labelvormige sulcus.

(B) *P. sanchoi* laat het meer flamboyante uiterlijk van zijn voorganger varen. De bladafbaken gaan verloren en de bloem opent zich wijder.

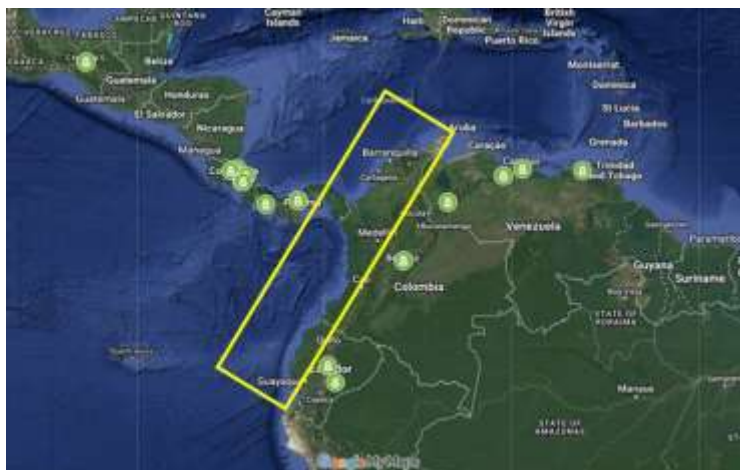
(C) Bij *P. gonioglossa* wordt de lip ronder en spreidt de bloem zich volledig uit, waardoor de labelle sulcus zichtbaar wordt.

(D) Met verdere verandering, zoals te zien is in dit onbeschreven morfotype, krimpen de bloemblaadjes en begint de labellare sulcus nectar te produceren.

(E) Bij *P. dorotheae* maakt de bloem een volledige 360-graden rotatie. Onder wolkenwoudomstandigheden zouden de synsepale en labellare sulcus anders gevuld blijven met water, wat de bestuiving belemmert. Een niet-resupinerende presentatie lost dat probleem op.



In 2013 stelden Wilson et al. voor om deze soorten in een aparte "Meso-Amerikaanse clade" te plaatsen. Hoewel er verschillende morfologisch vergelijkbare Zuid-Amerikaanse soorten zijn, zoals *P. phymatodea*, concludeerden de moleculaire gegevens dat ze niet verwant waren.



Zoals de voorgaande reeks laat zien, verschenen de niet-resupinerende dorotheaeforme soorten echter niet uit het niets. Ze zijn geëvolueerd uit resupinatieve bivalviforme voorouders over vele generaties.

De Zuid-Amerikaanse bivalviforme analogen die die sequentie zouden voltooien, ontbreken in de analyse, en de meest waarschijnlijke reden is eerder genoemd. Aangezien slechts ongeveer 25% van het noordelijke Andesbos nog over is, zijn veel van de tussenliggende materialen waarschijnlijk verloren gegaan voordat ze konden worden verzameld, gefotografeerd of gesequenced.

Een tweede opening verschijnt wanneer de kaart wordt getekend uit holotypeverzamelingsgegevens. Tussen Panama en Colombia is er een brede corridor waaruit weinig tot geen soorten zijn verzameld. Standaard betekent dat dat de Panama–Colombia-corridor en de aangrenzende noordelijke Andes-interfaces helemaal niet zijn bemonsterd.

Onder de hier gedocumenteerde soortvormingsstructuur zijn die ontbrekende tussenmaterialen niet toevallig. Zij zijn precies de soort die het verhaal over de geografische grenzen heen zou verbinden. Wanneer ze afwezig zijn, kan een strikt vertakkende analyse een onvolledige keten veranderen in de illusie van afzonderlijke oorsprongen.

Er is ook een praktisch probleem omdat gecultiveerd materiaal in de analyse is gebruikt. Wanneer sequenties afkomstig zijn van gecultiveerd, niet-gecertificeerd materiaal, kan identiteit onzeker zijn en kunnen planten zich anders uiten onder broeikasomstandigheden.

Om deze redenen kan DNA een specifieke Meso-Amerikaanse clade niet betrouwbaar ondersteunen. Hier moeten relaties opnieuw worden afgeleid uit de morfologie.

Deze studie is echter waardevol, omdat het iets opmerkelijks vastlegde. In schril contrast met de noordelijke Andes is de bosbedekking van Costa Rica aanzienlijk toegenomen, van ongeveer 25% naar ongeveer 57%. Panama vertoont een vergelijkbaar hoge bosbedekking.

Hoewel de studie niet breed genoeg bemonsterde om te bevestigen of de Zuid-Amerikaanse soorten nauw verwant zijn, toonde het wel aan dat de Meso-Amerikaanse soorten een samenhangende groep vormen. Morfologie ondersteunt dezelfde conclusie. Sterker nog, deze soorten bieden mogelijk het duidelijkste venster dat we hebben, een levende sequentie die ons helpt de overlappende lagen weg te pellen die DNA nu zo moeilijk te interpreteren maken.

Costa Rica is een voorbeeld van wat er bereikt kan worden door natuurbescherming. Waar het leefgebied herstelt en weer met elkaar verbonden is, kunnen nauw verwante vormen zoals *P. nitida*, *P. sanchoi* en *P. gonioglossa* naast elkaar voortbestaan. Naarmate hun populaties groeien, is de kans groter dat intermediären worden tegengekomen, gefotografeerd en herkend. In praktische termen "host" Costa Rica niet alleen diversiteit, het behoudt de continuïteit die deze relaties mogelijk maakt.

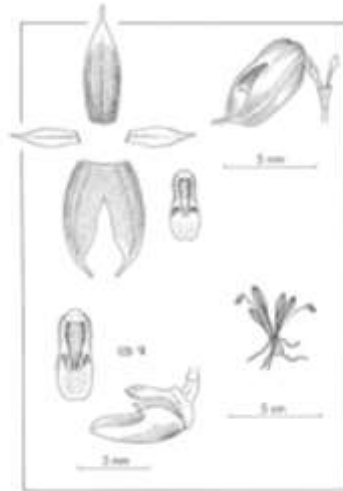
XI. Notities over andere geslachten

Bewijs van knoppende soortvorming is niet beperkt tot *Macrophyllae-Fasciculatae*. Hij komt voor in de *Pleurothallidinae*, geslacht na geslacht, wanneer de bloemen in volgorde worden vergeleken in plaats van geïsoleerd.



Bij *Pleurothallis anthrax* (subgenus *Ancipitia*), terwijl de holle lip verder degenereert, verschijnen er kleine basale lobben (A). Bij *P. odobeniceps* wordt de lip verder gereduceerd en worden die basale lobben omhoog geduwd in haakachtige structuren (B). Bij een soortgelijke, niet-beschreven soort is de lip in wezen rudimentair en vouwen de haakachtige lobben over wat overblijft (C).

Echter, alle 56 *Muscarella*-soorten, zoals te zien op de bovenstaande foto's, hebben resupinerende bloemen met losjes scharnierende, bolle lippen. Conveexe, scharnierende lippen kwamen eerst. Het is een heel ander mechanisch systeem. Het verscheen niet spontaan en kan niet als variatie worden afgedaan. *Muscarella* kan dus niet afstammen van *Andreettaea*, wat opnieuw benadrukt dat DNA alleen geen geslachts- of soortgrenzen in *Pleurothallidinae* betrouwbaar kan ondersteunen.



Plat. 11. *Pleurothallis unika* (Sant. Iam)

In 2022 werd het geslacht *Muscarella* samengevoegd met het voorheen monotypische geslacht *Andreettaea*. Hoewel de studie stelt dat de beslissing gebaseerd was op morfologische en moleculaire gegevens, wijst de morfologie van de bloemen in verschillende evolutionaire richtingen. De enige *Andreettaea*-soort heeft een niet-resupinerende bloem met een holle lip.



However, all 56 *Muscarella* species, as seen in the above photos, have resupinate flowers with loosely hinged, convex lips. Convex, hinged lips came first. It is a different mechanical system altogether. It did not spontaneously appear and it cannot be dismissed as variation. Therefore, *Muscarella* could not have descended from *Andreettaea*, underscoring once again that DNA alone cannot reliably support genus or species boundaries in *Pleurothallidinae*.



In the field, *Lepanthes calodictyon* (Left) and *L. tentaculata* (Right) do not behave like two distinct species. They are reported growing together, sometimes side by side, in the same light, the same moisture, the same thin strip of habitat where differences, if they are real, should be easy to support.

Even Luer's own account leans in that direction. He notes that *L. tentaculata* is often found in association with *L. calodictyon*, and he points to a short list of traits to justify keeping the names apart, including rounder, reticulated leaves, longer filiform petal processes, and a tiny, heart-shaped lip tucked beneath the column.

Wanneer de meeste mensen *Pleurothallis fantastica* (links) of *P. neossa* (rechts) voor het eerst zien, merken ze meestal op hoe ze lijken op *Lepanthes*. Die gelijkenis is geen toeval. De eenvoudigste verklaring is dat *Lepanthes* ongeveer hetzelfde richtingspad van de florale evolutie volgden als gezien in de sectie *Macrophyllae-Fasciculatae*.

But those characters read less like a hard boundary and more like two faces of the same species. When two named species share the same ground, and the supposed diagnostics look like variations on a common design, the pattern is exactly what budding speciation tends to leave behind: a persisting progenitor accompanied by a derivative expression, close enough in overall architecture to be mistaken for “variation,” yet distinct enough to be noticed, named, and argued over.

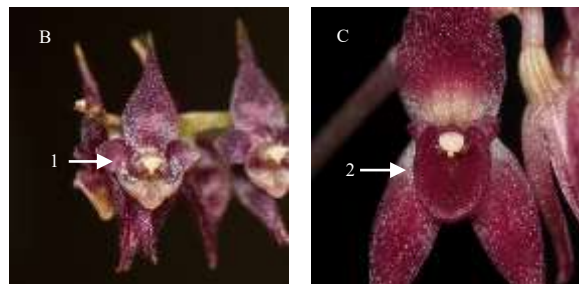
In that light, *L. calodictyon* and *L. tentaculata* look more like two morphotypes occupying the same forest, at the same time. They are, most likely, the same species.



When most people see *Pleurothallis fantastica* (Left) or *P. neossa* (Right) for the first time, they usually remark on their resemblance to *Lepanthes*. That similarity is not coincidental. The simplest explanation is that *Lepanthes* followed much the same directional path of floral evolution seen in section *Macrophyllae-Fasciculatae*.



Trichosalpinx-soorten met rechtopstaande, bolle lippen (A) die waarschijnlijk splitsen in *Lepanthes* en *Lepanthopsis* door reductie van de lip. We hoeven niet hard te zoeken naar bewijs van overgangskennmerken.



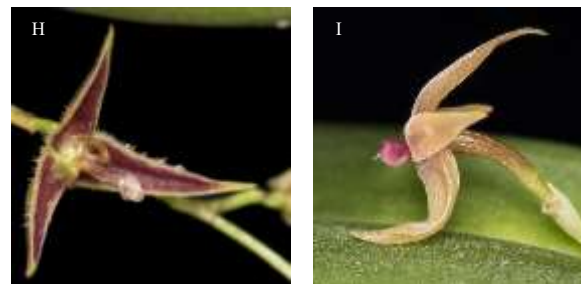
Lepanthopsis-soorten vertonen twee primaire lipvormen. Bij *Lepanthopsis prolifera* (B) zien we de basale lobben (1) van de gereduceerde lip beginnen omhoog te buigen en rond de kolom te buigen. De vorm van de tweede lip is te zien in de schijfvormige lip (2) van *L. melanantha* (C)



De basale lobben bij soorten met lippen zoals *L. prolifera* volgen hetzelfde richtingspatroon als bij *P. fantastica*: na verloop van tijd stijgen ze, krullen naar binnen en wikkelen uiteindelijk rond de kolom, waarbij ze de structuren vormen die bij de meeste *Lepanthes* de lipbladen (3) worden genoemd, zoals *L. acutissima* (D). In andere lijnen, zoals bij *L. melanantha*, blijft de schijfvormige lip in plaats daarvan degenereren en eindigt in de platte, gepleide lip (4) die voorkomt bij soorten zoals *L. floripecten* (E).



Overgangskennmerken zijn nog duidelijker bij *Lepanthes domingensis* (F). *L. domingensis* heeft een sterk degenereerde, grote, bolle lip (4), en als je goed kijkt, is er al een aanhangselachtige knop aanwezig, die uiteindelijk de appendix zal worden. Voor extra ondersteunend bewijs, kijk naar de rand vanaf de zijkant (G) en de overgang wordt nog duidelijker: de basale lobben (5) beginnen al te rijzen en flankeren de kolom. In de loop van de tijd worden die basale lobben de lipbladen



Om te begrijpen hoe soorten zoals *Lepanthes isosceles* (H) de lip volledig konden verliezen, hoeven we alleen te kijken naar *Pleurothallis kaynagatae* (I), waar reductie tot hetzelfde eindpunt is doorgevoerd.

Deze studie toont aan dat deze diagnostische kenmerken niet beperkt zijn tot sectie *Macrophyllae-Fasciculatae*. Ze komen terug in de *Pleurothallidinae*, wat wijst op een breed gedeeld richtingpatroon van de florale evolutie binnen de subfam. Om die reden worden deze herhaalbare, veldverifieerbare bloemmechanica hier behandeld als het primaire bewijs, vóór DNA, voor diagnose en interpretatie van evolutionaire structuur in de *Pleurothallidinae*.

XII. DNA is niet nutteloos

DNA is niet nutteloos. Toekomstig DNA-werk moet echter anders worden ontworpen en geïnterpreteerd, met de juiste verwachtingen, en met de bloem op de voorgrond gehouden. Hier is het kader dat hier wordt gepresenteerd van belang. Het vervangt het moleculaire werk niet. Het geeft moleculair werk een kaart.

In plaats van een handvol namen te bemonsteren en te hopen dat de boom ze zal oplossen, kunnen toekomstige DNA-studies worden gestructureerd rond de herhaalbare mechanische toestanden die in levende planten zijn gedocumenteerd. Met andere woorden, morfologie wordt het sample-ontwerp, geen bijzaak.

Een nuttige studie in dit systeem zou rondom drie zaken zijn georganiseerd:

Morfotypen - Steek een monster uit over het volledige spectrum van liphouding, scharnieruitkomsten en presentatietoestanden, niet als een tokenlijst, maar als het centrale ontwerp. Als de hypothese directionele evolutie in mechanische toestanden is, dan moet de steekproef die toestanden bewust dekken.

Geografische structuur - Steekproefneming moet de geografie zo nauwkeurig mogelijk volgen. Een paar sequenties uit Costa Rica en een paar uit Colombia zijn niet genoeg als de corridor ertussen ontbreekt. Waar de geografie niet wordt bemonsterd, moeten conclusies over "aparte oorsprong" hooguit als voorlopig worden beschouwd.

Meerdere exemplaren - Een enkele sequentie per genoemde soort is vrijwel gegarandeerd misleidend in een systeem dat wordt gevormd door overlap, persistentie en mogelijke vermenging. Herhaald bemonsteren binnen een morfotype over locaties is de enige manier om te zien of een patroon stabiel, gelokaliseerd of een artefact is.

Toekomstig DNA-onderzoek in *Pleurothallidinae* zal het meest nuttig zijn wanneer de bloem als leidraad wordt gebruikt. De hier benadrukte personages, liphouding, scharnierfunctie, resupinatie en presentatie, zijn niet cosmetisch. Ze beschrijven functionele toestanden op het bestuivingsinterface, en ze komen met voldoende consistentie voor binnen de subtribus, en bijna elk geslacht, om direct in het leven gelezen te worden.

