

La historia evolutiva de  
*Pleurothallis* Sección *Macrophyllae-Fasciculatae* (Orchidaceae)

Kevin W. Holcomb



PLEUROTHALLIDINAE

Volume 4.3  
February 15, 2026  
ISSN #2834-1783

# La historia evolutiva de *Pleurothallis* Sección *Macrophyllae-Fasciculatae* (Orchidaceae)

Kevin W. Holcomb

La investigación aquí presentada cumple con todos los requisitos para la publicación válida de nuevas especies, tal como los definen la Asociación Internacional para la Taxonomía de las Plantas (IAPT) y el Código Internacional de Nomenclatura de algas, hongos y plantas.

Está disponible para su descarga gratuita y se encuentra bajo la Licencia Internacional Creative Commons de Atribución (No Comercial) 4.0. Para consultar una copia de esta licencia, visite: [Creative Commons CC BY-NC-SA 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/)

## Aviso de uso legítimo:

Esta investigación tiene fines exclusivamente educativos e informativos, sin ánimo de lucro. Contiene material que puede estar protegido por derechos de autor, cuyo uso no ha sido autorizado específicamente por el titular de dichos derechos. No obstante, se reconoce la autoría del titular de los derechos.

Según el artículo 107 de la Ley de Derechos de Autor de 1976, se permite el «uso legítimo» para fines tales como la crítica, el comentario, la información periodística, la docencia, la investigación y el estudio. El uso legítimo es un uso permitido por la ley de derechos de autor que, de otro modo, podría constituir una infracción.

## PLEUROTHALLIDINAE

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

Foto de portada: *Pleurothallis tremens*

## I. Introducción



Las especies dentro de *Pleurothallis* sección *Macrophyllae-Fasciculatae* forman uno de los grupos más grandes y morfológicamente hiperdiversos dentro de la subtribu Pleurothallidinae. Desafortunadamente, esta hiperdiversidad ha sido comúnmente tratada como variación intraespecífica trivial, y muchas especies distintas han sido repetidamente mal identificadas, tratadas como subespecies, agrupadas en complejos de especies no oficiales, o reducidas incorrectamente a sinonimia.

Aunque múltiples estudios filogenéticos han incluido estas especies, ninguno ha producido una filogenia bien sustentada que resuelva los linajes internos del grupo. Esto se debe a que el muestreo ha sido demasiado limitado y el marco subyacente ha sido tratado como estrictamente bifurcante, sin poner a prueba otros modos de especiación que podrían explicar mejor los patrones que observamos en la naturaleza.

Bajo las limitaciones actuales de muestreo, el ADN por sí solo no puede respaldar de manera fiable los límites a nivel de especie o de género en este grupo. Aun así, la ubicación limitada basada en ADN ha sido utilizada para invalidar clasificaciones más antiguas basadas en la morfología, desplazando efectivamente a la morfología del proceso.

Una limitación persistente en la sistemática de *Pleurothallis* es que la base de evidencia ha estado históricamente restringida a material de herbario, protólogos e ilustraciones, ninguno de los cuales constituye por sí mismo una descripción inherentemente fiable del hábito vivo o de la función. Un protólogo es tan preciso como las observaciones registradas en él, y una ilustración es, en última instancia, una representación interpretativa que puede no reflejar cómo se presenta realmente la planta en el campo.

Mientras que los protólogos y las ilustraciones a menudo se detienen en una descripción estática, las observaciones de campo capturan la postura, la presentación y los caracteres funcionales tal como ocurren realmente, de manera repetida, a lo largo de poblaciones. Sin embargo, durante gran parte del siglo pasado, simplemente no han existido suficientes observaciones de campo repetidas a lo largo de cientos de especies de *Macrophyllae-Fasciculatae* para evaluar caracteres morfológicos consistentes de manera comparativa.

Esa limitación ha cambiado. iNaturalist, una red social de naturalistas, científicos ciudadanos y biólogos construida sobre el interés compartido de mapear la biodiversidad, ahora contiene millones de observaciones de plantas, animales y hongos de todo el mundo. En lugar de depender de un solo espécimen prensado, un solo protólogo o una sola lámina, ahora podemos ver la misma especie nombrada fotografiada repetidamente a lo largo de su rango, a través de estaciones y microhábitats, a menudo por muchos observadores independientes. Estas observaciones están vinculadas a fechas, ubicaciones y elevaciones, y con frecuencia incluyen series fotográficas que documentan la planta completa, no solo una sola flor.

Igualmente importante, iNaturalist crea un marco comparativo que las colecciones tradicionales no pueden proporcionar: decenas o cientos de imágenes para una sola especie, y miles a lo largo del grupo, tomadas bajo luz natural, en ángulos naturales y en condiciones climáticas reales. Esto hace posible evaluar si un carácter es repetible, estable y estructurado geográficamente, o si realmente es lábil. Proporciona lo que ha faltado para este grupo: un registro probatorio vivo basado en campo que puede revisarse a medida que mejoran las identificaciones y se acumulan observaciones adicionales.

Se presenta aquí un modelo interpretativo de la historia evolutiva de Pleurothallis sección Macrophyllae-Fasciculatae. Este estudio es el primer análisis a gran escala de cualquier grupo en la subtribu Pleurothallidinae basado principalmente en observaciones de campo. Se recopilaron y revisaron un total de 2,908 observaciones de iNaturalist, y aproximadamente 6,936 fotografías asociadas fueron evaluadas con énfasis en la posición del labelo, la arquitectura del labelo y la funcionalidad de la articulación. Los resultados tienen implicaciones no solo para las especies dentro de Macrophyllae-Fasciculatae, sino para la subtribu en su conjunto.