In praktische termen betekent dat dat de prioriteit morfologisch moet blijven: eerst veldverifieerbare mechanica, daarna moleculaire data, geïnterpreteerd via het raamwerk in plaats van eroverheen. DNA kan nog steeds bijdragen, maar alleen wanneer het breed wordt bemonsterd, gekoppeld aan echte vouchers en vragen stelt die het systeem daadwerkelijk kan beantwoorden.

Deze studie biedt een weg vooruit. Het biedt een gestructureerde veldtaal om de diversiteit te herkennen die nog steeds overleeft, en het biedt een steekproefblauwdruk voor toekomstig moleculair werk dat het evolutionaire patroon in deze bloemen wil testen in plaats van overschrijven.

XIII. Materialen en Methoden

Deze studie evalueerde evolutionaire patronen in *Pleurothallis* Section *Macrophyllae-Fasciculatae* met een gecombineerde aanpak: (1) morfologie-eerst groepering gebaseerd op liparchitectuur, (2) georeferentiekaart van verspreiding gebaseerd op holotype-locatiegegevens en land-van-herkomst-gegevens, en (3) grootschalige veldobservatierivier met iNaturalist-foto's en locatiemetadaten. Dit ontwerp is bedoeld om te testen of hyperdiversiteit wordt gestructureerd door discrete, mechanisch interpreteerbare karaktertoestanden en geografie, in plaats van onbegrensde variabiliteit binnen de soort.

Morfologisch groeperingskader

Alle geldig gepubliceerde soorten werden toegewezen aan morfologische groepen met behulp van een gestandaardiseerde set lipgebaseerde kenmerken: (1) lipvorm en mate van convexiteit of degeneratie, (2) lippositie ten opzichte van de synsepale (rechttop, suberect of prostrat), en (3) scharnierfunctionaliteit (functioneel, beperkt of niet-functioneel gemaakt door lippositie en morfologie). Deze kenmerken zijn gekozen omdat de lip de belangrijkste interface is tussen bloem en bestuiver, en omdat lippositie en scharniergedrag discrete functionele toestanden vertegenwoordigen.

Distributiemapping en validatie

Verspreidingskaarten werden gemaakt op basis van holotype-verzamelingslocatiegegevens voor alle geldig gepubliceerde soorten. Voor soorten zonder bruikbare verzamellocatiegegevens werd voorlopige plotten uitgevoerd met behulp van het land van herkomst. Landspecifieke checklists en online databases werden gekruist om nomenclatuur en gerapporteerde bereiken te vergelijken. iNaturalist-locatieclusters werden vervolgens vergeleken met de op holotypen gebaseerde kaarten om gebiedsbevestiging, plausibele verspreidingsuitbreiding of mogelijke verkeerde identificatie die morfologische hercontrole vereiste, te identificeren.

Veldwaarnemingen en fotografische dataset

In totaal werden 2.908 iNaturalist-observaties van soorten in *Macrophyllae-Fasciculatae* samengesteld en beoordeeld. De bijbehorende localiteitsmetadaten werden gebruikt om distributiekaarten te valideren en te verfijnen. Ongeveer 6.936 bijbehorende foto's werden onderzocht op morfologie, met nadruk op lippositie en lipvorm. Om het veldverslag aan te vullen, werden nog eens 1.418 foto's uit het fotografische portfolio van levende planten van de auteur beoordeeld om diagnostische kenmerken te versterken en te evalueren of belangrijke eigenschappen stabiel blijven onder teelt.

Elk fotografisch verslag werd beoordeeld op herhaalbare, mechanisch interpreteerbare tekens. In dit kader bepalen de houding en architectuur van de lip het primaire diagnostische "thema", terwijl verschillen in grootte en kleur van de lip, bloemblaadjes en kelkbladen als secundaire variatie worden behandeld. Waarnemingen werden gemarkeerd voor secundaire beoordeling wanneer lippositie, liparchitectuur of scharniergedrag afweken van het verwachte patroon voor een benoemde soort of morfologische groep, waardoor mogelijke misidentificaties, discontinuïteiten en kandidaat-verschillende vormen consistent over de dataset konden worden gescreend.

Hybride Screeninglogica

Kandidaat-hybriden werden gemarkeerd wanneer de lokaliteitscontext suggereerde dat plausibele oudersoorten samen voorkomen, en wanneer de bloem gemengde karaktercombinaties of overdreven kenmerken vertoonde die niet pasten bij het verder consistente lipthema dat voor die groep werd waargenomen. Omdat hybriden in deze sectie vaak versterkte of ongebruikelijke kenmerken vertonen, werden extreme vormen niet als bewijs van soortniveauidivergentie beschouwd, tenzij ze terugkeerden als een herhaalbaar, geografisch gestructureerd morfotype.

Synoniem-screeningslogica

In deze behandeling wordt synoniem alleen toegepast wanneer een gepubliceerde naam geen stabiele, herhaalbare kenmerken toevoegt die het onderscheiden van een reeds beschreven soort. Met andere woorden, twee namen worden als dezelfde soort behandeld wanneer ze dezelfde diagnostische bloemarchitectuur delen, en de vermeende verschillen storten in houding, grootte of kleine variatie die niet consistent geldt tussen planten. Daarentegen worden planten die overgangskarakteristieken vertonen, vooral langs de degeneratie van de lip, niet als synoniemen behandeld, omdat overgangsstructuur bewijs is van een evolutionaire sequentie

Plantmateriaal

Levend plantmateriaal uit de persoonlijke collectie van de auteur werd onderzocht. De planten werden gekweekt in een aangepaste kweektent met een draagbare airconditioning en luchtbevochtiger. Planten werden in potten gekweekt met levend rood veenmos (*Sphagnum capillifolium*). De maximale dagtemperatuur was 21°C (70°F) en de maximale nachttemperatuur 14°C (58°F). De gemiddelde luchtvochtigheid was ongeveer 85%.

Levend plantmateriaal van Andy's Orchids (Encinitas, Californië) werd ook ter plaatse bestudeerd en gefotografeerd. De planten werden gekweekt in een afgesloten kas met een maximale dagtemperatuur van 15°C (65°F) en een maximale nachttemperatuur van 10°C (50°F). De gemiddelde luchtvochtigheid was ongeveer 85%.

Aanvullend levend materiaal uit de permanente collectie van de Atlanta Botanical Garden werd gebruikt om tuinbouwnotities en diagnostische foto's samen te stellen. Het Tropisch Hoooggelegen Huis (THEH) biedt een ex-situ naturalistische omgeving die wordt gekoeld door een commerciële luchtreiniger. De maximale dagtemperatuur was 24°C (75°F) en de maximale nachttemperatuur 13°C (55°F). De gemiddelde luchtvochtigheid was ongeveer 85%.

XIV. *Pleurothallis*-sectie *Macrophyllae-fasciculatae*

Deze subsectie–morfotypestructuur wordt gepresenteerd als een interpretatief model van evolutionaire structuur, niet als een formele, rangniveau-revisie.

De hier gedocumenteerde morfologie en biogeografische structuur ondersteunen het verenigen van *Pleurothallis* section *Macrophyllae-fasciculatae* met de serie *Amphygiae* en section *Abortivae*, die onderverdeeld moeten worden in vier subsecties: *Bulbophylliformae*, *Bivalviformae*, *Cardiostoliformae* en *Amphygiiformae*.

Deze subsecties kunnen verder worden onderverdeeld in zestien morfotypen, hier in progressieve volgorde: bulbophylliform, linguiform, revolutiform, protobivalviform, bivalviform, microcardiiform, cordatiform, cruciform, titaniform, grandifloriform, dorotheaeform, penduliform, cardiostoliform, phyllocardiiform, amphygiiform en abortiviform

De meeste van deze morfotypen worden gedefinieerd door een gedeelde bloemarchitectuur, ondersteund door herhaalbare reeksen karakters, waaronder hoe de lip wordt gepresenteerd en hoe het scharnier functioneert (los, beperkt of niet-functioneel weergegeven), samen met een consistente geografische structuur. Een kleiner aantal weerspiegelt latere aanpassingen in nevelwoud, waarbij bloempresentatie en vegetatievorm samen verschuiven onder constante vochtigheid en zwaar weer.

Op een hogere rang levert hetzelfde patroon, oftewel herhaalbare mechanische kenmerken gecombineerd met een coherente geografische structuur, voldoende bewijs om *Acronia* als subgenus binnen *Pleurothallis* te laten herrezelen. Die beslissing bleef echter niet beperkt tot *Macrophyllae-fasciculatae*.

Het zou zich uitbreiden tot aangrenzende groepen en een bredere systematische behandeling vereisen om grenzen binnen het geslacht opnieuw te beoordelen. Om die reden wordt de subgenerieke wederopstanding hier behandeld als een ondersteunde richting aangegeven door de gegevens, terwijl de formele wijzigingen die in deze studie zijn aangedragen zich blijven richten op de subsecties en morfotypen die direct kunnen worden verdedigd vanuit de huidige bewijsbasis.

Methodologische rechtvaardiging: resupinatie en labellummechanica als systematische karakters

Deze systematische beslissingen zijn gebaseerd op een gestandaardiseerde set lip-gebaseerde karakters. Deze kenmerken zijn gekozen omdat de lip de belangrijkste interface is tussen bloem en bestuiver, en omdat lippositie en scharniergedrag discrete functionele toestanden vertegenwoordigen in plaats van continue variatie:

- (1) lipvorm en mate van convexiteit of degeneratie,
- (2) lippositie ten opzichte van het synsepal (rechttop, subereect of prostrate), en
- (3) scharnierfunctionaliteit (functioneel, beperkt of niet-functioneel gemaakt door houding en morfologie).

De bewijsbasis die wordt gebruikt om herhaalbaarheid te testen, is bewust veldgericht. Verspreidingskaarten werden opgebouwd uit holotype-lokaliteitsgegevens en vervolgens vergeleken met iNaturalist-locatieclusters om bevestigingen, plausibele verspreidingsuitbreidingen en kandidaat-misidentificaties die morfologische hercontrole vereisen te identificeren.

Tegelijkertijd werden duizenden fotografische records beoordeeld met nadruk op lippositie, lipvorm en scharniergedrag, en elk document werd beoordeeld op mechanisch interpreteerbare kenmerken.

Binnen dit kader bepalen de houding en de werking van de lip het primaire diagnostische thema, terwijl verschillen in grootte en kleur van de lip, bloemblaadjes en kelkbladen als secundaire variatie worden beschouwd. Veranderingen in liphouding en mechanica zijn diagnostische aanwijzingen, geen variatie die genegeerd moet worden.

Resupination is a developmental reorientation that determines how the flower presents relative to gravity and to a pollinator, while lip architecture, including concavity versus convexity and the presence of a functional hinge, governs the mechanics of landing, retention, and release during a visit. These traits are not minor proportional shifts. They define different mechanical states, and therefore different pollination interfaces, that are coherent and diagnosable in the field.

This functional-morphological logic also supports higher-rank judgments when a lineage occupies a different mechanical design space. For example, a non-resupinate flower with a concave, non-hinged labellum is not interchangeable with a resupinate flower bearing a loosely hinged, convex labellum. Those architectures imply different gravity orientation, different landing mechanics, and different retention dynamics.

It is implausible to reduce such a shift to simple variation, and it is equally implausible to treat it as a spontaneous, character-level novelty that can be dismissed when molecular results imply otherwise. In *Macrophyllae-fasciculatae*, where incomplete sampling and lineage persistence can decouple genetic structure from practical, diagnosable boundaries, mechanically grounded floral characters provide a necessary, field-verifiable check on rank decisions.

Taken together, the subsection–morphotype structure proposed here, and the methodological framework that supports it, represent a practical solution to a predictable problem in *Macrophyllae-fasciculatae*: lineage persistence, repeated budding, and incomplete geographic sampling can produce molecular patterns that are insufficient for delimiting ranks that must remain diagnosable in nature.

Door liphouding, scharnierfunctionaliteit en resupinatie als discrete mechanische toestanden te behandelen, kan classificatie worden verankerd in karakters die herhaalbaar, veldverifieerbaar en direct verbonden zijn met de bestuivingsinterface. Op die basis blijven de hier voorgestelde wijzigingen passend beperkt tot wat het huidige bewijs kan verdedigen, terwijl ze toch de bredere systematische richtingen aangeven die door dezelfde mechanische en biogeografische logica worden geïmpliceerd.

Nomenclaturale handelingen in dit artikel beperken zich tot de beschrijving van drie nieuwe taxa en de heropstanding van acht taxa die voorheen tot synonymie werden verbannen:

Nieuwe taxa (3):***Pleurothallis elefa*, K.W. Holcomb, *sp. nov.***

Diagnose: *Pleurothallis elefa* is een revolutiforme soort. Bij deze soorten vormen de rand van de rand een strakke buis, waardoor de lip op de snuit van een olifant lijkt. De dalende, naar buiten gebogen bloemblaadjes lijken op slagstanden.

Pleurothallis tremens*, K.W. Holcomb, *sp. nov.

Diagnose: *Pleurothallis tremens* is een reliktsort binnen de sectie *Macrophyllae-Fasciculatae*, omdat het de enige overlevende voorouderlijke soort binnen de sectie is. *P. tremens* is een van de 14 bulbophylliforme soorten die de voorouders zijn van alle *Pleurothallis*-soorten in de sectie *Macrophyllae-Fasciculatae*, en het is de enige soort in deze sectie met een bulbophylliform bestuivingsmechanisme, een substijfe, bolvormige lip die door een echt scharnier met de kolomvoet is verbonden.

Pleurothallis warrenprescottii*, K.W. Holcomb, *sp. nov.

Diagnose: *Pleurothallis warrenprescottii* lijkt sterk op *P. erythrium*. Beide zijn protobivalviforme soorten met suberecte lippen. *P. warrenprescottii* wordt echter onderscheiden door de aanwezigheid van een crusulum aan de top van de lip. Deze eigenschap ontbreekt bij *P. erythrium*. Het meest opvallende onderscheidende kenmerk van *P. warrenprescottii* is een lip die bedekt is met nectardruppels. Bij *P. erythrium* is de nectarproductie beperkt tot het glenion. Vegetatief zijn de twee soorten te onderscheiden door de dikke, sappige bladeren van *P. warrenprescottii* versus het dunne blad van *P. erythrium*.

Herinstelling van geaccepteerde taxa (8):***Pleurothallis archidiaconi* (Ames)**

Taxonomische behandeling: Geaccepteerde soort; status hersteld (behandeld als verschillend van het brede *Acronia bivalvis*-concept in Icones 27) zoals gedefinieerd in secties VII, XIV en XIV(d) van deze publicatie.

***Pleurothallis erymnochila* (Luer)**

Taxonomische behandeling: Geaccepteerde soort; status hersteld (behandeld als verschillend van het brede *Acronia bivalvis*-concept in Icones 27) zoals gedefinieerd in secties VII, XIV en XIV(d) van deze publicatie.

***Pleurothallis exserta* (Luer)**

Taxonomische behandeling: Geaccepteerde soort; synoniem omgekeerd (foutcorrectie). Icones 27 baseline omgekeerd: Luer behandelt *Pleurothallis exserta* als synoniem onder *Acronia diabolica*. *P. exserta* kan worden onderscheiden van *P. diabolica* door grote verschillen in plantgrootte en bloemgrootte. Daarnaast gebruikt *P. exserta* retortorsie tijdens de knoppenontwikkeling; *P. diabolica* niet. Deze diagnostische verschillen zijn gebaseerd op illustraties van beide soorten en op geverifieerde foto's van beide taxa.

***Pleurothallis gonioglossa* (Schltr)**

Taxonomische behandeling: Geaccepteerde soort; synoniem omgekeerd (foutcorrectie) zoals gedefinieerd in sectie XII van deze publicatie.

***Pleurothallis ignivomi* (Schltr)**

Taxonomische behandeling: Geaccepteerde soort; status hersteld (behandeld als verschillend van het brede *Acronia bivalvis*-concept in Icones 27) zoals gedefinieerd in sectie XII van deze publicatie.

***Pleurothallis monocardia* (Rchb.f.)**

Taxonomische behandeling: Geaccepteerde soort; status hersteld (behandeld als verschillend van het brede *Acronia bivalvis*-concept in Icones 27) zoals gedefinieerd in secties VII, XIV en XIV(d) van deze publicatie.

***Pleurothallis rhopalocarpa* (Sjtr.)**

Taxonomische behandeling: Geaccepteerde soort; status hersteld (behandeld als verschillend van het brede *Acronia bivalvis*-concept in Icones 27) zoals gedefinieerd in secties VII, XIV en XIV(d) van deze publicatie.

***Pleurothallis embreei* (Luer & Hirtz)**

Taxonomische behandeling: Geaccepteerde soort; synoniem omgekeerd (foutcorrectie). Icones 27 baseline omgekeerd:

Luers beslissing om *Pleurothallis embreei* als synoniem van *Acronia cedrinorum* te behandelen, was gebaseerd op protologen en illustraties die ten onrechte niet overeenkwamen met informatie over drie niet-verwante soorten. De samengestelde illustratie van *P. calogramma* in Icones 27

gebruikt de juiste bloem voor *P. calogramma*, maar de habittekening van *P. embreei*. Luer gebruikt vervolgens de bloem en het habit van *P. embreei* als representatie voor *P. cedrinorum* (habittekeningen identiek op platen). *P. cedrinorum* heeft een holle lip in plaats van de bolvormige rand van *P. embreei*. Het resultaat is downstream misidentificatie gevolgen op iNaturalist (gedwongen verkeerde toepassing op *P. calogramma* door niet-acceptatie).

De volgende taxonomische behandelingen zijn geen nomenclaturale handelingen, maar werden alleen gebruikt voor het aantal soorten dat in dit artikel wordt gebruikt:

Veronderstelde hybriden die tot soortrang zijn verheven (2):

Pleurothallis* × *subversa (Pupulin & Bogarín)

Taxonomische behandeling: het taxon wordt hier op soortniveau behandeld als *Pleurothallis subversa*.

Pleurothallis × *subversa* werd gepubliceerd als een vermoedelijke natuurlijke hybride, genoemd vanwege zijn "ondermijnde" bloemoriëntatie, een directe verwijzing naar zijn niet-resupinerende presentatie. De protoloog stelt het duidelijk vast aan de hand van een combinatie die niet overkomt als "vage tussentijd" in het veld: relatief grote planten met smal ovaal-lancetvormige bladeren, cordate aan de basis; een echt hangende, gedeeltelijk reflexe, niet-resupinerende bloem; bronzen kelkbladen en rode bloemblaadjes; en een witte lip die felrood werd richting de top en randen. De auteurs merken verder op dat de algemene houding en bladtextuur sterk doen denken aan *P. compressa*, en stellen *P. compressa* voor als één ouder, waarbij de tweede ouder waarschijnlijk een grootbloemige soort is die dicht bij *P. cardiothallis* ligt (waarbij *P. cardiothallis* en *P. oncoglossa* beide als plausible kandidaten in de regio worden besproken). Voor deze behandeling is het doorslaggevende punt praktisch en morfologisch: de diagnostische kenmerken die in de protoloog worden genoemd zijn herhaalbaar en scheidbaar, en ze geven de plant een stabiele identiteit die zonder genetisch argument kan worden herkend.

Pleurothallis* × *karremansiana (Pupulin, J. Aguilar & M. Díaz)

Taxonomische behandeling: het taxon wordt hier op soortniveau behandeld als *Pleurothallis karremansiana*.

Pleurothallis × *karremansiana* werd gepubliceerd als een vermoedelijke natuurlijke hybride, geïnterpreteerd als het product van *P. tonduzii* en *P. gonzaleziorum* die samen voorkomen in Bosque de Paz. De "hybride" diagnose van de protoloog is echter gebaseerd op een strak, intern consistent karakterpakket dat zowel herkenbaar als bruikbaar is: hartige, smal ovade, matte bladeren; paarse bloemen met breed eivormige, gebogen, naar binnen gebogen kelkbladen; smal driehoekige, subfalkatvormige bloemblaadjes; en een pandurate lip met een diep teruggetrokken glenion tussen verdikte basale lobben. In liparchitectuur geldt dezelfde coherentie: de lip wordt beschreven als conduplicate met een centrale depressie, convexe randen licht gevouwen en een subterminale vernauwing die eindigt in een terminale lobule. Het belangrijkste is dat de auteurs rapporteren dat er een tweede individu in het wild is gevonden bij Bosque de Paz, waardoor ze het idee kunnen loslaten dat het een eenmalige tuinhylbride is. Omdat de diagnostische kenmerken die in de protoloog worden benadrukt, een herhaalbare, bepaalde morfologie vormen in plaats van een tijdelijke "mix,"

Uitgesloten van de soortentelling als waarschijnlijke kwekerijhybriden (2):

Pleurothallis* *gigiportillae (Doucette & Portilla)

Taxonomische behandeling: *Uitgesloten als een waarschijnlijke kwekerijhybride (kas oorsprongmateriaal), niet als soort geaccepteerd.*

Deze naam komt in de literatuur voor met een ingebouwd probleem: het is gebaseerd op gecultiveerd materiaal zonder een specifieke wilde locatie. Het type wordt expliciet gerapporteerd als "zonder specifieke locatie" en als bloeiend in teelt bij de Ecuagenera Orchid Nursery. Dat is precies de context waarin hybride materiaal het meest waarschijnlijk naar boven komt, circuleert en later wordt aangezien voor een "unieke" soort.

De bloem zelf leest als een mismatch van signalen. De plant vertoont grote, sterk bole bloemblaadjes, een uitstraling die bij een grandifloriform lichaam normaal gesproken de scharniermechanica zou verstoren en de lipfunctie zou beperken, maar hier blijven de bloemblaadjes vrij terwijl de lip wordt beschreven als sterk gereduceerd (inclusief een behaarde, detorse top) en de kolomvoet is zo ongebruikelijk dat de auteurs zelf opmerken dat het moeilijk te plaatsen is. Met andere woorden, het karakterpakket vormt geen samenhangend mechanisch plan dat zich herhaalt over een bekende lijn.

Volgens de bewijsstandaard die in deze studie wordt gebruikt, is die combinatie niet iets wat we veilig als "uniek" kunnen beschouwen. In deze groep herhaalt een echte morfotype zich, het komt weer voor bij andere planten, en het heeft een consistente liptoestand, scharnieruitkomst en kelkhouding over de hele geografische achtergrond. *P. gigiportillae* komt niet overeen met een beschreven soort, valt niet in een gevestigd morfotype, en er is geen vergelijkbaar wild materiaal opgedoken door veldobservatie op een manier die een herhalende, geografisch gestructureerde vorm zou aantonen.

Om deze redenen wordt *Pleurothallis gigiportillae* hier behandeld als waarschijnlijk hybride materiaal van kwekerij-oorsprong en uitgesloten van de soortentelling, in afwachting van bewijs van stabiele herhaling in het wild.

Pleurothallis marioportillae (Doucette, Medina & Portilla)

Taxonomische behandeling: *Uitgesloten als een waarschijnlijke kwekerijhybride (kas oorsprongmateriaal), niet als soort geaccepteerd.*

Dit exemplaar lijkt niet op een beschreven soort in de sectie *Macrophyllae-Fasciculatae* en past niet in een van de morfotypen die in deze studie zijn gedocumenteerd. In plaats daarvan heeft de bloem een Frankenstein-kwaliteit, een aan elkaar genaaide uitstraling, alsof verschillende delen uit verschillende templates zijn overgenomen. De tekenset is gemengd en blijft gemengd. De gepubliceerde beschrijving kadert de plant als wildreddingsmateriaal verzameld onder een Ecuadoraanse ex situ autorisatie, waarbij het type naar verluidt bloeide in Ecuagenera, en de soort alleen bekend is van de typelocatie.

Onderzoek concludeerde echter dat het afkomstig was van de locatie van een orchideeënkwekerij en werd als een spontane hybride erkend voordat de naam werd gepubliceerd. Op basis van de bewijsstandaard die gedurende deze behandeling wordt gebruikt, is dat van belang. In deze groep herhaalt een morfotype, eenmaal reëel, zich. Het heeft interne consistentie en komt opnieuw voor bij meerdere planten, vaak in verschillende geografies, in hetzelfde kernkarakterpakket. Wanneer een plant zich niet in een morfotype wil vestigen, en wanneer de eigenschappen als een mozaïek in plaats van een samenhangend plan worden gelezen, is de meest conservatieve interpretatie hybride oorsprong.

Die interpretatie wordt ook versterkt door afwezigheid. Geen vergelijkbare plant is opgedoken op veldfoto's, in teeltgegevens met betrouwbare locatiecontext, of in het bredere vergelijkende archief dat voor dit werk is verzameld. Met andere woorden, *marioportillae* gedraagt zich niet als een lijn met een stabiele, herhaalbare tekenset. Het gedraagt zich als een eenmalige constructie.

Om deze redenen wordt *Pleurothallis marioportillae* hier behandeld als waarschijnlijk hybride materiaal van kwekerij-oorsprong, en wordt het uitgesloten van de soortentelling totdat duidelijk bewijs is van een herhalend, geografisch gestructureerd morfotype in het wild.

Te worden gedegradéerd tot synoniem (2):

Pleurothallis pudica (Karremans)

Taxonomische behandeling: *Pleurothallis pudica* wordt hier behandeld als synoniem van *P. phyllocardia* omdat het onderscheidende kenmerk dat in het oorspronkelijke verslag wordt benadrukt niet diagnostisch is. De protoloog omlijst *P. pudica* rond een "verlegen" presentatie, waarbij de bloem naar het blad draait en zich "verbergt", en benadrukt de neerliggende, liggende houding van de bloem. Die houding maakt echter al deel uit van het tekenset dat wordt gebruikt om *P. phyllocardia* te herkennen, waarvan de bloemen eveneens worden beschreven als achterovergebogen naar de bladeren gericht vanwege een naar beneden gebogen sokkel. Een cluster van ondersteunende kenmerken (kleinere habitus, rondere en plattere bloemen, kortere bloemblaadjes en een meer rechthoekige lip) vormen geen apart, herhaalbaar diagnostisch pakket, en ze wegen niet zwaarder dan de onderliggende gedeelde architectuur; daarom moet *P. pudica* worden gereduceerd tot synoniem onder *P. phyllocardia*.

Pleurothallis variabilis (Luer)

Taxonomische behandeling: *Pleurothallis ripleyi* en *P. variabilis* werden gelijktijdig gepubliceerd, en de protologen scheiden ze alleen op kleine, niet-diagnostische verschillen die geen stabiele grenzen zijn wanneer de bloemen over materiaal worden vergeleken. In beide is de bepalende architectuur hetzelfde: een verdikte lip gedomineerd door een opvallende basale callus en glenion, uitgedrukt in een consistent bloemplan in plaats van echte "variabiliteit"; volgens de regel van de eerste herziening kiest de auteur de naam *P. ripleyi* voor gebruik hier. Het epitheton *variabilis* is in dit geval ook misleidend, omdat de soort niet betekenisvol variabel is in de belangrijke kenmerken, terwijl *P. ripleyi* de naam verankert aan een persoon en een concrete historische referentie.

Te verwijderen uit dit sectieconcept door overdracht naar andere subgenera (3):

Pleurothallis glochis (Luer & Escobar)

Taxonomische behandeling: *Pleurothallis glochis* werd oorspronkelijk door Luer geplaatst in de serie *Amphygiae* binnen de subsectie *Acroniae*, het "enkelbloemige" *Acroniae*-concept dat grotendeels wordt gedefinieerd door een lang-pedunculaire presentatie en een bijzondere bloemige gestalte (met name prominente bloemblaadjes en een terete-kolom). Veldwaarnemingen tonen echter aan dat *P. glochis* niet voldoet aan de diagnostische kenmerken van *Amphygiae/Amphygiiformae* en in plaats daarvan consistent is in algehele groeiwijze en bloemstructuur met het subgeslacht *Scopula*. Om die reden wordt het, ondanks zijn historische ligging in *Amphygiae*, hier behandeld als overgebracht naar subg. *Scopula* in plaats van behouden te blijven in subsectie *Amphygiiformae*.

Pleurothallis ankyloglossa (Luer & Hirtz)

Taxonomische behandeling: *Pleurothallis ankyloglossa* werd door Luer opgenomen naast het *Amphygiae*-concept, en diende effectief als brug tussen de langpedicellerige, amphygiiforme assemblage en de meerbloemige taxa die traditioneel in het subgeslacht *Pleurothallis* worden gehouden. Bij deze behandeling wordt *P. ankyloglossa* echter uit het huidige sectieconcept verwijderd en behandeld in het subgenus *Pleurothallis*. De algemene verwantschap ligt dicht bij de meerbloemige *Pleurothallis-verzameling*, waaronder soorten als *P. stricta* en *P. languida*, dan bij de subsectie *Amphygiiformae* zoals hier beschreven. Toekomstig onderzoek kan de erkenning van een onderscheidend morfotype voor deze meerbloemige taxa ondersteunen, wat zou verduidelijken of *P. ankyloglossa* uiteindelijk explicieter met die assemblage gegroepeerd moet worden in plaats van alleen als historische link te worden genoemd.

***Pleurothallis knappii* (Luer)**

Taxonomische behandeling: *Pleurothallis knappii* werd eveneens door Luer gepositioneerd in de nabijheid van Amphygiae, wat een verband impliceert tussen de amphygiiforme verzameling en bepaalde meerbloemige soorten van het subgeslacht *Pleurothallis*. Bij deze behandeling wordt *P. knappii* verwijderd uit het huidige sectieconcept en behandeld in het subgeslacht *Pleurothallis*. De soort sluit zich meer aan bij de meerbloemige *Pleurothallis*-groep, inclusief taxa zoals *P. stricta* en *P. languida*, dan met de subsectie Amphygiiformae zoals hier gedefinieerd. De vermelding naast Amphygiae wordt daarom alleen behouden om te documenteren hoe de verbinding historisch werd gekaderd. Aanvullend onderzoek kan de herkenning van een duidelijk morfotype voor de bredere meerbloemige assemblage ondersteunen, wat het mogelijk zou zijn om te heroverwegen hoe *P. knappii* het beste wordt gegroepeerd in een toekomstige nomenclaturale supplement.

Te worden opgenomen in dit sectieconcept door overdracht van andere subgenera (2):

***Pleurothallis tryssa*, (Luer)**

Taxonomische behandeling: *Pleurothallis tryssa* wordt hier overgebracht van het subgeslacht *Pleurothallis* naar de subsectie Amphygiiformae. *Pleurothallis grobleri* (Luer 2014), behandeld als een enkelbloemig lid van de serie Amphygiae, vormt het ontbrekende anker. De bloemstructuur en vegetatieve groeiwijze komen nauw overeen met de *inaudita-tryssa-tomtroutmanii-verzameling*, waardoor *P. grobleri* een blijvende voorloper is en *P. tryssa* binnen dezelfde amphygiiforme sequentie als een opeenvolgende afgeleide plaatst. Bij *P. tryssa* ontwikkelt de trend zich naar kleinere, meer open bloemen, met een verder verkleinde **bolliip** en een bloeiwijze die tot negen bloemen kan dragen en het blad iets overschrijdt. Op dat karakterpakket en de plaatsing daarvan binnen de stapsgewijze progressie van *P. grobleri* tot en met *P. inaudita*, wordt *P. tryssa* hier behandeld als onderdeel van subsectie Amphygiiformae in plaats van behouden te blijven in subg. *Pleurothallis*.