## II. Hiperdiversidad mediante especiación por gemación

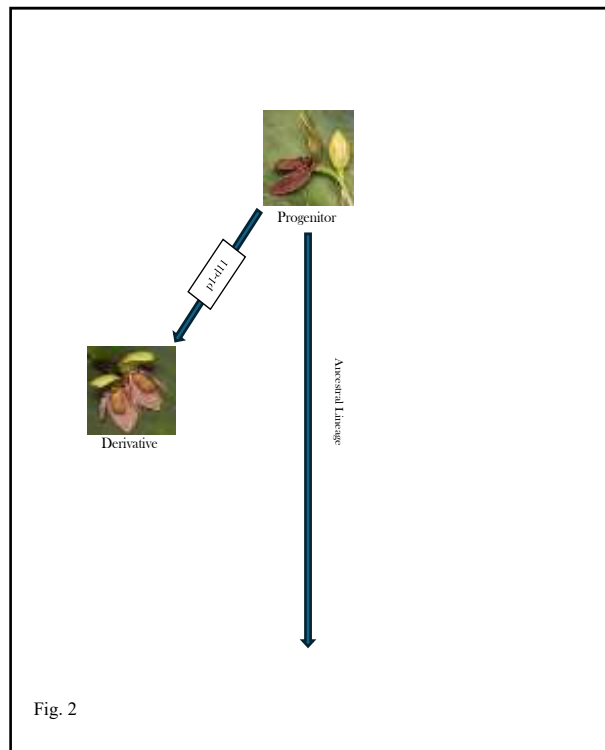
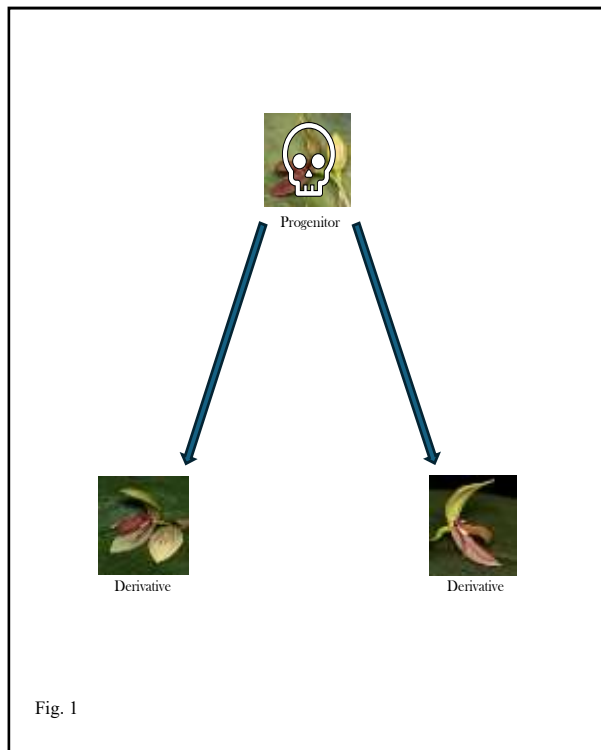
Las especies de la sección *Macrophyllae-Fasciculatae* se describen generalmente usando el concepto morfológico de especie, que define las especies por rasgos morfológicos compartidos, repetibles y distintivos. Las características morfológicas hiperdiversas del labio son las características diagnósticas principales utilizadas para definir especies dentro de esta sección.

Lindley (1859) fue el primero en reconocer formalmente este grupo, estableciendo *Macrophyllae-Fasciculatae* como una "sección" infragenérica. Luer (1986) llevó adelante el concepto de Lindley manteniendo *Macrophyllae-Fasciculatae* como sección dentro de *Pleurothallis* (subgénero *Pleurothallis*). Luego revisó la estructura interna del grupo (1988) dividiendo la sección en dos subsecciones, *Macrophyllae-Fasciculatae* y *Cardiostolae*.

Una década después, Luer (1998) volvió a cambiar el rango, reduciendo *Macrophyllae-Fasciculatae* de sección a subsección y situándolo en sinonimia bajo la sección *Acronia* *Macrophyllae-Fasciculatae*. En ese mismo tratamiento, también estableció la sección de *Acronia* *Abortivae* y la serie *Amphygiae*.

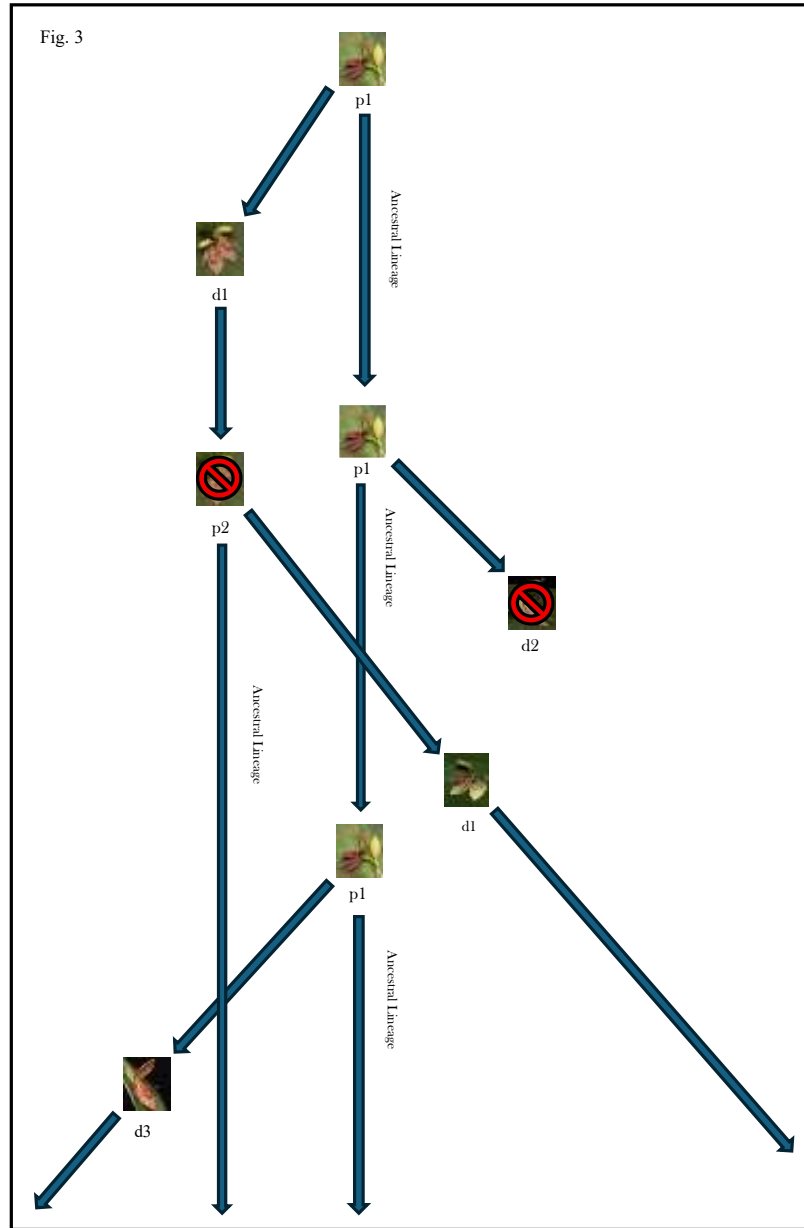
El subgénero *Acronia* fue separado de *Pleurothallis* y resucitado como género *Acronia* por Luer (2005) para unir la subsección *Acroniae* y la subsección *Macrophyllae-Fasciculatae*. Estudios filogenéticos posteriores de Pridgeon et al. (2001), y trabajos posteriores de Karremans et al. en la década de 2010, formalizaron la consolidación de estos grupos de nuevo en el género *Pleurothallis*. Sin embargo, estos estudios se basaron en muestreos extremadamente limitados y no tuvieron en cuenta la morfología.