***Pleurothallis tomtroutmanii*, (Holcomb)**

Taxonomische behandeling: *Pleurothallis tomtroutmanii* is hier overgebracht van het subgeslacht *Pleurothallis* naar de subsectie Amphygiiformae. De verbinding wordt ondersteund door *Pleurothallis grobleri* (Luer 2014), een eenbloemige soort die behandeld wordt in de serie Amphygiae waarvan de bloemstructuur en vegetatieve groei sterk overeenkomen met de *inaudita-tryssa-tomtroutmanii-set*, en zo een anker vormt voor het interpreteren van de groep als een coherente amphygiiforme assemblage. Binnen die reeks vertegenwoordigt *P. tomtroutmanii* een verdere uitbreiding van de trend, met langere bloemen, een holle lip en een duidelijk hangende bloeiwijze die aanzienlijk langer is dan het blad en tot dertien bloemen kan dragen. Op die basis, en in overeenstemming met het stapsgewijze patroon afgeleid uit het *grobleri-anker*, wordt *P. tomtroutmanii* hier behandeld als behorend tot subsectie Amphygiiformae in plaats van behouden in subg. *Pleurothallis*.

Te worden opgenomen in dit sectieconcept door overdracht van andere subgenera (2):

***Pleurothallis tryssa*, (Luer)**

Taxonomische behandeling: *Pleurothallis tryssa* wordt hier overgebracht van het subgeslacht *Pleurothallis* naar de subsectie Amphygiiformae. *Pleurothallis grobleri* (Luer 2014), behandeld als een enkelbloemig lid van de serie Amphygiae, vormt het ontbrekende anker. De bloemstructuur en vegetatieve groeiwijze komen nauw overeen met de *inaudita-tryssa-tomtroutmanii-verzameling*, waardoor *P. grobleri* een blijvende voorloper is en *P. tryssa* binnen dezelfde amphygiiforme sequentie als een opeenvolgende afgeleide plaatst. Bij *P. tryssa* ontwikkelt de trend zich naar kleinere, meer open bloemen, met een verder verkleinde **bolliip** en een bloeiwijze die tot negen bloemen kan dragen en het blad iets overschrijdt. Op dat karakterpakket en de plaatsing daarvan binnen de stapsgewijze progressie van *P. grobleri* tot en met *P. inaudita*, wordt *P. tryssa* hier behandeld als onderdeel van subsectie Amphygiiformae in plaats van behouden te blijven in subg. *Pleurothallis*.

***Pleurothallis tomtroutmanii*, (Holcomb)**

Taxonomische behandeling: *Pleurothallis tomtroutmanii* is hier overgebracht van het subgeslacht *Pleurothallis* naar de subsectie Amphygiiformae. De verbinding wordt ondersteund door *Pleurothallis grobleri* (Luer 2014), een eenbloemige soort die behandeld wordt in de serie Amphygiae waarvan de bloemstructuur en vegetatieve groei sterk overeenkomen met de *inaudita-tryssa-tomtroutmanii-set*, en zo een anker vormt voor het interpreteren van de groep als een coherente amphygiiforme assemblage. Binnen die reeks vertegenwoordigt *P. tomtroutmanii* een verdere uitbreiding van de trend, met langere bloemen, een holle lip en een duidelijk hangende bloeiwijze die aanzienlijk langer is dan het blad en tot dertien bloemen kan dragen. Op die basis, en in overeenstemming met het stapsgewijze patroon afgeleid uit het *grobleri-anker*, wordt *P. tomtroutmanii* hier behandeld als behorend tot subsectie Amphygiiformae in plaats van behouden in subg. *Pleurothallis*.

a. Soorten toegeschreven aan *Pleurothallis* sectie *Macrophyllae-fasciculatae*

Binnen de *Pleurothallis*-sectie *Macrophyllae-Fasciculatae*, samen met de verwante lijnen die historisch onder *Abortivae* en *Amphygiae* werden behandeld, zijn er 342 geldig gepubliceerde soorten.

Subsectie *Bulbophylliformae*

<i>adonis</i>	<i>baezensis</i>	<i>brinkmaniana</i>	<i>calogramma</i>	<i>elefa</i>	<i>erythrium</i>	<i>lemniscifolia</i>
<i>linguifera</i>	<i>mastodon</i>	<i>oxapampae</i>	<i>revolutiformis</i>	<i>serricardia</i>	<i>tremens</i>	<i>warrenprescottii</i>

Subsectie *Bivalviformae*

<i>acestrophylla</i>	<i>adeleae</i>	<i>aguirrei</i>	<i>ambyx</i>	<i>andreettae</i>	<i>angusta</i>	<i>angustissima</i>
<i>applanata</i>	<i>archidiachoni</i>	<i>ariana-dayanae</i>	<i>ascera</i>	<i>asplundii</i>	<i>aurita</i>	<i>austinrumleyi</i>
<i>batrachus</i>	<i>belocardia</i>	<i>bitumida</i>	<i>bivalvis</i>	<i>blepharopetala</i>	<i>bogarinii</i>	<i>bothros</i>
<i>bovilingua</i>	<i>braidiana</i>	<i>bucculenta</i>	<i>bulbosa</i>	<i>calceolaris</i>	<i>callifera</i>	<i>callosa</i>
<i>calolalax</i>	<i>canaligera</i>	<i>canidentis</i>	<i>cardiochila</i>	<i>cardiophyllax</i>	<i>cardiothallis</i>	<i>carduela</i>
<i>carnosa</i>	<i>carrenoi</i>	<i>cassidata</i>	<i>cedrinorum</i>	<i>celsia</i>	<i>chama</i>	<i>chaparensis</i>
<i>chavezii</i>	<i>chicalensis</i>	<i>cobriiformis</i>	<i>complanata</i>	<i>conformalis</i>	<i>constricta</i>	<i>convexa</i>
<i>cop-biodiversitatis</i>	<i>cordata</i>	<i>cordifolia</i>	<i>coriacardia</i>	<i>correllii</i>	<i>corysta</i>	<i>cottenii</i>
<i>crateriformis</i>	<i>crossota</i>	<i>crucifera</i>	<i>cubitoria</i>	<i>cutucuensis</i>	<i>cuzcoensis</i>	<i>cyanea</i>
<i>dariensis</i>	<i>deflexa</i>	<i>depressa</i>	<i>dewildei</i>	<i>dibolia</i>	<i>discoidea</i>	<i>dorotheae</i>
<i>dorothyfucae</i>	<i>dracuncula</i>	<i>dubbeldamii</i>	<i>embreei</i>	<i>ensata</i>	<i>erymnochila</i>	<i>escobarii</i>
<i>excavata</i>	<i>folsomii</i>	<i>fonnegrae</i>	<i>fossulata</i>	<i>franciana</i>	<i>galerita</i>	<i>ganymedes</i>
<i>gargantua</i>	<i>geographica</i>	<i>giraffa</i>	<i>giraldoi</i>	<i>glabra</i>	<i>globosa</i>	<i>gonzaleziorum</i>
<i>grandiflora</i>	<i>grandilingua</i>	<i>hawkingii</i>	<i>hawkinsii</i>	<i>hemileuca</i>	<i>hispidula</i>	<i>hoeijeri</i>
<i>homalantha</i>	<i>homeroi</i>	<i>ignivomi</i>	<i>imperialis</i>	<i>isthmica</i>	<i>jennydandreae</i>	<i>josefinae</i>
<i>jupiter</i>	<i>karremansiana</i>	<i>kashi-menkakara</i>	<i>lacera</i>	<i>lapoi</i>	<i>leucantha</i>	<i>llanganatensis</i>
<i>loreae</i>	<i>lunaris</i>	<i>lutheri</i>	<i>machupicchuensis</i>	<i>macra</i>	<i>macrocardia</i>	<i>maduroi</i>
<i>marioandresavilae</i>	<i>markgruinii</i>	<i>marthae</i>	<i>matrisilvae</i>	<i>matudana</i>	<i>megaglossa</i>	<i>megalorhina</i>
<i>microcardia</i>	<i>millei</i>	<i>miniatura</i>	<i>moniquirensis</i>	<i>monocardia</i>	<i>navisepala</i>	<i>neorinkei</i>
<i>nephroglossa</i>	<i>nitida</i>	<i>nossax</i>	<i>obpyriformis</i>	<i>octavioi</i>	<i>omoglossa</i>	<i>oncoglossa</i>
<i>oscarii</i>	<i>palliolata</i>	<i>pandurata</i>	<i>pansamalae</i>	<i>paquishae</i>	<i>paraniesseniae</i>	<i>perfusa</i>
<i>persimilis</i>	<i>petroana</i>	<i>phyllocardioides</i>	<i>phymatodea</i>	<i>pileata</i>	<i>platysepala</i>	<i>pridgeoniana</i>
<i>quitu-cara</i>	<i>recurvata</i>	<i>reginae</i>	<i>reptans</i>	<i>rhinocera</i>	<i>rhodoglossa</i>	<i>rhopalocarpa</i>
<i>robusta</i>	<i>ruberrima</i>	<i>rutrifolia</i>	<i>saccatilabia</i>	<i>sancoi</i>	<i>sannio</i>	<i>sarcohila</i>
<i>scabrilinguis</i>	<i>scaphipetala</i>	<i>scotinantha</i>	<i>scurrula</i>	<i>sergioi</i>	<i>sigynes</i>	<i>simulans</i>
<i>siphoglossa</i>	<i>solaris</i>	<i>solomonii</i>	<i>sotarae</i>	<i>stenota</i>	<i>suiniana</i>	<i>tamaensis</i>
<i>tandapiensis</i>	<i>teaguei</i>	<i>tectosepala</i>	<i>telamon</i>	<i>tinajillensis</i>	<i>titan</i>	<i>tonduzii</i>
<i>trachysepala</i>	<i>tragulosa</i>	<i>transversilabia</i>	<i>tridentata</i>	<i>trigyna</i>	<i>tuberculosa</i>	<i>tyria</i>
<i>undulata</i>	<i>upanoensis</i>	<i>vide-vallis</i>	<i>villahermosae</i>	<i>vinealis</i>	<i>winkeliana</i>	<i>zarumae</i>

Subsectie *Cardiostoliformae*

adelphe	adventurae	alopex	altimonile	andreaskayi	anthurioides	apopsis
arctata	barrowii	baudoensis	bilobulata	calamifolia	cardiostola	carmensotoana
carpishensis	castanea	compressa	conicostigma	culpameae	dejavu	diabolica
diazii	dilemma	elliottii	epiglottis	equipedites	exserta	fantastica
gonzaloii	index	iris	jaramilloi	labajosii	lanigera	latipetala
lilijae	longipetala	luna-crescens	lynniana	magnipetala	mahechae	marioi
mesopotamica	minutilabia	muriculata	nangaritzae	neobarbosae	neossa	nipterophylla
ortegae	orygmoglossa	peculiaris	pelicophora	penelops	perijaensis	peroniocephala
perryi	phyllocardia	platypetala	portillae	prolaticollaris	pseudosphaerantha	puyoensis
pyelophera	radula	ramiromedinae	rectipetala	rikseniana	rubrifolia	rubroinversa
rugosa	sabanillae	semiscabra	sphaerantha	stelidilabia	stellata	subtilis
subversa	tapantiensis	tobarii	triangulabia	troglyodytes	valladolidensis	volans
whitteniana						

Subsectie *Amphygiiformae*

<i>abortiva</i>	<i>acutilabia</i>	<i>allenii</i>	<i>amphygia</i>	<i>annectens</i>	<i>archicolonae</i>	<i>asteria</i>
<i>bucranon</i>	<i>cauda-phocae</i>	<i>flavomarginata</i>	<i>forceps-cancri</i>	<i>fugax</i>	<i>gracilipedunculata</i>	<i>grobleri</i>
<i>gymnastica</i>	<i>habenula</i>	<i>imitor</i>	<i>inaudita</i>	<i>kaynagatae</i>	<i>killipii</i>	<i>lacrima</i>
<i>liripipia</i>	<i>lobata</i>	<i>mark-wilsonii</i>	<i>mundiflorae</i>	<i>orecta</i>	<i>pseudopogon</i>	<i>quadricaudata</i>
<i>quaternaria</i>	<i>ramosii</i>	<i>sagittilabia</i>	<i>sobrina</i>	<i>somnolenta</i>	<i>stevensonii</i>	<i>tetrachaeta</i>
<i>thorleae</i>	<i>tipuloides</i>	<i>tomtroutmanii</i>	<i>tryssa</i>	<i>wigginsii</i>		

b. Subsectie *Bulbophylliformae*

De soorten binnen het *P. adonis-linguifera-complex* dienen als basis voor deze subsectie. Hoewel bulbophylliforme soorten langs de hele oostelijke kam van de Noordelijke Andes van Ecuador tot Venezuela voorkomen, zijn er slechts 14 beschreven soorten die in deze subsectie passen. Toch bestaan er waarschijnlijk nog veel meer.

In *Icones Pleurothallidarum* XXVII erkent Luer dat veel verzamelingen "de definities tarten," met intermediairen die identificatie vervagen. Hij formuleert het probleem als een taxon met overlappende verspreidingen en onzekere identificaties over veel exemplaren.

Hij maakt een belangrijk onderscheid op basis van dorsale sepalvenatie, waarbij hij *Pleurothallis adonis* als drie-aderig en "typisch" *Pleurothallis linguifera* als vijf-aderig beschrijft, terwijl hij ook vijf of zeven aders voor *P. linguifera* elders opmerkt. Luer contrasteert ook lipvorm en beschrijft een meer buisvormige of revolute conditie versus een meer langwerpige conditie, maar hij geeft toe dat sommige verzamelingen de hoofdkarakters omgedraaid tonen.

Die concessie is belangrijk, omdat het een alternatieve interpretatie ondersteunt: meerdere verschillende soorten zijn herhaaldelijk verkeerd geïdentificeerd en vervolgens samengevoegd tot *P. adonis* of *P. linguifera*, in plaats van één soort die simpelweg "zeer variabel" is. Veldwaarnemingen bevestigen dat verschillende soorten onbeschreven blijven.

De ontdekking van *Pleurothallis tremens* zou normaal gesproken leiden tot een heronderzoek van niet-type herbariummateriaal dat is toegewezen aan *P. adonis*, *P. linguifera* en verwante taxa. Als er aanvullende voorouderlijke of bijna-voorouderlijke lijnen bestaan, kunnen deze al in collecties onder onjuiste namen staan.

Echter, het behoud van herbariums stelt harde grenzen aan wat getest kan worden. Bloemen worden vaak gedroogd, geperst of ontleed. Dat verhindert functionele beoordeling van het lipscharnier en maakt het onmogelijk om te bepalen of een exemplaar ooit een vrij scharnierend, bulbofylliform mechanisme had.

Om die reden moet elke herbeoordeling zich richten op karaktercombinaties die na het behoud leesbaar blijven, zoals labellumvorm en houding, kolom-voet en labellum-hechtingskenmerken, en consistente reeksen van bloemrijke proporties, geïnterpreteerd naast geografische structuur.

Waar levende planten waargenomen kunnen worden, moet de lipmotiliteit direct in het veld worden getest. Een eenvoudige verstoringstest, met luchtbeweging en lichte aanraking, is voldoende om te bepalen of een lip vrij scharnierend, beperkt of functioneel vastgezet is. Die informatie kan niet worden teruggewonnen uit bewaard materiaal, maar is essentieel voor het interpreteren van bulbophylliforme affiniteit.

c. Soorten toegeschreven aan de subsectie *Bulbophylliformae*

Er zijn 14 soorten binnen deze subsectie die kunnen worden onderverdeeld in vier verschillende morfotypen:



Bulbophylliform: *Pleurothallis tremens* is de enige soort die momenteel is gedocumenteerd met een bulbophylliform bestuivingsmechanisme en is de enige soort binnen deze morfotypegroep. Concave dorsale kelkblad, lip substijf, bol, zeer losjes scharnierend.



Linguiform: Holle dorsale kelkblad. Diep convexe lip, rechtop tot subrecht, hebben soorten met subrectieve lippen een scherpe top die wordt behandeld als een apicaal crusulum dat wordt gebruikt om de ruimte tussen de lip en de synsepal te verkleinen.

adonis brinkmaniana calogramma lemniscifolia linguifera



Revolutiform: Concave dorsale kelkblad. De lip is diep bol, de randen buigen zich meestal op en vormen meestal een strakke buis. Basale marges blokkeren soms het scharnier. Af en toe wikkelen bloemblaadjes strak om de basis van de lip en versterken de basale randen.

baezensis elefa revolutiformis serricardia



Protobivalviform: Geëvolueerd uit zowel linguiforme als revolutiforme soorten. Concave dorsale kelkblad. Lip convex, suberect meestal onder een hoek van 45 graden. Bloemen hebben meer bivalviform kenmerken. Bij sommige soorten zijn de apicale randen gevouwen tot een apicaal crusulum dat de ruimte tussen de lip en synsepal verkleint.

erythrium mastodon oxapampae warrenprescottii

d. Subsectie *Bivalviformae*

Pleurothallis bivalvis is beschouwd als de maatstaf, de "standaard" bloem waaraan alles anders wordt gemeten. Planten die slechts licht van dat patroon afwijken, worden opgevouwen tot een breed "complex", terwijl de meest opvallende afwijkingen als aparte soorten mogen blijven staan.

Het probleem is dat de oorspronkelijke naam gebouwd is op een bloem met een ontbrekende lip. Een "standaard" die verankerd is aan een type dat niet de structuur kan laten zien waar iedereen over discussieert, is geen stevige basis. Op basis van het bewijs zou een neotype of epitype verankerd aan een plant met de verwachte prostaat, convexe lip een beter verdedigbare manier zijn om te stabiliseren wat *P. bivalvis* daadwerkelijk vertegenwoordigt.

In *Icones Pleurothallidarum* XXVII behandelt Luer *P. bivalvis* in brede zin als *P. bivalvis* sensu lato, en kadert het als een soortcomplex in plaats van een nauw afgebakende soort. Hij verbindt de naam aan Lindleys type uit de buurt van Mérida, Venezuela, merkt op dat de lip losstond van de typebloem, en beschrijft vervolgens een terugkerend "basispatroon" dat volgens hem steeds opnieuw voorkomt over een enorm verspreidingsgebied. Het beschrijven van een "basispatroon" van een type zonder lip is van nature problematisch, omdat het karakter dat deze planten het vaakst onderscheidt in het leven de gene is die het holotype niet definieert.

Luers kernargument is schaal. Hij wijst op talloze verzamelingen, van Midden-Amerika tot de Andes, die in dit *bivalvis*-patroon passen, en hij behandelt de meeste afwijkingen als kleine varianten. Volgens hem komen de variaties in zoveel combinaties voor dat het onlogisch is om een paar genoemde segregates af te splitsen terwijl de rest naamloos blijft. Als gevolg hiervan verzamelt hij veel regionale concepten onder de *bivalvis-paraphyly*, niet omdat de verschillen onzichtbaar zijn, maar omdat hij niet ziet dat ze schone, consistente breuken vormen buiten grootte en kleine proportionele verschuivingen.

Om het complex werkbaar te houden, bagatelliseert hij vegetatieve kenmerken, vooral bladvorm, die hij te variabel vindt om veel taxonomisch gewicht te dragen. Hij leunt in plaats daarvan op bloemrijke karakters en gebruikt dorsale kelkbladvenatie als praktische grensvoorwaarde. Hij beschrijft het type als drie-adrig, merkt op dat de meeste collecties effectief drie-aderen lijken, met accessoire-aders die bij grotere bloemen duidelijker zichtbaar zijn, en hij sluit expliciet duidelijk vijf-aderige collecties uit van *P. bivalvis* sensu lato, omdat het opnemen ervan het identificatieprobleem dat hij probeert te beheersen alleen maar zou verdiepen.

Ditzelfde patroon komt opnieuw voor in het *Pleurothallis microcardiacomplex*. Luer behandelt *P. microcardia* als frequent en breed verspreid, met een brede expressie, en behoudt vervolgens verschillende geografisch gepatroneerde uitschieters als ondergeschikte rangen. Hij wijst op vormen met draadachtige bloemblaadjes waarvan de uiteinden om de bladranden krullen, bloemen die hoger op het bladoppervlak liggen in plaats van bij de basis te zitten, en dorsale kelkbladen die uitzonderlijk lang worden.

In een strikt vertakkend kader leest dat als een enkele, uitzonderlijk variabele soort. In de hier gepresenteerde soortvormingsstructuur leest het als iets anders: een blijvend, gemeenschappelijk bloemplan, als een voorloper, plus meerdere dochtersoorten die dicht genoeg bij de gedeelde architectuur blijven om voor "variatie" te worden aangezien, zelfs als ze dezelfde afwijkingen op dezelfde plaatsen herhalen.

In *Pleurothallis cordata* sensu lato is Luer nog directer. Hij erkent dat meerdere herkenbare entiteiten door elkaar zijn gemengd, en behandelt ze als ondersoorten omdat tussenliggende bloemen niet ongewoon zijn. Een ondersoort is in de gewone zin een regionale uitdrukking die gevormd wordt door geografische scheiding. Dat is niet wat het bewijs hier suggereert. Dit zijn geen zeldzame randvormen die achter een barrière zijn verstopt.

In verschillende gevallen is de uitdrukking van de "ondersoort" gebruikelijk, herhaalbaar en veel voorkomend, ook in moderne fotografische documenten. In deze groep wordt "ondersoort" vaak een verzamelnaam voor overlappende, samenlevende soorten die hetzelfde basisfloraat delen, en daarom zijn zoveel namen geminimaliseerd en zijn zoveel verschillende soorten herhaaldelijk verkeerd geïdentificeerd of tot synoniem gereduceerd.

Tot slot beschrijft Luer *Pleurothallis ruberrima* als frequent en "uiterst variabel" over een uitgestrekt Andesgebied, van West-Venezuela tot Bolivia. Hij benadrukt lange ramicauls met rechtopstaande, smalle bladeren en grote bloemen die worden gevormd op lange, flexibele, hangende spokels die over de bladranden bungelen.

Hij benadrukt ook inconsistentie: de dorsale kelkplaat is meervoudig gevuld, maar het aantal aderen varieert, de randen van de kelkblad zijn meestal teruggebogen, en de lip is proportioneel klein, met een schijf die varieert van slechts licht bol tot dik eelt. Hij sluit af met een bekende conclusie, namelijk dat voorgestelde "variates" inconstant zijn en in elkaar overgaan.

Het probleem is dat de gepubliceerde illustraties onder de naam *P. ruberrima* niet slechts één enkel bloemplan met kleine verschuiving tonen. Ze vertonen incompatibele lipvormen. De in fig. 172a afgebeelde soort behoudt alleen de hypochile, vergelijkbaar met soorten als *P. calceolaris* en *P. cyanea*. In fig. 172b heeft de bloem een duidelijk gedeflexeerde lip, vergelijkbaar met *P. constricta*. De bloem in fig. 172c heeft een bijna rudimentaire lip.

Naast de lipverschillen zijn er opvallende verschuivingen in de algehele bloemmorfologie. Als je het samen leest, lijkt de set minder op één soort die variatie uitdrukt, en meer op meerdere soorten die onder één naam worden gedragen.

Gecultiveerd materiaal verkregen als *P. ruberrima* wijst dezelfde kant op. Planten kunnen bloemen produceren die ongeveer 2 tot 8 cm lang zijn, en sommige tonen lippen die slechts enkele millimeters breed zijn. Die spreiding is niet automatisch "variatie", vooral niet wanneer de lip zelf verandert van deflexed naar rudimentair niveau.

Het suggereert dat andere soorten, vooral hangende bloemsoorten, zijn gemengd vanwege een te breed concept dat elke hangende bloem als hetzelfde behandelt. Er is echter nog een detail dat misschien nog belangrijker is.

Bij sommige van deze hangbloemige soorten die nog een lip behouden, is nectar vervangen door een dikke, gelatineuze afscheiding. Bij sommige *Elleanthus*-soorten zijn slijmrijke, plakkerige afscheidingen die door bloemcolleters worden geproduceerd chemisch complex en worden ze besproken als functionele exsudaten die weefsels kunnen beschermen en bestuivers kunnen beïnvloeden. Als hier een vergelijkbare verschuiving plaatsvindt, dan kan ten minste een deel van wat onder *P. ruberrima* wordt gegroepeerd verschillende bestuivingssystemen vertegenwoordigen, niet alleen verschillende "vormen."

Hier moet de hangerconditie ook zorgvuldig worden behandeld. Hangbloemen verschijnen herhaaldelijk wanneer wolkenwoudwee de dominante druk wordt, en ze verschijnen in meerdere onderliggende bloemarchitecturen.

In die zin is "penduliform" geen enkel voorouderlijk ontwerp. Het is een laatfaseoplossing die kan worden aangebracht op bivalviforme, microcardiforme, cordatiforme, titaniforme en grandifloriforme soorten.

Als morfotypelabel wordt het gebruikt en beschrijft het een evolutionaire respons, niet een claim van een nauwe verwantschap. De praktische implicatie is eenvoudig: alleen hangerhouding is geen veilige houder voor soortlimieten, en *P. ruberrima* zoals nu toegepast lijkt een composiet dat opnieuw gesorteerd moet worden op liparchitectuur, kolomstructuur, secretietype en de rest van het mechanische geheel, niet op kleur en hangende gedrag.

In 2013 stelden Wilson et al. een aparte "Meso-Amerikaanse clade" voor en behandelden die Meso-Amerikaanse soorten als niet verwant aan morfologisch vergelijkbare Zuid-Amerikaanse soorten zoals *P. phymatodea*. De niet-resupinerende dorotheaeforme soorten verschenen echter niet uit het niets. Ze zijn geëvolueerd uit resupinatieve bivalviforme voorouders over vele generaties.

De Zuid-Amerikaanse bivalviforme analogen die die reeks zouden voltooiën, ontbreken in de analyse. Een tweede opening verschijnt wanneer de kaart wordt getekend uit holotypeverzamelingsgegevens. Tussen Panama en Colombia is er een brede corridor waaruit weinig tot geen soorten zijn verzameld. Standaard betekent dat dat de Panama-Colombia-corridor en de aangrenzende noordelijke Andes-interfaces helemaal niet zijn bemonsterd.

Onder de hier gedocumenteerde soortvormingsstructuur zijn die ontbrekende tussenmaterialen niet toevallig. Zij zijn precies de soort die het verhaal over de geografische grenzen heen zou verbinden. Wanneer ze afwezig zijn, kan een strikt vertakkende analyse een onvolledige keten veranderen in de illusie van afzonderlijke oorsprongen.

Er is ook een praktisch probleem omdat het gecultiveerde materiaal in de analyse wordt gebruikt. Wanneer sequenties afkomstig zijn van gecultiveerd, niet-gecertificeerd materiaal, kan identiteit onzeker zijn en kunnen planten zich anders uiten onder broeikasomstandigheden. Om deze redenen kan DNA een specifieke Meso-Amerikaanse clade niet betrouwbaar ondersteunen.

Van de vier voorgestelde subsecties is *Bivalviformae* het meest verwaarloosd en vereist het veel sortering en correctie. Er zijn momenteel veel namen die als synoniemen worden behandeld en die verschillende soorten vertegenwoordigen. Het toepassen van deze logische grenzen en morfotypen brengt orde en duidelijkheid in de subsectie.

e. Soorten Toegeschreven aan Subsectie *Bivalviformae*

There are 203 species within this subsection which can be divided into 8 distinct morphotypes.



Bivalviform: Kelkbladen even groot. Diep tot oppervlakkig holle dorsale kelkblad. Dorsale kelkplaat en synsepaal afgerond of langwerpig. Lip bol, vlak of hol, prostaat tegen de synsepal. Sommige soorten hebben bijna rudimentaire lippen.

<i>acestrophylla</i>	<i>archidiachoni</i>	<i>asplundii</i>	<i>austinrumleyi</i>	<i>bivalvis</i>	<i>bothros</i>	<i>bucculenta</i>	<i>bulbosa</i>
<i>callifera</i>	<i>canaligera</i>	<i>canidentis</i>	<i>cardiophyllax</i>	<i>carduela</i>	<i>cedrinorum</i>	<i>celsia</i>	<i>chama</i>
<i>convexa</i>	<i>cop-biodiversitatis</i>	<i>cordifolia</i>	<i>correllii</i>	<i>cottenii</i>	<i>cutucuensis</i>	<i>dariensis</i>	<i>discoidea</i>
<i>dubbeldamii</i>	<i>embreei</i>	<i>folsomii</i>	<i>fonnegrae</i>	<i>geographica</i>	<i>giraffa</i>	<i>giraldoi</i>	<i>grandilingua</i>
<i>hawkingii</i>	<i>hemileuca</i>	<i>homalanthia</i>	<i>homeroi</i>	<i>isthmica</i>	<i>karremansiana</i>	<i>kashi-menakakai</i>	<i>lapoi</i>
<i>leucantha</i>	<i>macrocardia</i>	<i>matrisilvae</i>	<i>matudana</i>	<i>megaglossa</i>	<i>obpyriformis</i>	<i>omoglossa</i>	<i>recurvata</i>
<i>robusta</i>	<i>solomonii</i>	<i>sotarae</i>	<i>tandapiensis</i>	<i>telamon</i>	<i>trigyna</i>	<i>tyria</i>	<i>upanoensis</i>
<i>vide-vallis</i>							



Microcardia: Kelkbladen zijn even groot, langwerpig en smaller dan bivalviforme soorten. Diep tot oppervlakkig holle dorsale kelkblad. Lip bol, vlak of hol, prostaat tegen de synsepal.

<i>andreettae</i>	<i>angustissima</i>	<i>ariana-dayanae</i>	<i>chaparensis</i>	<i>coriacardia</i>	<i>cuzcoensis</i>	<i>fossulata</i>	<i>franciana</i>
<i>ignivomi</i>	<i>microcardia</i>	<i>millei</i>	<i>miniatura</i>	<i>moniquirensis</i>	<i>paquishae</i>	<i>persimilis</i>	<i>petroana</i>
<i>rhinocera</i>	<i>scabrilinguis</i>	<i>tamaensis</i>	<i>tectosepala</i>	<i>undulata</i>	<i>vinealis</i>		



Cordatiform: Kelkbladen zijn even groot. Dorsale kelkblad, ondiep hol tot bol. De lip is doorgaans vlak, hoewel enkele licht bol zijn. Kelkbladen zijn meestal overextendede.

<i>angusta</i>	<i>applanata</i>	<i>complanata</i>	<i>cordata</i>	<i>crossota</i>	<i>dibolia</i>	<i>erymnochila</i>	<i>escobarii</i>
<i>hawkinsii</i>	<i>hispidula</i>	<i>marioandresavilae</i>	<i>monocardia</i>	<i>phyllocardioides</i>	<i>rhodoglossa</i>	<i>rhopalocarpa</i>	<i>rutrifolia</i>
<i>sergioi</i>	<i>trachysepala</i>	<i>tuberculosa</i>					



Titaniform: Meestal grote tot zeer grote bloemen. Kelkbladen zijn even groot. Dorsale kelkblad, ondiep hol tot bol. Synsepal is ondiep hol tot zeer diep hol. Lip strak tegen de synsepale lip, bij de meeste concave maar bij sommige soorten alleen teruggebracht tot de hypochile.