Luer publicó una réplica a los estudios de Pridgeon en 2002, criticando tanto el muestreo limitado como el desprecio por la morfología. Sin embargo, el propio Luer fue rápido en descartar la estructura morfológica discreta y repetible como una variación trivial. Como resultado, muchas especies distintas han sido tratadas como subespecies, agrupadas en complejos de especies no oficiales o incorrectamente reducidas a sinonimia.



(Fig. 1) En la mayoría de las historias evolutivas, la especiación es una división clara. Una especie ancestral alcanza un punto de inflexión, luego se ramifica en dos nuevas especies, y la forma original desaparece. Este es el modelo clásico de bifurcación, a veces enmarcado como "extinción ancestral", porque se asume que el ancestro se extingue a medida que los descendientes ocupan su lugar. Tanto el tratamiento de Luer como los estudios filogenéticos posteriores abordaron este grupo a través de esa lente familiar, tratando la diversificación como una serie de puntos de ramificación ordenados, sin probar otros modos de especiación.

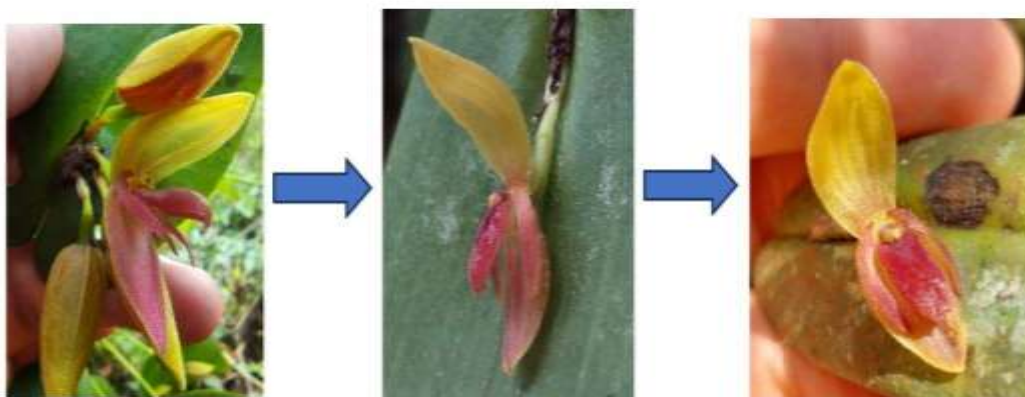
(Fig. 2) Sin embargo, en la sección *Macrophyllae-Fasciculatae*, el patrón es notablemente diferente porque estas especies evolucionaron mediante especiación en gemación. La especiación por gemación ocurre mediante la creación de pares progenitor-derivado (p-d). En lugar de extinguirse, una línea ancestral, la progenitora, coexiste con la especie recién formada, la derivada.



(Fig. 3) Como la especie ancestral no se extingue cuando aparece una nueva forma, puede seguir formando gemmas a partir de linajes con el tiempo, produciendo múltiples pares progenitor-derivado que coexisten. A su vez, una línea derivada puede convertirse en una nueva progenitora, brotando de sus propios derivados. El resultado no es una secuencia ordenada de escisiones, sino un patrón estratificado de solapamiento que crea un patrón asimétrico de antepasado-descendiente.

Una filogenia fiable requeriría casi todas las líneas descendientes, por lo que ese orden de gemación, es decir, qué formas aparecieron primero y cuáles después, puede inferirse con confianza. Desafortunadamente, esa base de evidencia se ha reducido irremediablemente. Con solo alrededor del 25% de los bosques andinos del norte restantes, muchos linajes probablemente fueron destruidos antes de poder ser documentados, y mucho menos secuenciados.

Esos linajes ausentes dejan huecos en un patrón ya superpuesto. Cuando se aplican métodos de bifurcación, interpretan los huecos como orígenes separados, fabrican cladogramas artificiales e inflan separaciones que parecen a nivel de género en un árbol pero que no reflejan la estructura real en la naturaleza. Bajo las restricciones actuales de muestreo, el ADN no puede soportar de forma fiable los límites de especies o géneros en este grupo, porque no es posible un muestreo amplio y representativo.



Como un linaje se desprende de su progenitor, normalmente conserva la misma estructura floral básica y luego diverge mediante pequeños cambios morfológicos incrementales. Con el tiempo, ese proceso produce morfotipos que aún pueden asemejarse al progenitor original, incluso cuando no son linajes hermanos estrechamente relacionados.

Parece que *Pleurothallis* se aceleró en diversificación hace unos 10 millones de años y alcanzó su máximo hace unos 6 millones de años. Como esto ocurrió tan recientemente en el tiempo evolutivo, muchos morfotipos aún existen hoy en día, creando la hiperdiversidad que vemos ahora.

Muchos de estos morfotipos son, de hecho, especies distintas. Sin embargo, cuando se observan individualmente, si las diferencias son sutiles, a menudo se descartan como "variación". Incluso cuando las diferencias son bastante evidentes, con frecuencia se minimizan como "formas" o "subespecies".

La hiperdiversidad morfológica observada en la sección *Macrophyllae-Fasciculatae* no es variación intraespecífica aleatoria. Es un registro visible y vivo de la historia evolutiva. Estos morfotipos representan cada uno un linaje capturado en una etapa diferente del proceso evolutivo, como fotogramas individuales en una secuencia de lapso de tiempo.

Dado que no es posible un muestreo amplio y representativo del ADN, debemos basarnos en la morfología para inferir relaciones evolutivas. El descubrimiento de una nueva especie dentro de la sección *Macrophyllae-Fasciculatae* con un mecanismo de polinización único como el de los *bulbofillums* neotropicales proporciona un punto de referencia funcional concreto para interpretar este registro evolutivo.

Dentro de *Macrophyllae-Fasciculatae*, la evolución gira en torno al labio. Comienza erecto, luego se vuelve suberecto y finalmente se asienta en posición postrada. A partir de ahí, el patrón continúa en la misma dirección. El labio se reduce, la bisagra se elimina progresivamente y, en los casos más extremos, el labio se reduce a la uniformidad.

Un segundo tema surge en los bosques nublados, donde la humedad constante y el clima fuerte remodelan tanto la flor como la planta, y donde la forma vegetal y la arquitectura etiquetalar se mezclan como parte de la misma respuesta. A través de observaciones repetidas, estos estados mecánicos y posturales de carácter permanecen estables e informativos diagnóstico, mientras que las diferencias en tamaño y color son comparativamente hábiles y secundarias.

**III. *Pleurothallis tremens*, una especie relictica dentro de la sección *Macrophyllae-fasciculatae***



Las orquídeas se definen, en parte, por una flor construida sobre un plano sencillo: tres sépalos y tres pétalos. Durante el desarrollo floral, los complejos proteicos transforman el pétalo central en algo completamente diferente, el labello o labio.

En la mayoría de las orquídeas, el labio es grande y puede dividirse en tres regiones iguales: el hipochile en la base, el mesochile en el centro y el epichile en el ápice (izquierda). Sin embargo, en *Macrophyllae-Fasciculatae*, la historia es notablemente diferente. En casi el 97% de las especies, el labio está en algún estado de degeneración, y casi el 5% tiene labios casi o totalmente vestigiales (derecha).



*Pleurothallis tremens* es lo que algunos podrían llamar un "eslabón perdido". Sin embargo, este término es engañoso porque implica que esta especie resuelve todos los misterios de la evolución. Más recientemente, probablemente se aplicaría el término "fósil viviente", pero este término también es engañoso, ya que el descubrimiento de esta especie proporciona información que no podría interpretarse a partir de un fósil.



Hay alrededor de 60 especies de *bulbófilos* neotropicales. Las especies en sección *Napellii* tienen labios grandes y convexos conectados por una bisagra (A). Estas especies producen néctar en la base del labio para mantener al polinizador en el labio más tiempo, aumentando así las probabilidades de polinización.



*Pleurothallis tremens* es una de las catorce especies en sección *Macrophyllae-Fasciculatae* que aún conservan un labio grande, erecto o suberecto, convexo, sujeto por una bisagra verdadera (B). En *P. tremens*, el néctar se produce en el glenion en la base del labio, una pequeña recompensa que probablemente mantiene al visitante en el labio el tiempo suficiente para que se produzca la polinización (C).

En forma y función, estas flores reflejan la condición de tierras bajas, similar a la de los *bulbófilos*, y representan de forma más plausible rasgos ancestrales conservados por el intercambio de polinizadores con los *bulbófilos* neotropicales. Por esa razón, estas catorce especies se consideran aquí los miembros bulbófiliformes de *Macrophyllae-Fasciculatae*.

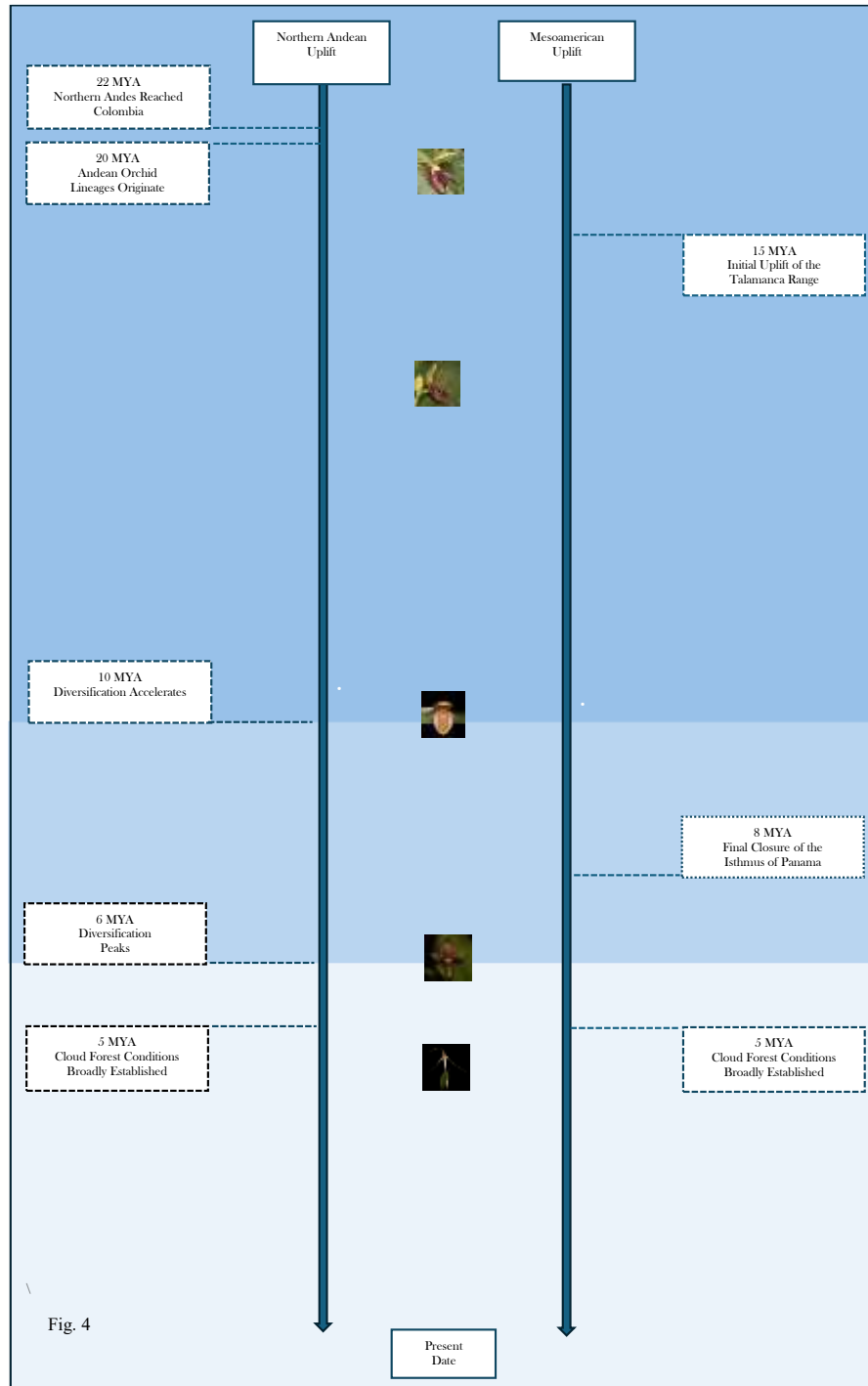
*Bulbophyllum* se considera el género más exitoso de las *Orchidaceae*. Sin embargo, en los Andes del Norte solo se han registrado seis especies neotropicales de *bulbophyllum*. En el mismo paisaje, la sección *Pleurothallis Macrophyllae-Fasciculatae* los supera en número aproximadamente 57 a 1. Si las flores pueden parecerse tanto a simple vista, la pregunta se vuelve inevitable: ¿qué hizo que *Macrophyllae-Fasciculatae* fuera mucho más exitosa aquí?



La degeneración labellar observada en la sección *Macrophyllae-Fasciculatae* resultó de una serie de adaptaciones a los cambios en los regímenes del viento y del clima a lo largo de tres intervalos:

Primero, a medida que las especies bulbofiliformes salían de los bosques de tierras bajas y se desplazaban hacia una barrera de montaña para la que no estaban diseñadas; después, a medida que el levantamiento en los Andes del norte se intensificaba y nuevos sistemas montañosos se elevaban hacia el norte en Mesoamérica, aumentando la exposición y la selección desde dos direcciones; y finalmente, a medida que las condiciones de bosque nuboso se extendieron por los Andes y Centroamérica.

De esa larga secuencia de presión y respuesta surgió un resultado extraordinario: uno de los conjuntos más hiperdiversos morfológicamente en las *Orchidaceae*.