<i>bovilingua</i>	<i>calceolaris</i>	<i>callosa</i>	<i>calolalax</i>	<i>cardiochila</i>	<i>cardiothallis</i>	<i>cyanea</i>	<i>dewildei</i>
<i>gonzaleziorum</i>	<i>lunaris</i>	<i>navisepala</i>	<i>oncoglossa</i>	<i>oscarii</i>	<i>perfusa</i>	<i>scotinantha</i>	<i>solaris</i>
<i>titan</i>	<i>villahermosae</i>						



Grandifloriform: Bloemen klein tot zeer groot. Dorsale kelkblad, diep hol. Synsepal afgeplat of licht bol. De randen van de lip vouwden om het scharnier bij sommige soorten te blokkeren. Bloemblaadjes die in een paar soorten neerdalen. In de meeste gevallen worden de bloemblaadjes gebruikt als wig tussen de lip en het synsepal. Als de bloemblaadjes worden verwijderd, is het scharnier volledig functioneel. Bloemblaadjes

<i>aguirrei</i>	<i>chavezii</i>	<i>galerita</i>	<i>imperialis</i>	<i>maduroi</i>	<i>neorinkei</i>	<i>pandurata</i>	<i>sarcochila</i>
<i>tonduzii</i>	<i>ascera</i>	<i>corysta</i>	<i>gargantua</i>	<i>jupiter</i>	<i>markgruinii</i>	<i>nephroglossa</i>	<i>pileata</i>
<i>siphoglossa</i>	<i>blepharopetala</i>	<i>deflexa</i>	<i>grandiflora</i>	<i>llanganatensis</i>	<i>marthae</i>	<i>nossax</i>	<i>quitu-cara</i>
<i>suiniana</i>	<i>cassidata</i>	<i>dracuncula</i>	<i>hoeijeri</i>	<i>lutheri</i>	<i>megalarhina</i>	<i>palliolata</i>	<i>reginae</i>
<i>teaguei</i>							



Kruisvormig: Bloemen die meestal volledig tegen het blad gedrukt zijn. Sommige soorten hebben dorsale kelkbladen overgestrekt maar nog niet volledig geklemd. De kolom is verkleind en vlak met de rand. Lip convex naar concave, volledig gedrukt op het synsepal.

braidiana *carnosa* *chicalensis* *crucifera* *cubitoria* *depressa* *glabra* *jennydandreae*
josefinae *pridgeoniana* *winkeliana*



Dorotheaeform: Enkele soorten lijken typisch bivalvilform, behalve dat de lip is gedegradieerd tot een diepe, labelvormige sulcus. De meeste soorten zijn niet-resupineerd met een diepe labelvormige sulcus.

ambyx *aurita* *bitumida* *bogarinii* *carrenoi* *cobriiformis* *crateriformis* *dorotheae*
excavata *globosa* *lacera* *loreae* *nitida* *pansamalae* *paraniesseniae* *phymatodea*
reptans *saccatilabia* *sancoi* *scaphipetala* *simulans* *transversilabia* *tridentata*



Penduliform: Hangende bloemen komen herhaaldelijk voor in bivalvilforme, microcardiforme, cordatiforme, titaniforme en grandifloriforme soorten. De lippen van de soort zijn hetzelfde als wat in deze morfotypen voorkomt. De bloemen zijn echter hangend, meestal hangend over de rand van het blad, of aan het spathachtige schutblad aan de basis van een rechtopstaand blad.

adeleae *batrachus* *conformalis* *constricta* *ensata* *ganymedes* *machupicchuensis* *macra*
octavioi *platysepala* *ruberrima* *sannio* *scurrula* *sigynes* *stenota* *tinajillensis*
tragulosa *zarumae*

f. Subsectie *Cardiostoliformae*

Luer herkende de subsectie *Cardiostolae* als een samenhangende eenheid als een geheel aan de hand van de algehele bouw en de bouw. Dit zijn planten met ontbogen, hartvormige bladeren, met volwassen bladen die min of meer conduplicate aan de basis zijn, die vervolgens bijna 180 graden van de ramicaul af gebogen zijn. Bij de bloem is de kolom ontdaan van vleugels, is de kolomvoet rudimentair of ontbreekt, en de helmknop zit van apicaal tot subapicaal als onderdeel van hetzelfde diagnostische pakket.

Vanaf daar gaat het verhaal snel, omdat veel van deze soorten niet afhankelijk zijn van langzame, geleidelijke hervorming van de lip om de functie te veranderen. Ze gebruiken resupinatie als een kortere route. Een draai in de zich ontwikkelende knop, geleid door gravitropische controle, kan het labellum ten opzichte van de zwaartekracht herpositioneren zonder de hele bloem opnieuw op te bouwen. Zodra de lip in een nieuwe oriëntatie is verplaatst, kan de scharnierwerking alleen door houding worden geneutraliseerd, zelfs voordat de lip structureel is gereduceerd.

Verschillende resupinatiepatronen komen terug. Bij één roteert de knop 180 graden tijdens de ontwikkeling, en naarmate hij rijpt wordt, trekt de pedicel zich samen, trekt de bloem naar voren en houdt de lip omhoog tegen de zwaartekracht terwijl de lip in de loop van de tijd blijft krimpen. In een andere maakt de knop een volledige 360-graden rotatie en eindigt precies waar hij begon, een netto nul beweging die nog steeds functionele gevolgen heeft, vooral voor het afvoeren van water. In weer een ander draait de knop 180 graden, schuift de pedicel uit, en dan draait de knop nog eens 180 graden zodat de bloem naar achteren kijkt. In elk geval is de uitkomst consistent. De rand komt terecht op een plek waar hij beschut is, en waar aanhoudend vocht minder kans heeft om zich op te hopen.

In nevelwoudweer wordt water een constante druk. Het synsepal, zo vaak een nette holle bekken, kan veranderen in een reservoir in mist, motregen en wolken druppel. Als reactie daarop begonnen deze soorten de bloem te openen, waardoor de architectuur werd platgedrukt zodat water niet kon blijven hangen. Over de sequentie die in het veld en in platen is vastgelegd, herhaalt dezelfde richtingsverschuiving zich. Diep holle kelkbladen maken plaats voor een oppervlakkige holing, gevolgd door vlakke, meer open vormen. De synsepale reflexen, de blootstelling nemen toe, en de bloem verliest water voordat het zich kan verzamelen.

Tegelijkertijd wordt het blad onderdeel van de techniek. Sommige soorten leunen de ramicaul naar voren zodat het blad het dak van de bloem omlijnt, en de bloem kijkt naar de grond onder zijn eigen bladerdak. Anderen duwen de gewoonte nog verder, met hangende bladeren en bloemen dicht tegen het oppervlak gehouden, zodat het water schoon wegloopt in plaats van de lip te overstromen. In koudere, nattere en winderige gebieden dient bladreductie twee doelen tegelijk. Het helpt vocht dicht bij de plant vast te houden en biedt minder weerstand tegen de wind, zodat de bloem stabiel blijft als het weer dicht wordt.

Het beloningssysteem verandert ook. De glenion wordt groter en bij veel soorten maakt hij plaats voor een brede, met nectar gevulde labelle sulcus, een opstelling die de bestuiver waarschijnlijk langer op zijn plaats houdt en de kans vergroot dat een bezoek eindigt in bestuiving.

In enkele leden van deze subsectie bereikt diversificatie haar meest extreme eindpunt. De rand, ooit een landingsplatform, blijft krimpen totdat hij nauwelijks nog aanwezig is. Naarmate die reductie vordert, stijgen de basale lobben, flankeren de kolom en krullen vervolgens naar binnen. Uiteindelijk beginnen ze zich om de zuil zelf te wikkelen, en wordt de rand gereduceerd tot een rest.

Alles bij elkaar genomen is dit geen losse verzameling van "gelijk uitziende" planten. Het is een herhaalbare reeks van vegetatieve houding, kolomvereenvoudiging, resupinatiegedrag, vochtafvoerende bloemarchitectuur en gecorreleerde veranderingen in beloning en lipreductie. Die combinatie is voldoende bewijs om het behandelen van deze soorten als een aparte subsectie te rechtvaardigen.

g. Soorten toegeschreven aan subsectie *cardiostoliformae*

Er zijn 85 soorten binnen deze subsectie die kunnen worden onderverdeeld in 2 verschillende morfotypen. Veel van deze morfotypen kunnen worden ingedeeld in een van de vier categorieën van resupinatie.



Cardiostoliform: Dorsale sepal ondiep concave tot convex. Synsepal ondiep concave, convex, repeteus of reflex. Lippen zijn met 50% of meer achteruitgegaan. Ramicauls rechtop, onderopgericht, hangend of boogvormig. De "lilijae"-achtige bloemen vormen het oorspronkelijke sjabloon voor de soorten in deze groep. Soorten met reflexvormige bloembladjes verschenen later.

<i>adelphe</i>	<i>adventurae</i>	<i>alopex</i>	<i>andreaskayi</i>	<i>apopsis</i>	<i>arctata</i>	<i>barrowii</i>	<i>baudoensis</i>
<i>calamifolia</i>	<i>cardiostola</i>	<i>carmensotoana</i>	<i>carpishensis</i>	<i>castanea</i>	<i>compressa</i>	<i>conicostigma</i>	<i>culpameae</i>
<i>diabolica</i>	<i>diazii</i>	<i>dilemma</i>	<i>elliottii</i>	<i>epiglottis</i>	<i>equipedites</i>	<i>exserta</i>	<i>fantastica</i>
<i>gonzaloi</i>	<i>iris</i>	<i>labajosii</i>	<i>lanigera</i>	<i>latipetala</i>	<i>lilijae</i>	<i>lynniana</i>	<i>magnipetala</i>
<i>mahechae</i>	<i>marioi</i>	<i>minutilabia</i>	<i>muriculata</i>	<i>nangaritzae</i>	<i>neobarbosae</i>	<i>neossa</i>	<i>nipterophylla</i>
<i>ortegae</i>	<i>orygmoglossa</i>	<i>peculiaris</i>	<i>pelicophora</i>	<i>penelops</i>	<i>perijaensis</i>	<i>peroniocephala</i>	<i>perryi</i>
<i>platypetala</i>	<i>portillae</i>	<i>pseudosphaerantha</i>	<i>puyoensis</i>	<i>pyelophera</i>	<i>ramiromedinae</i>	<i>rikseniana</i>	<i>rubrifolia</i>
<i>rubroinversa</i>	<i>sabanillae</i>	<i>semiscabra</i>	<i>sphaerantha</i>	<i>stelidilabia</i>	<i>stellata</i>	<i>subtilis</i>	<i>subversa</i>
<i>tobarii</i>	<i>troglodytes</i>	<i>valladolidensis</i>	<i>volans</i>	<i>whitteniana</i>			



Phyllocardiiform: Dorsale kelkblad, ondiep concave tot bol. Synsepal ondiep concave, convex, repeteus of reflex. Lippen rugose of verrucose, met 50% of meer gedegradieerd. Ramicauls rechtop, subrechtop, hangend of boogvormend bijna altijd met een subrechte spathaceous schutblad.

<i>altimonile</i>	<i>anthurioides</i>	<i>bilobulata</i>	<i>dejavu</i>	<i>index</i>	<i>jaramilloi</i>	<i>longipetala</i>	<i>luna-crescens</i>
<i>mesopotamica</i>	<i>phyllocardia</i>	<i>prolaticollaris</i>	<i>radula</i>	<i>rectipetala</i>	<i>rugosa</i>	<i>tapantiensis</i>	<i>triangulabia</i>

Soorten resupinatie



Geniekinversie: Een normale 180° resupinatie vindt plaats tijdens de ontwikkeling, waarna een late stadium van geniculatie en/of pedicelvernuwing de uiteindelijke presentatie verandert, zodat de bloem "omgekeerd" wordt gehouden ten opzichte van de zwaartekracht, waarbij de lip omhoog wijst (of in ieder geval omhoog wordt gehouden tegen de zwaartekracht in) wanneer de bloem opengaat.



Net-zero resupinatie: De knop draait tijdens de ontwikkeling een volledige 360° en eindigt waar hij begon, zodat de open bloem er ook niet resupineerd uitziet, ook al is hij wel resupineerd. Functioneel is het "rotatie zonder netto verandering" in de uiteindelijke oriëntatie.



Geniekvormige afbuiging: Er vindt een normale 180° resupinatie plaats, waarna de pedicel buigt en/of samentrekt op een manier die de bloem naar voren en omlaag duwt, zodat de lip naar de grond gericht is of naar het bladoppervlak wordt gedrukt. Dit is het "neerwaartse" tegenhanger van geniculate inversion.



Retrotorsie: De knop resupineert (180°), en gaat dan verder met een extra achterwaartse draai (nog eens 180°) zodat de bloem uiteindelijk weer naar het blad wordt gedraaid. Het eindresultaat is een bloem die er "omgekeerd" uitziet, met de lip die is verplaatst tot een meer beschermde, naar achteren gerichte presentatie.

h. Subsectie *Amphygiiformae*

In *Icones Pleurothallidarum* XVII behandelt Luer de serie *Amphygiae* als de enkelbloemige, lang-pedicellate subset binnen de subsectie *Acroniae*. In zijn sleutel karakteriseert hij deze planten als meestal resupineerd, vaak langgepedicelleerd, met prominente bloemblaadjes die vaak afdalen en sigmoïde worden, en met een driehoekige, scherpe lip waarvan de basale hoeken mogelijk als een lob lijken. Hij merkt ook een semiterete kolom in deze set op. Met andere woorden, *Amphygiae* is zijn "enkelbloemige *Acroniae*"-concept, voornamelijk gedefinieerd door bloemhouding, pedicellengte, bloemblaadvorm en een driehoekige scherpe lip, in plaats van door vegetatieve kenmerken.

Pleurothallis killipii, met zijn grote bloemen op een rechtopstaande pedikel, wordt altijd gezien als een buitenbeentje binnen *Macrophyllae-Fasciculatae*. Bij bivalviforme soorten neemt de lip over vele generaties af, van rechtop tot suberect, totdat deze uiteindelijk tegen het synsepal rust en het scharnier functioneel geneutraliseerd wordt. Cardiostoliforme soorten versnellen die overgang door resupinatie toe te passen, waarbij de scharnierwerking via houding wordt geneutraliseerd terwijl de lip blijft krimpen.

Bij *P. killipii* ziet de verschuiving er anders uit. In plaats van "te vallen" in plaats van te vallen, lijkt de lip van de basis naar beneden in de synsepal te smelten, alsof een rits dicht is. Het eerste contact vindt plaats aan de basis, precies waar een scharnier normaal zou draaien.

Zodra dat basale contact is gemaakt, wordt het scharnier effectief geneutraliseerd. De lip wordt verankerd en vervolgens geleidelijk meer volledig geplaatst, totdat hij stevig tegen de synsepal ligt. Nadat de lip volledig in positie is gedrukt, gaat deze verder degenereren en tegelijkertijd begint de pedicel te verlengen.

Naarmate nevelwouden wijdverspreider werden in zowel de Noordelijke Andes als Meso-Amerika, nam er een nieuwe druk over: water. In deze bossen worden planten voortdurend nat gehouden door mist, motregen en wolkenruppels, niet alleen door regenbuien. Voor een bloem die afhankelijk is van een bezoeker die blijft zitten, is dat belangrijk.

Bij *P. killipii* leest de verschuiving naar de amfygiiforme toestand als een directe reactie op die natte wereld. De ooit rechtopstaande pedicel wordt boogvormig en de bloem buigt naar beneden, waarbij het kolomgebied onder het blad als een klein dak wordt weggeklemd.

Veel bestuivers zijn geen elegante zweefdieren. Ze kruipen en ze onderzoeken. Een hangbloem geeft hen een beschutte werkruimte, beschermd tegen afspoeling en spetteren, en houdt de voortplantingsdelen functioneel wanneer de rest druipnat is.