**IV. Especiación rápida (fase temprana): transición de tierras bajas a tierras altas**

Al llegar a los Andes, las especies bulbofiliformes comenzaron a resolver un problema único de diferentes maneras, restringiendo el movimiento de la bisagra que conecta el labio con el pie de columna.

(A) En especies con labios erectos, la bisagra aún tiene todo el rango de movimiento, pero se ha vuelto constreñida. El labio no cae fácilmente, y ahora requiere más peso antes de moverse.

(B) Con el tiempo, el labio se fue desplazando a una posición suberecta, lo que limita aún más el movimiento de la bisagra al estrechar el espacio entre el labio y el sinsépalo. Una vez que el labio quedaba por debajo de un ángulo de 45 grados, algunas especies desarrollaban un ápice agudo (1) y otras doblaban los márgenes apicales del labio bajo (2) para formar un crusulum, o "pata pequeña". Ambos actúan como tope de puerta para reducir aún más el espacio.

(C) Finalmente, el labio presionaba completamente contra el sinsépalo. En ese momento, la bisagra quedó efectivamente neutralizada porque ya no quedaba espacio para que el labio se moviera. Estas se convirtieron en las especies bivalviformes tan comunes hoy en día.

(D) Al mantener el labio firmemente contra el sinsépalo y eliminar el movimiento de la bisagra, estas especies superaron las limitaciones del mecanismo de polinización bulbofiliforme. La polinización podría mantenerse fiable a pesar de vientos más fuertes y variables más allá de las laderas orientales, lo que probablemente desencadenó una aceleración de la diversificación a medida que las especies bivalviformes pudieron expandirse hacia el lado occidental de los Andes Norte.

**V. Especiación rápida (fase intermedia): intensificación del levantamiento de montañas**



Tras la expansión de especies bivalviformes por el lado occidental de los Andes del Norte, entraron en un paisaje que aún está siendo elevado, roto y remodelado por el continuo levantamiento. Incluso con el movimiento de la bisagra ya neutralizado, estas laderas expuestas favorecerían flores que pudieran mantener estable a un polinizador bajo turbulencia.



Con el tiempo, el labio sigue una secuencia clara y direccional, pasando de convexo a planar (A), y luego a una forma cóncava (B). Con la bisagra cada vez más estabilizada por esta postura, la flor se vuelve mecánicamente más estable, y esa estabilidad abre la puerta a la expansión. Las formas planas (C) avanzan hacia el sur de México, mientras que las formas cóncavas se extienden aún más lejos, llegando hasta la actual Ciudad de México y extendiéndose hasta las islas del Caribe (D).



No todas las especies bivalviformes llegaron a la misma solución o llegaron allí al mismo tiempo. Cuando las especies bulbofilliformes se encontraron por primera vez con los Andes, se extendieron a lo largo de la ladera oriental, llegando finalmente hacia el norte hasta el oeste de Venezuela. Las propias montañas se elevaban en pulsos, y a medida que el viento y el clima se intensificaban, la selección natural favorecía formas más rápidas y fiables de estabilizar el labio.

En algunas especies, los pétalos se curvaban hacia arriba contra la gravedad y ayudaban a mantener el labio en su lugar a medida que este se hacía gradualmente más pequeño (A y B). En otros, el propio labio cambiaba de forma. Sus márgenes se doblaban formando un tubo estrecho, y en la base esos bordes revolutos formaban una cuña que limitaba hasta dónde podía moverse la bisagra. En algunas especies, los pétalos reforzaban el mecanismo enrollándose firmemente alrededor de la base del labio, creando una segunda cuña que bloquea la primera en su lugar (C). Con el tiempo, esos pétalos probablemente se convirtieron en las grandes estructuras convexas que se ven en especies como *Pleurothallis gargantua* (D).



En la especie bulbofilliforme *P. mastodon* (E), los pétalos sostienen el labio casi como si estuvieran en oración. Su descendiente bivalviforme, *P. dubbeldamii* (F), decidió soltar el labio y dejar que se depositara sobre el sínepalo.



En otras especies bulbifilliformes (A), la flor queda plana contra la hoja, mientras que el borde se mantiene perpendicular al suelo frente a la fuerza de la gravedad. Los márgenes del pliegue foliar se despliegan hacia abajo en el ápice y también en la base, donde actúan como cuña, neutralizando la bisagra a medida que el labio seguía encogiéndose con el tiempo, evolucionando finalmente en especies como *Pleurothallis deflexa* (B), *P. ascera* (C) y *P. tonduzii* (D).



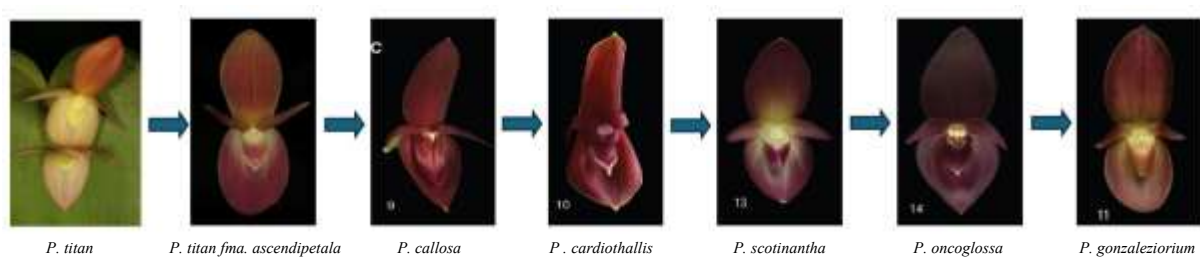
A medida que los Andes del norte continuaban su ascenso hacia elevaciones modernas, las montañas de Mesoamérica también se elevaban hacia el norte. Eso significaba presión que llegaba desde dos direcciones. El levantamiento en el sur y este transformó el viento, la humedad y la exposición, mientras que las nuevas tierras altas en Centroamérica alteraron el clima y las vías por las que las poblaciones podían expandirse.



El cambio de una posición de labio erecto a uno prostrado ocurre de forma incremental a lo largo de las generaciones, hasta que el labio presiona consistentemente contra el sínepal y la bisagra queda funcionalmente neutralizada. Las especies cardiostoliformes parecen haberse diferenciado adoptando un enfoque más rápido y de doble vía mediante la resupinación. La resupinación permite a la planta reposicionar el borde en relación con la gravedad sin reinventar toda la flor.

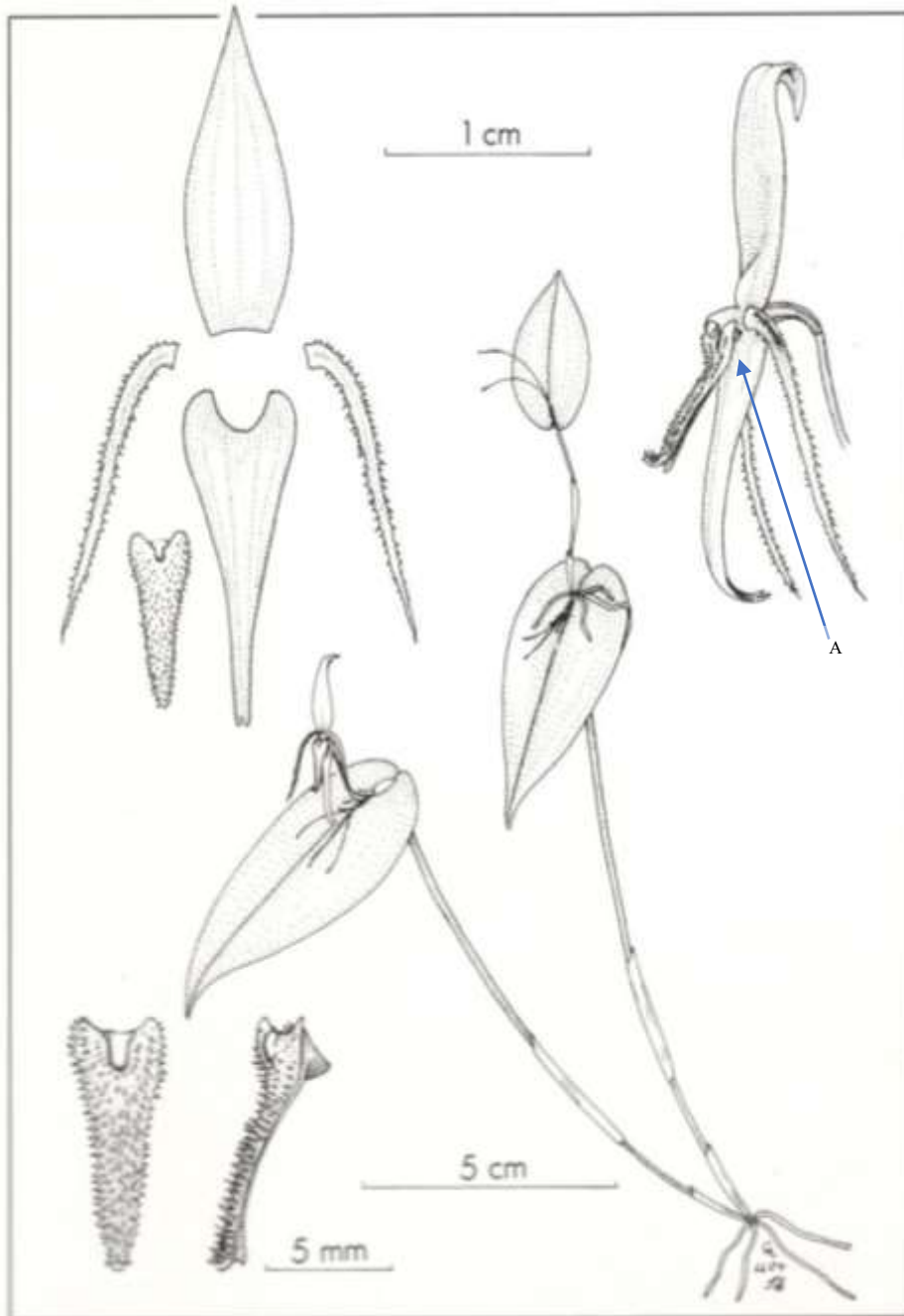
En lugar de remodelar primero el labio, la flor puede cambiar su función simplemente girando a medida que se desarrolla. Una torsión en la yema, guiada por control gravitrópico, reorienta el labio en relación con la gravedad. Una vez que el labio está reposicionado, la acción de la bisagra puede neutralizarse solo con la postura, incluso antes de que el labio se reduzca estructuralmente.

En estas especies, el brote gira 180 grados durante el desarrollo floral y luego el pedículo se contrae a medida que el brote madura. Cuando la flor finalmente se abre, esa constricción mantiene el labio apuntando hacia arriba contra la fuerza de la gravedad, ya que el labio se encoge con el tiempo.



Al final de la fase intermedia de diversificación, todas las especies de *Macrophyllae-Fasciculatae* habían desarrollado labios que estaban firmemente presionados contra el sínsepal, neutralizando completamente la bisagra. Los vientos ya no eran una amenaza y la diversificación alcanzó su punto máximo. El patrón pasa de remodelar el borde a encogerlo.

En el grupo *Pleurothallis titan*, el labio grande y cóncavo del progenitor (*P. titan*) es seguido por derivados con labios progresivamente reducidos, culminando en *P. gonzaleziorum*, que solo conserva el hipochile. Este grupo también incluye especies como *P. calceolaris* y *P. cyanea*, ambas evolucionadas a partir de un morfotipo con un sisépallo profundamente cóncavo

**VI. Especiación rápida (fase tardía): Llegada de las condiciones de bosques nubosos**

*Pleurothallis killipii*, con sus grandes flores sobre un pedicelo erecto, siempre ha sido un caso atípico en *Macrophyllae-Fasciculatae*. Sin embargo, eso no es lo único que lo hace destacar.

En especies bivalviformes, el labio descendía lentamente de erecto a suberecto hasta que finalmente se asentaba contra el sínsepal, neutralizando la bisagra. Las especies cardiostoliformes empleaban resupinación para neutralizar la bisagra mientras el labio se encogía con el tiempo.

*P. killipii* parece haber tomado una ruta aún más rápida. En lugar de "caer" en su sitio, el labio parece encajar en el sínsepal desde la base hacia abajo, como una cremallera cerrada. El primer contacto se realiza en la base (A), donde normalmente pivotaría la bisagra.



Una vez que la base se presiona en su posición, la bisagra queda completamente neutralizada. El labio se ancla y luego se asienta progresivamente más completamente, hasta que queda firmemente contra el sínsepal.

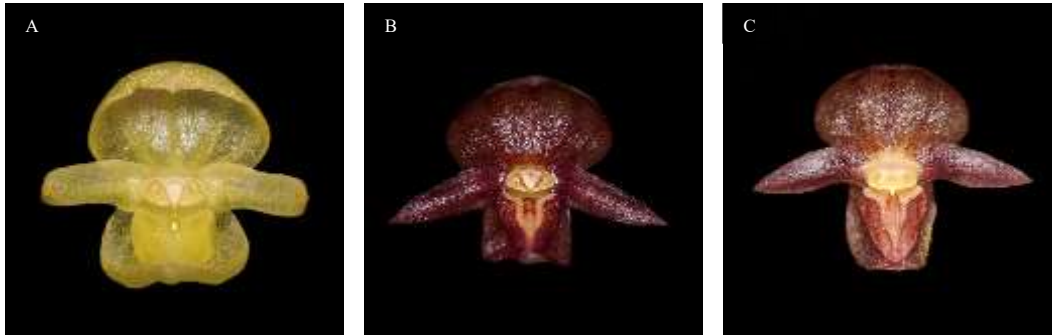


Una vez que el labio quedaba completamente presionado contra el sínsepal, este seguía degenerando y, al mismo tiempo, el pedicelo empezaba a alargarse.