Luer behandelt *P. quadricaudata*, *P. tetrachaeta* en *P. tipuloides expliciet* als "nauw verwant" en "aan de oppervlakte vergelijkbaar", en merkt op dat de langverzwakte kelkbladen en bloemblaadjes "onscheidbaar" zijn, en suggereert zelfs dat lipmorfologie "mogelijk samensmelt" als er genoeg exemplaren beschikbaar zijn. Die framing heeft decennia van achteloos op één kop gooien en routinematige verkeerde identificatie aangemoedigd. In feite zijn de drie niet "in wezen hetzelfde," en gedragen ze zich niet als uitwisselbare lokale varianten.

P. quadricaudata produceert doorgaans veel grotere bloemen met duidelijk langere bloemblaadjes die meestal naar beneden dalen, vaak bijna parallel aan de synsepal. De bloem wordt op een rechtopstaande pedicel gehouden, meestal parallel aan het blad uitgelijnd, met de lip naar boven gericht. Luers eigen beschrijving benadrukt de schub en aanwezigheid van de langstaartige perianth, en merkt op dat de langstaartbloem rust op de rug van een eivormig blad.

P. tetrachaeta daarentegen heeft een meer delicaat, hangende presentatie: de pedicel bogen en de bloem is naar beneden gericht. Zelfs waar de lang, verzwakte kelkbladen en bloemblaadjes op de andere lijken, scheidt Luer het door een veel kleinere lip, "slechts half zo groot," zonder basale lobben.

P. tipuloides is de meest uiteenlopende van de drie en sluit zich natuurlijker aan bij *P. killipii* dan bij *P. tetrachaeta*. De bloemen worden gedragen op een rechtopstaande pedicel met stijve bloemblaadjes die in een neutrale, uitgestrekte positie worden gehouden, en de rand is totaal anders dan de andere. In Luers sleutel wordt *P. tipuloides* onmiddellijk gescheiden door een langere lip met rechtopstaande, gedenticuleerde basale lobben. Zijn soortbeschrijving herhaalt die diagnose: een eivormig-drielobbige lip van ongeveer 5 mm lang, met rechtopstaande, afgeronde, getande basale lobben die de kolom omarmen.

These differences matter because they are not cosmetic. They alter how the flower is presented to a pollinator, how water runs across the perianth, and how reliably the column region remains functional in persistently wet conditions. A pendant or downward-facing flower creates a sheltered working space beneath the leaf, protected from runoff and splash, and that shelter matters in cloud forests where fog, drizzle, and cloud drip keep flowers continuously wet.

Luer segregates section *Abortivae* for a single species, *Pleurothallis abortiva*. He explains the name as referring to an "abortive" condition, and he defines the section by a combination he treats as unique within the subgenus: a small, vestigial lip positioned beneath a much larger, terete, footless column, meaning it lacks a column-foot. He notes a superficial resemblance to the single-flowered members of series *Amphygiae* but separates *P. abortiva* immediately on the basis of that vestigial lip paired with a large, terete, footless column.

Field observations suggest that a small cluster of species repeatedly shares this same essential column and stigma architecture, even as the lip ranges from nearly vestigial to effectively absent. Vegetatively, these plants also resemble amphygiiform species, and they show the same range of presentation, from erect to suberect pedicels, to arching pedicels, to fully pendant flowers.

The field record further suggests *P. habenula* as a persisting progenitor to *P. kaynagatae*, and *P. fugax* (or similar species) as a potential progenitor to *P. neossa*. The remaining species cluster more closely with the *habenula-kaynagatae* set in overall build, and they share the same column structure whether the lip is reduced to a remnant or disappears entirely. For these reasons, section *Abortivae* is absorbed here into subsection *Amphygiiformae* as abortiviform morphotypes, rather than retained at a separate sectional rank.

De publicatie van *Pleurothallis lacrima* in 2022, een amfygiïforme soort met meerdere bloemen, leidde tot een heronderzoek van taxa die historisch in het subgeslacht *Pleurothallis* werden geplaatst. *P. lacrima* produceert bloemen die ondubbelzinnig binnen de *P. quadricaudata*-groep vallen, maar ze zijn slechts een fractie van de grootte. Het breekt ook met de standaard *verwachting van solitaire bloemen bij Amphygiae*. In plaats van eenbloemig te zijn, draagt *P. lacrima* drie tot vijf bloemen per bloeiwijze.

Een vergelijkbare mismatch verschijnt in de publicatie van *P. inaudita* uit 2023. Daar wordt *P. imitor* gebruikt ter vergelijking, maar de twee zijn niet vergelijkbaar in presentatie of structuur. *P. inaudita* komt veel nauwer overeen met *P. tryssa*, en verschilt vooral doordat er minder bloemen per bloeiwijze zijn, elk aanzienlijk groter.

Pleurothallis grobleri (Luer 2014) vormt het ontbrekende anker. Het is een eenbloemige soort die in serie *Amphygiae* wordt behandeld, maar de bloemen komen sterk overeen met die van *P. inaudita*, *P. tryssa* en *P. tomtroutmanii*, en de vegetatieve gewoonte is vergelijkbaar congruent. Deze combinatie ondersteunt *P. grobleri* als een persistent voorloper waaruit de *inaudita–tryssa–tomtroutmanii-verzameling* kan worden geïnterpreteerd als opeenvolgende afgeleiden. De afgeleide richting is consistent en stapsgewijs:

(A) *P. grobleri* begint de serie met grotere, solitaire bloemen.

(B) *P. inaudita* volgt met een meer open bloem, een verkleinde lip en één tot drie bloemen per bloeiwijze; de bloeiwijze zit bovenop het blad en is korter dan het blad.

(C) *P. tryssa* zet de trend voort met veel kleinere, meer open bloemen, een verder verkleinde bollip en een bloeiwijze van maximaal negen bloemen die iets langer is dan het blad.

(D) *P. tomtroutmanii* verlengt de presentatie nog verder, met langgerekte bloemen, een holle lip en een hangende bloeiwijze die aanzienlijk langer is dan het blad en tot dertien bloemen kan dragen.

Om deze redenen worden *P. inaudita*, *P. tryssa* en *P. tomtroutmanii* opgenomen in de subsectie *Amphygiiformae*. Aanvullend onderzoek kan de herkenning van een onderscheidend morfotype ondersteunen voor andere meerbloemige taxa die historisch in het subgeslacht *Pleurothallis* worden gehouden, waaronder *P. languida*, *P. phalangifera*, *P. tenuisepala* en *P. stricta*.

Luer had deze verbinding al indirect geïmpliceerd door *P. knappii* en *P. ankyloglossa* naast het *Amphygiae-concept* op te nemen, waarmee hij effectief de meerbloemige taxa van het subgeslacht *Pleurothallis* met de amphygiïforme assemblage verbond.

Bij deze behandeling worden *P. knappii* en *P. ankyloglossa* echter uit dit sectieconcept verwijderd en behandeld in het subgeslacht *Pleurothallis*. Hun plaatsing wordt daarom alleen aangehaald om te laten zien hoe de verbinding historisch is gekaderd, niet als onderdeel van de hier gehanteerde afgrenzing.

i. Soorten toegeschreven aan subsectie *Amphygiiformae*

There are 40 species within this subsection which can be divided into 2 distinct morphotypes:



Amfygiiform: Kelkbladen hol, langwerpig of verzwakt, even groot. Lip convex naar concave. Bloemen worden geproduceerd uit een langgerekte rechtopstaande, onderrechte, boogvormige of hangende pedicel.

acutilabia	allenii	amphygia	annectens	archicolonae	asteria	bucranon
cauda-phocae	flavomarginata	forceps-cancri	fugax	grobleri	gymnastica	imitor
inaudita	killipii	lacrima	liripipia	mark-wilsonii	mundiflorae	orecta
quadricaudata	quaternaria	ramosii	sagittilabia	sobrina	somnolenta	stevensonii
tetrachaeta	thoerleae	tipuloides	tomtroutmanii	tryssa		



Abortiviform: Kelkbladen hol, langwerpig, scherp, even groot. De soorten in dit morfotype delen dezelfde kolomstructuur, ongeacht of de lip tot een restant wordt gereduceerd of volledig verdwijnt.

abortiva gracilipedunculata habenula kaynagatae lobata pseudopogon wigginsii

j. Nieuwe taxa

Pleurothallis tremens, K.W. Holcomb, *sp. nov.*

Plant groot van formaat, epifytisch, mogelijk terrestrisch, caespitose, wortels zeer slank.

Ramicauls tot 26 cm lang, zeer slank, rechtop, omgeven door een dunne buisvormige omhulsel onder het midden en een andere aan de basis.

Blad 14 cm lang, 7,5 cm breed, coriaceus, eivormig, scherp, basis cuneavormig, zittend.

Bloeiwijze is een enkele, opeenvolgende, resupinerende bloem, geboren uit een liggend spathachtig schutblad aan de basis van het blad.

Labellum (lip) 11 mm lang, 4,5 mm breed, paars, bol, langwerpig met een goed ontwikkelde orbiculaire glenion aan de basis en een longitudinale groef die begint bij de glenion en loopt over de lengte van de lip tot aan de top, basale lobben afgerond, apex subacuut met een klein crusulum aan de abaxiale zijde van de lip, zeer losjes verbonden met de kolomvoet door een echte scharnier.

Dorsale beker 16 mm lang, 11 mm breed, drie-aderig, paars doordrongen met wit aan de top, membraneus, kaal, eivormig.

Synsepal, 15 mm lang, 11 mm breed, drie-aderig, geel doordrenkt met paars aan de basis, gla, ovaal, hol.

Bloemblaadjes 12 mm lang, 2 mm breed, 1-aderig, rooskleurig, dalend, licht naar binnen gebogen, smal langwerpig, spits.

Zuil 3 mm lang, 2 mm breed, halfteret, tweevoudig, nog een apicaal punt, stigma apikal.

Etymologie: Van het Latijnse tremens "trillen", een verwijzing naar de losjes gebogen lip die beweegt bij het minste briesje.

ECUADOR: Zonder verzamelgegevens. K.W. Holcomb 18031 (Holotype: GEO)

Diagnose: *Pleurothallis tremens* is een reliktsort binnen de sectie *Macrophyllae-Fasciculatae*, omdat het de enige overlevende voorouderlijke soort binnen de sectie is. *P. tremens* is een van de 14 bulbophylliforme soorten die de voorouders zijn van alle *Pleurothallis*-soorten in de sectie *Macrophyllae-fasciculatae*, en het is de enige soort in deze sectie met een bulbophylliform bestuivingsmechanisme, een subrechte, bolvormige lip die met de kolomvoet is verbonden door een echt scharnier.



Pleurothallis elefa*, K.W. Holcomb, *sp. nov.

Plant 21 cm hoog, epifytisch, caespitose, wortels zeer slank.

Ramicauls tot 27 cm lang, zeer slank, rechtop, omgeven door een dunne buisvormige schede onder het midden en een andere aan de basis.

Blad 12 cm lang, 6,75 cm breed, donkergroen met lichtgroene aders, coriacea, cordate, acute, de basis cuneate, zittend.

Bloeiwijze 1 tot 3, gelijktijdig, resupineert bloemen, voortkomend uit een liggend spathaceous schutblad aan de basis van het blad.

Labellum (lip) 18 mm lang, 2 mm breed, feloranje doordrongen met rood langs de basale randen, rechtop, diep bol, basale randen terugdraaiend en vormen een strakke buis een kwart onder de basis tot aan de top, verrucose, met een goed ontwikkelde glenion aan de basis, verbonden met de kolomvoet door een vernauwd, gewichtsgevoelig scharnier.

Dorsale sepal 17 mm lang, 8 mm breed, 5-adrig, oppervlakkig hol, perzikkleurig, membranueel, glab, ovaal, spits.

Synsepal, 17 mm lang, 8 mm breed, 5-adrig, roze, membranaal, gla, langwerpig-eivormig, getailleerd, spits.

Bloemblaadjes 11 mm lang, 2 mm breed, 1 aderen gevuld, rood, rechtop, uitwaaiend aan het onderste derde deel, scherp.

Zuul 1 mm lang, 2 mm breed, bilob, de helmhelm en dwars stigma apicaal.

Etymologie: Van het Latijnse *elefa* "de olifant", verwijzend naar de gedraaide lip en langgerekte bloemblaadjes die lijken op de slurf van een olifant en tu.

ECUADOR: Geen verzamelgegevens. *K.W. Holcomb 18033 (Holotype: GEO)*

Diagnose: *Pleurothallis elefa* is een revolutiforme soort. Bij deze soorten vormen de rand van de rand een strakke buis, waardoor de lip op de snuit van een olifant lijkt. De dalende, naar buiten gebogen bloemblaadjes lijken op slagstanden.



Pleurothallis warrenprescottii*, K.W. Holcomb, *sp. nov.

Plant: Klein, epifytisch, caespitose, zeer dunne wortels.

Ramicaulen: tot 11 cm lang, zeer dun, rechtop, omgeven door een dunne buisvormige schede onder het midden en een andere aan de basis.

Blad: 7,5 cm lang, 2,25 cm breed, hartvormig, coriaceous, ovaal, spits, de basis cuneat, zittend.

Bloeiwijze: een fascikel van opeenvolgende, enkele gele bloemen, geboren uit een spatachtig schutblad aan de basis van het blad.

Labellum (Lip): 3,5 mm lang, 2,5 mm breed, geel, substijf, bol, glad met een nectarafscheidend epitheel bedekt met druppels en een goed ontwikkelde glenion aan de basis, drielobbig, basale lobben afgerond, top rond.

Dorsale kelk: 6,5 mm lang, 3 mm breed, met 3 aders, geel, membraneus, kaal, eivormig, ondiep hol, scherp.

Synsepal: 6 mm lang, 3,5 mm breed, met 3 aders, geel, membranaal, kaal, eivormig, ondiep hol, de zijanten licht teruggetrokken, scherp.

Bloemblaadjes: 5 mm lang, 1 mm breed, 1 adert, geel, gefragmenteerd, scherp.

Zuil: 1 mm lang, 1 mm breed, dubbel bezaaid, een niet-apicaal, stigma apicaal.

Eponomie: Vernoemd naar Warren Prescott uit Atlanta, Georgia. Een dierbare vriend van de auteur.

ECUADOR: Geen verzamelgegevens. *K.W. Holcomb 18034 (Holotype: GEO)*

Diagnose: *Pleurothallis warrenprescottii* lijkt sterk op *P. erythrium*. Beide zijn protobivalviforme soorten met suberecte lippen. *P. warrenprescottii* wordt echter onderscheiden door de aanwezigheid van een crusulum aan de top van de lip. Deze eigenschap ontbreekt bij *P. erythrium*. Het meest opvallende onderscheidende kenmerk van *P. warrenprescottii* is een lip die bedekt is met nectardruppels. Bij *P. erythrium* is de nectarproductie beperkt tot het glenion. Vegetatief zijn de twee soorten te onderscheiden aan de dikke, sappige bladeren van *P. warrenprescottii* versus het dunne blad van *P. erythrium*.