A medida que los bosques nubosos se extendieron tanto en los Andes del Norte como en Mesoamérica, una nueva presión se impuso. Agua. En estos bosques, las plantas permanecen constantemente húmedas debido a la niebla, la llovizna y el goteo de nubes, no solo por las tormentas.



En *Pleurothallis killipii*, el cambio hacia la condición anfigiiforme se lee como una respuesta directa a ese mundo húmedo. El pedicelo, antes erecto, se arquea y la flor se inclina hacia abajo. La flor colgante se convierte en un techo que ofrece a los polinizadores un espacio protegido, protegido de la escorrentía y las salpicaduras, y mantiene las partes reproductivas funcionales cuando todo lo demás está empapado.



Un sínsepallo profundamente cóncavo puede convertirse rápidamente en un pequeño reservorio. En respuesta, las especies cardiostoliformes comenzaron a abrir la flor, aplanando la arquitectura para que la lluvia y el goteo de nubes no puedan quedarse y quedarse.

Se puede ver la secuencia en el grupo de *Pleurothallis sphaerantha*. En *P. sphaerantha*, la flor orbicular aún presenta sépalos profundos y cóncavos (A). En *P. pseudosphaerantha*, el sépalo dorsal se vuelve cóncavo superficial, y los reflejos sinsépalos exponen el labio mientras se desprende agua antes de que pueda acumularse (B). En un morfotipo no descrito de *P. pseudosphaerantha*, la tendencia continúa. El sépalo dorsal se acerca a una forma casi convexa, y los pétalos y el sínsepallo comienzan a evocar el aspecto más plano y abierto que se observa en especies aliadas a *P. lilijae*.



Al mismo tiempo, el sistema de recompensas cambia. Muchos polinizadores no son unos flotadores elegantes. Se arrastran y exploran. El glenion se agranda y da paso a un surco etiquetador amplio y lleno de néctar, una adaptación que probablemente mantiene al polinizador en su lugar más tiempo y aumenta las probabilidades de que una visita termine en polinización.



Además, la hoja se convierte en arquitectura. En *Pleurothallis andreaskayi*, (A) el ramicaul se inclina hacia adelante, la hoja forma una concavidad poco profunda y la flor mira hacia el suelo, escondida bajo su propio dosel. En especies como *P. equipedites* (B), las hojas se convirtieron en colgantes, y una flor sostenida cerca de la superficie expulsa el agua limpiamente en lugar de permitir que se acumule en el borde. En *P. dilemma* (C), los ramicauls arqueados vuelven a girar la flor hacia abajo. A medida que las hojas se reducen de tamaño, empiezan a tener dos ventajas a la vez: retienen la humedad en condiciones frías y ofrecen menos resistencia al viento, por lo que la planta se mueve menos y la flor se mantiene más estable cuando se acerca el tiempo lluvioso.



Las especies cardiostoliformes evolucionaron tres tipos adicionales de resupinación. En un patrón, el brote realiza una rotación completa de 360 grados durante el desarrollo y termina exactamente donde comenzó (A). Funcionalmente, ese detalle importa, porque ayuda a evitar que el agua se acumule en el borde.

En otras especies, el pedicelo se contrae y arrastra hacia adelante la flor en desarrollo (B). En otro, el brote gira 180 grados, el pedicelo se extiende y luego el botón gira otros 180 grados para que la flor quede mirando hacia atrás (C). El efecto es el mismo cada vez: el labio se coloca bajo la flor, creando un espacio protegido para el polinizador y reduciendo el impacto de la humedad persistente.



Algunas especies bivalviformes parecen tomar prestado de sus parientes anfigiiiformes. A medida que el pedicelo se alarga (arriba), la flor se eleva por encima del borde de la hoja y cuelga hacia abajo (abajo). La flor colgante mira hacia el suelo y se convierte en un espacio resguardado donde los polinizadores pueden aterrizar y alimentarse lejos de lo peor del viento y la lluvia.



La resupinación vuelve a aparecer en algunas especies bivalviformes. El pequeño glenion da paso a un surco etiquetar más ancho, lleno de néctar, y el brote gira en un círculo completo, terminando donde empezó, una maniobra sencilla que ayuda a evitar que el agua se quede en el labio.



Otras especies bivalviformes evolucionaron flores cruciformes que se colocan planas contra la hoja, con el borde presionado firmemente contra el sínspalo y una columna aplanada y simplificada. Cuando la columna está aplastada y las cavidades expuestas se reducen, hay menos posibilidades de que las gotas se depositen en las partes reproductivas e interfieran con la transferencia de los pollinios.



En alrededor del 5% de las especies de *Macrophyllae-Fasciculatae*, la diversificación alcanza su punto más extremo en su guerra con el agua. El borde, que antes fue una gigantesca plataforma de aterrizaje, sigue encogiéndose hasta casi no aparecer.

En algunas especies cardiostoliformes (A y B), a medida que el labio disminuye, los lóbulos basales (1) se elevan, flanqueando la columna y se curvan hacia dentro, envolviendo finalmente la columna, hasta que el labio queda reducido a un vestigio. En algunas especies bivalviformes (C), el labio se contrae, la bisagra se degenera y la estructura finalmente se fusiona con el pie de la columna. Finalmente, en algunas especies anfigiiformes, se da el paso final. El borde se elimina por completo.

## VII. Subspecies



Una subespecie, en el sentido habitual, es una expresión regional, una población diferenciada por la geografía y moldeada por el aislamiento. Eso no es lo que muestra el registro vivo aquí.

Estas no son formas de borde raras que estén escondidas detrás de una barrera. En varios casos, la "subespecie" es la cara común de la planta, y también es la forma más documentada en el campo, incluso en iNaturalist. El patrón más claro y limitado por barreras pertenece al grupo bulbofiliforme ancestral, el único conjunto que permanece previsiblemente confinado por la geografía. En *Macrophyllae-Fasciculatae*, "subespecie" no describe lo que realmente ocurre en la naturaleza.

En el complejo *Pleurothallis microcardia*, Luer trata a *P. microcardia* como una entidad andina frecuente y de gran alcance con un amplio envolvente morfológico, y luego sostiene varios extremos con patrones geográficos dentro de ese mismo concepto como subespecies o "meras variaciones". Enfatiza que el plano floral principal sigue siendo reconocible incluso cuando la forma de las hojas cambia y las proporciones y la ubicación de la flor cambian. También señala expresiones periféricas que parecen distintas, incluyendo formas con pétalos filiformes cuyas puntas se enrollan alrededor de los márgenes de la hoja, flores situadas más arriba en la superficie foliar en lugar de centradas en la base, y sépalos dorsales que se vuelven excepcionalmente largos.