XV. Referenties (literair)

- Aiton, W., Aiton, W. T., & King's College London. (1810). *Hortus kewensis*, or, A catalogue of the plants cultivated in the Royal Botanic Garden at Kew (Vol. 5). Longman, Hurst, Rees, Orme, and Brown. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/48024606>
- Arias, T., Moreno, J. S., Reyes, S., et al. (2025). Plastome phylogenomics of the diverse Neotropical orchid genus *Lepanthes* with emphasis on subgenus *Marsiphanthes* (Pleurothallidinae: Orchidaceae). *BMC Ecology and Evolution*, 25, 79. <https://doi.org/10.1186/s12862-025-02396-6>
- Belfort Oconitrillo, N., Salguero Hernández, G., Oses, L., Gil-Amaya, K., Rojas-Alvarado, G., Chinchilla, I., Díaz-Morales, M., Pupulin, F., Bogarín, D., & Karremans, A. (2024). New species and records of Orchidaceae from Costa Rica IV. *Lankesteriana*, 24, 141–192. <https://doi.org/10.15517/lank.v24i2.60686>
- Bogarín, D., Hernández, Z., Samudio, Z., Rincón, R., & Pupulin, F. (2014). An updated checklist of the Orchidaceae of Panama. *Lankesteriana*, 14, 135–364. <https://doi.org/10.15517/lank.v14i3.17958>
- Bogarín, D., Pupulin, F., Arrocha, C., & Warner, J. (2011). Orchids without borders: Studying the hotspot of Costa Rica and Panama. *Lankesteriana*. <https://doi.org/10.15517/lank.v0i0.11529>
- Buitrago, C., Alzate, N., & Otero, J. (2014). Nocturnal pollination by flies of the fungus of the endemic Colombian species *Pleurothallis marthae* (Orchidaceae: Pleurothallidinae). *Lankesteriana*, 13. <https://doi.org/10.15517/lank.v13i3.14429>
- Bush, M. B., Rozas-Dávila, A., Raczka, M., Nascimento, M., Valencia, B., Sales, R. K., McMichael, C. N. H., & Gosling, W. D. (2022). A palaeoecological perspective on the transformation of the tropical Andes by early human activity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 377(1849), 20200497. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0497>
- Caetano, D., & Quental, T. (2023). How important is budding speciation for comparative studies? *Systematic Biology*, 72. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syad050>
- Cassola, F., Nunes, C., Garibotti Lusa, M., Garcia, V., & Mayer, J. (2019). Deep in the jelly: Histochemical and functional aspects of mucilage-secreting floral colletes in the orchids *Elleanthus brasiliensis* and *E. crinipes*. *Frontiers in Plant Science*, 10, 518. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00518>
- Chen, R., Es, R., & Masson, P. (1999). Gravitropism in higher plants. *Plant Physiology*, 120(2), 343–350. <https://doi.org/10.1104/pp.120.2.343>
- Crawford, D. J. (2010). Progenitor-derived species pairs and plant speciation. *Taxon*, 59, 1413–1423. <https://doi.org/10.1002/tax.595008>
- Doucette, A. (2022, September 16). New combinations in *Andreettaea* (Pleurothallidinae [Orchidaceae]). *Internet Orchid Species Photo Encyclopedia: Nomenclature Notes*, 8(1). <http://www.orchidspecies.com>
- Etter, A., & Wyngaarden, W. (2000). Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 29, 432–439. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.7.432>
- Fischer, G., Gravendeel, B., Sieder, A., Andriantiana, J., Heiselmayer, P., Cribb, P., Smidt, E., Samuel, R., & Kiehn, M. (2007). Evolution of resupination in Malagasy species of *Bulbophyllum* (Orchidaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45, 358–376. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.06.023>
- Gazel, E., Hayes, J., Ulloa, A., Alfaro, A., Coleman, D., Drew, C., & Carr, M. (2019). The record of the transition from an oceanic arc to a young continent in the Talamanca Cordillera. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 20. <https://doi.org/10.1029/2018gc008128>
- Hsu, H.-F., Hsu, W.-H., Lee, Y.-I., Mao, W.-T., Yang, J.-Y., Li, J.-Y., & Yang, C.-H. (2015). Model for perianth formation in orchids. *Nature Plants*, 1, 15046. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.46>
- Jardín Botánico Nacional “Dr. Rafael M. Moscoso.” (1976). *Moscosoa: Contribuciones científicas del Jardín Botánico Nacional “Dr. Rafael M. Moscoso”* (Vol. 5). El Jardín. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/47223212>
- Karremans, A., Aguilar-Sandí, D., Artavia-Solís, M., Cedeño Fonseca, M., Chinchilla, I., Gil-Amaya, K., Rojas-Alvarado, G., Solano-Guindon, N., & Villegas-Murillo, J. (2019). Nomenclatural notes in the Pleurothallidinae (Orchidaceae): Miscellaneous. *Phytotaxa*, 406, 259–270. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.406.5.1>
- Karremans, A., Moreno, J., Gil-Amaya, K., Gutiérrez Morales, N., Espinosa Moreno, F., Mesa-Arango, S., Restrepo, E., Rincón-González, M., Serna Sánchez, A., Sierra-Ariza, M. A., & Vieira-Urbe, S. (2023). Colombian Orchidaceae: A catalogue of the Pleurothallidinae. *Lankesteriana*, 23. <https://doi.org/10.15517/lank.v23i2.56158>
- Karremans, A., Pupulin, F., Gange, J., & Bogarín, D. (2025). Three new species of *Pleurothallis* (Orchidaceae) from Costa Rica and Panama, with a note on asexual reproduction by proliferation in Pleurothallidinae. *PhytoKeys*, 256, 197–220. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.256.140316>
- Karremans, A., & Díaz-Morales, M. (2019). The Pleurothallidinae: Extremely high speciation driven by pollinator adaptation [Unpublished manuscript].

- Karremans, A. (2016). Genera Pleurothallidarum: An updated phylogenetic overview of Pleurothallidinae. *Lankesteriana*, 16, 219–241. <https://doi.org/10.15517/lank.v16i2.26008>
- Karremans, A. (2019). To be, or not to be a Stelis. *Lankesteriana*, 19. <https://doi.org/10.15517/lank.v19i3.40082>
- Karremans, A. (2023). Demystifying orchid pollination: Stories of sex, lies, and obsession [Unpublished manuscript].
- Lindley, J., & Linden, J. J. (1846). *Orchidaceae lindenianae; or, Notes upon a collection of orchids formed in Colombia and Cuba by J. Linden*. Bradbury and Evans.
- Lindley, J. (1830). The genera and species of orchidaceous plants. Ridgways.
- Luer, C. A. (1975). *Icones Pleurothallidarum (Orchidaceae): Pleurothallis of Ecuador III*. Selbyana, 1, 303.
- Luer, C. A. (1977). *Icones Pleurothallidarum (Orchidaceae): Various species in the Pleurothallidinae*. Selbyana, 3, 400.
- Luer, C. A. (1977). New species of *Pleurothallis* (Orchidaceae) from Ecuador. *Lindleyana*, 11, 141–197.
- Luer, C. A. (1980). [Article title unavailable]. *Phytologia*, 47(2), 76–77.
- Luer, C. A. (1996). *Icones Pleurothallidarum (Orchidaceae): Miscellaneous species in the Pleurothallidinae*. Selbyana, 3.
- Luer, C. A. (1998). *Icones Pleurothallidarum XVII: Systematics of subgen. Pleurothallis sect. Abortivae, sect. Truncatae, sect. Pleurothallis, subsect. Acroniae, subsect. Pleurothallis, subgen. Dracontia, subgen. Unciferia*. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 72, 1–121.
- Luer, C. A. (2002). A systematic method of classification of the Pleurothallidinae versus a strictly phylogenetic method. *Selbyana*, 23, 57–110. <https://doi.org/10.2307/41760106>
- Luer, C. A. (2005). *Icones Pleurothallidarum XXVII: Dryadella and Acronia section Macrophyllae-Fasciculatae*. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 103, 1–311.
- Luer, C. A., & Missouri Botanical Garden. (1978). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden (Vol. 46)*. Missouri Botanical Garden. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/294731>
- Luer, C. A. (1988). A revision of some sections of subgenus *Pleurothallis*. *Lindleyana*, 3, 143.
- Luer, C. A., & Thoele, L. (2013). Miscellaneous new species in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Harvard Papers in Botany*, 18(2), 173–196.
- Marder, E., Smiley, T., Yanites, B., & Kravitz, K. (2025). Direct effects of mountain uplift and topography on biodiversity. *Science*, 387, 1287–1291. <https://doi.org/10.1126/science.adp7290>
- Mescua, J., Porras, H., Durán, P., Giambiagi, L., Moor, M., Cascante, M., Salazar, E., Protti, M., & Poblete, F. (2017). Middle to late Miocene contractional deformation in Costa Rica triggered by plate geodynamics. *Tectonics*, 36. <https://doi.org/10.1002/2017tc004626>
- Mó, E., Cetzal IX, W., Basu, S., Casanova Lugo, F., Pallandre, J.-M., Noguera-Savelli, E., & Vega, H. (2017). Diversity of Pleurothallidinae in Guatemala: An endangered orchid subtribe with high economic and horticultural potentials. *International Journal on Environmental Sciences*, 8, 64–86.
- Mohl, H. von, & Schlechtendal, D. F. L. von. (1843). *Botanische Zeitung*. A. Förstner.
- Nunes, E., Smidt, E., Stützel, T., & Coan, A. (2014). What do floral anatomy and micromorphology tell us about Neotropical *Bulbophyllum* sect. *Didactyle* (Orchidaceae: Bulbophyllinae)? *Botanical Journal of the Linnean Society*, 175, 438–452. <https://doi.org/10.1111/boj.12176>
- Nunes, E., Smidt, E., Stützel, T., & Coan, A. (2015). Comparative floral micromorphology and anatomy of species of *Bulbophyllum* section *Napelli* (Orchidaceae), a Neotropical section widely distributed in forest habitats. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177, 378–394. <https://doi.org/10.1111/boj.12253>
- Pérez-Escobar, O. A., Zizka, A., Bermúdez, M. A., Meseguer, A. S., Condamine, F. L., Hoorn, C., Hooghiemstra, H., Pu, Y., Bogarín, D., Boschman, L. M., Pennington, R. T., Antonelli, A., & Chomicki, G. (2022). The Andes through time: Evolution and distribution of Andean floras. *Trends in Plant Science*, 27(4), 364–378. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.09.010>
- Pérez-Escobar, O., Bogarín, D., Przelomska, N., Ackerman, J., Balbuena, J. A., Bellot, S., Buehlmann, R., Cabrera, B., Cano, J., Charitonidou, M., Chomicki, G., Clements, M., Fernández, M., Flanagan, N., Gravendeel, B., Hágsater, E., Halley, J., Hu, A.-Q., ... Antonelli, A. (2023). The origin and speciation of orchids. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2023.09.10.556973>

- Pérez-Escobar, O., Chomicki, G., Condamine, F., Karremans, A., Bogarín, D., Matzke, N., Silvestro, D., & Antonelli, A. (2017). Recent origin and rapid speciation of Neotropical orchids in the world's richest plant biodiversity hotspot. *New Phytologist*, 215, 891–905. <https://doi.org/10.1111/nph.14629>
- Pridgeon, A. M., & Chase, M. W. (2001). A phylogenetic reclassification of Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Lindleyana*, 16(4), 235–271.
- Pridgeon, A. M., & Chase, M. W. (2002). Nomenclatural notes on Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Lindleyana*, 17(2), 98–101.
- Pupulin, F., Aguilar, J., Belfort Oconitrillo, N., Díaz-Morales, M., & Bogarín, D. (2021). *Florae Costaricensis subtribui Pleurothallidinis (Orchidaceae) prodromus II: Systematics of the Pleurothallis Cardiothallis and P. Phyllocardia groups, and other related groups of Pleurothallis with large vegetative habit*. *Harvard Papers in Botany*, 26. <https://doi.org/10.3100/hpib.v26iss1.2021.n14>
- Pupulin, F., Bogarín, D., & Karremans, A. (2023). *Lankester catalogue of Costa Rican Orchidaceae*. *Lankesteriana*, 23(Supplement). <https://doi.org/10.15517/lank.v23isupplement.58145>
- Schlechter, R. (1920). *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis*, 7, 112.
- Sierra-Ariza, M. A., Rincón-González, M., Wilson, M., & Villanueva-Tamayo, B. (2022). Una nueva especie de Pleurothallis (Pleurothallidinae) subsección Macrophyllae-Fasciculatae para la región andina colombiana. *Lankesteriana*, 22, 25–35. <https://doi.org/10.15517/lank.v22i1.50823>
- Teixeira, S. de P., Borba, E. L., & Semir, J. (2004). Lip anatomy and its implications for the pollination mechanisms of *Bulbophyllum* (Orchidaceae) species. *Annals of Botany*, 93(5), 499–505. <https://doi.org/10.1093/aob/mch072>
- Trávníček, P., Ponert, J., Dantas-Queiroz, M. V., & Chumova, Z. (2025). Integrating genome-wide traits and multi-loci phylogeny to investigate orchid evolution: A case study on Pleurothallidinae. *The Plant Journal*, 122. <https://doi.org/10.1111/tpj.70281>
- Valentine, S. (2025, April 23). As mountains rise, biodiversity blooms. *Nautilus*. <https://nautil.us/as-mountains-rise-biodiversity-blooms-1205605/>
- Vega, H., Cetzal Ix, W., Mó, E., & Romero-Soler, K. (2022). An updated checklist of the Orchidaceae of Honduras. *Phytotaxa*, 562, 1–80. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.562.1.1>
- Villaseñor, J. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Williams, L. O. (1942). [Article title unavailable]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 29(4), 341–342.
- Wilson, M., Larsen, B., Moreno, J., Ward, R., Riksen, J., Piña, L., Sierra-Ariza, M. A., Jiménez, M., Rincón, M., Galindo, R., Garzón-Suárez, H., & Haelterman, D. (2022). New species of *Pleurothallis* (Orchidaceae: Pleurothallidinae), a new record of the country, and labular morphology in the *P. cardiostola*–*P. lilijae* complex of the Macrophyllae-Fasciculatae subsection. *Harvard Papers in Botany*, 27, 187–220. <https://doi.org/10.3100/hpib.v27iss2.2022.n10>
- Wilson, M., Pupulin, F., Archila, F., Damon, A., & Gómez, R. (2013). A newly recognized clade of *Pleurothallis* with Mesoamerican distribution. *Lankesteriana*. <https://doi.org/10.15517/lank.v0i0.11567>

XVI. References (Photographic)

- Alzate, J. (2024, July 11). Genus *Pleurothallis* [Photograph]. inaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/228632172>
- Amaya, D. (2021, April 1). *Pleurothallis adonis* [Photograph]. inaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/72649389>
- Amaya, Diego. (2021, April 1). *Pleurothallis adonis* [Photograph]. inaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/72649389>
- Amaya, Diego. (2021, April 1). *Pleurothallis adonis* [Photograph]. inaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/72649389>
- Amaya, Diego. (2021, April 1). *Pleurothallis adonis* [Photograph]. inaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/72649389>
- Apolo, N. (2022, March 7). *Pleurothallis linguifera* [Photograph]. inaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/108144389>
- Driessen, W. (2024, June 12). *Acronia fantastica* [Photograph]. flickr. <https://www.flickr.com/photos/52599073@N07/53786675016/>
- Gelis, R. (2024, February 13). Genus *Pleurothallis* [Photograph]. inaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/199197137>
- iNaturalist contributors. (n.d.). *Macrophyllae-Fasciculatae* (Taxon 1477490): Browse photos. inaturalist. https://www.inaturalist.org/taxa/1477490-Macrophyllae-fasciculatae/browse_photos
- Mainguy, G. (2024, May 17). Genus *Pleurothallis* [Photograph]. inaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/216391723>
- Mesa, D. (2024, March). Genus *Pleurothallis* [Photograph]. inaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/203316172>
- Mesa, D. (2024, March). Subgenus *Pleurothallis* [Photograph]. inaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/203297967>
- Parsons, R. (2022, January 11). *Pleurothallis gargantua* - Dieter Weise [Photograph]. <https://www.flickr.com/photos/rpflowershots/51813569682/>
- Simbaña, W. (2021, August 19). *Pleurothallis adonis* [Photograph]. inaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/91793302>
- Uribe, N. (2026, January 16). *Pleurothallis killipii* [Photograph]. inaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/335001429>



PLEUROTHALLIDINAE

Copyright © 2022-2025
Kevin W. Holcomb
All rights reserved
ISSN #2834-1783
ORCID #0000-0002-0571-4462