Bajo una lente estrictamente bifurcante, esa combinación, un centro "común" persistente más múltiples extremos locales que aún interfuyen o "se aproximan" al núcleo, se trata como una nube de variación dentro de una sola especie. Según el marco presentado aquí, se interpreta de forma diferente.

Parece linajes estratificados, un progenitor longevo repartido por una amplia gama, con derivados localizados que aparecen repetidamente pero manteniendo el mismo tema floral básico. La decisión de Luer de situar estos derivados como subespecies o extremos no es prueba de que el grupo sea simplemente "altamente variable". Es evidencia de que múltiples linajes se están comprimiendo en un solo concepto de microcardio excesivamente amplio .

La misma tensión aparece en *Pleurothallis cordata* sensu lato. Luer reconoce que múltiples entidades reconocibles se mezclan entre sí y las trata como subespecies porque las flores intermedias no son infrecuentes. En la interpretación utilizada aquí, esa mezcla no es solo una molestia clasificatoria. Es lo que uno espera cuando una forma ancestral persistente sigue coexistiendo junto a derivados cercanos, lo suficientemente similar en arquitectura general como para descartarse como "variaciones", incluso cuando representan linajes distintos.

Por esa razón, subespecie no encaja bien con lo que describe Luer. Una etiqueta de subespecie suele implicar que una especie se expresa de forma diferente en distintos lugares, con un gradiente geográfico y sin separación funcional estable. El patrón aquí no es una sola especie que se grada suavemente a lo largo de un paisaje.

Es un conjunto de linajes coexistentes agrupados bajo un solo nombre porque el plano floral general es familiar y existen intermedios. En este marco, los intermedios no obligan a interpretar una subespecie. Se espera que sean cuando un progenitor persistente produce repetidamente derivadas que mantienen el mismo tema mientras divergen en un pequeño número de caracteres mecánicamente significativos.

Las especies relegadas a subespecies, y más tarde a sinonimia, no son "nombres menores". En muchos casos, representan especies válidas y distintas que han sido erróneamente identificadas, agrupadas o minimizadas repetidamente por un concepto de especie demasiado amplio.

### VIII. Hibridación

Durante mucho tiempo se ha sospechado hibridación natural entre especies de la sección *Macrophyllae-Fasciculatae*. El cruce entre dos especies distintas puede producir descendencia híbrida y, en algunos casos, especies híbridas. La hibridación suele sugerirse como un mecanismo que puede acompañar, o incluso acelerar, la producción de derivados estrechamente relacionados mediante la especiación por gemación. Sin embargo, en un grupo tan diverso, estos procesos evolutivos pueden difuminarse en el mismo resultado visible.

Aquí es también donde a menudo se eleva el ADN como solución. Sin embargo, sin un muestreo amplio, incluyendo las formas intermedias que conectarían un morfotipo con otro, el ADN a veces puede indicar que algo está mezclado, pero no puede reconstruir de forma fiable toda la historia que produjo la mezcla, ni separar la señal híbrida de la superposición estratificada producida por la gemación.



En abril de 2016, Andreas Kay documentó en flickr una forma aberrante de *Pleurothallis sphaerantha*. Dado el patrón observado en otras partes de este grupo, es muy probable que la planta fotografiada no fuera simplemente una "variante" extraña, sino un híbrido natural.



Se examinaron las fotografías de este presunto híbrido para ver si podría tratarse de una forma inusual de *Pleurothallis sphaerantha*. Pero cuando se estudió la flor de cerca, la historia cambió. Su estructura floral no coincidía en absoluto con la de *P. sphaerantha*, y las diferencias no eran menores, sino fundamentales.



Todo indica que esta planta es un híbrido natural entre *Pleurothallis pseudosphaerantha* y una segunda especie estrechamente relacionada con *Pleurothallis erythrium*. Esa interpretación se basa en el contexto de campo, porque ambos progenitores candidatos se encuentran en la misma zona donde se fotografió el supuesto híbrido. La planta en sí también cuenta la historia, mostrando una mezcla de rasgos tanto en el hábito floral como en el vegetal que se sitúan perfectamente entre ambos.



Un ejemplar del Jardín Botánico de Atlanta no se parece a ninguna de las especies descritas en *Macrophyllae-Fasciculatae*, y no se asienta en ninguno de los morfotipos observados en otros lugares de este estudio. En cambio, lleva un conjunto mixto de personajes que nunca se resuelve en un patrón coherente.

Se confirmó que la planta era un híbrido espontáneo que se había encontrado creciendo en el emplazamiento de un vivero de orquídeas en Ecuador. Poco después de esa confirmación, se describió como *Pleurothallis marioportillae*. Es lamentable que el material híbrido se tratara como una especie distinta, pero de una manera extraña aporta algo útil: un punto de referencia vivo para mostrar cómo es la hibridación en este grupo cuando se le pillan en fraganti.

Un morfotipo, una vez establecido, se repite. Tiene una consistencia interna. En varias plantas y en diferentes geografías, el mismo paquete de caracteres aparece una y otra vez, especialmente en el borde, donde se concentra la arquitectura diagnóstica.

Cuando un ejemplar no encaja fácilmente en ninguno de los morfotipos, la explicación más simple y lógica es que es producto de la hibridación. Sigue siendo una hipótesis, pero es útil, especialmente en entornos de viveros donde muchas especies estrechamente relacionadas florecen muy cerca unas de otras y pueden existir poblaciones naturales cercanas.

Lo sorprendente es lo rara vez que esto se convierte en semillas accidentales bajo cultivo ex situ. Durante un intervalo de quince años, en condiciones de cultivo cerradas, donde los hongos son comunes en plantas con flores, solo se formó espontáneamente una cápsula. El mismo patrón se repite en la atención institucional. En el Jardín Botánico de Atlanta, las cápsulas se extraen a menos que resulten de la polinización manual, aunque la formación espontánea de cápsulas se describe como poco común y rara vez es necesaria la extracción.

Sería fácil suponer que algunas especies de *Macrophyllae-Fasciculatae* son crípticas. Las especies crípticas son especies distintas que son difíciles o imposibles de separar solo por morfología y que a menudo se revelan mediante trabajos moleculares. Sin embargo, en un sistema moldeado por la especiación en gemación, una división genética no significa automáticamente dos especies, y la falta de separación genética no significa automáticamente una especie, especialmente cuando los linajes se solapan, persisten y se brotan repetidamente.

Muchas especies de *Macrophyllae-Fasciculatae*, y de *Pleurothallidinae* en general, parecen reproducirse principalmente por cruzamiento externo. En términos prácticos, el éxito en el conjunto de cápsulas suele depender del polen de otro individuo no relacionado.

Además, parece que muchas especies de *Macrophyllae-Fasciculatae* pueden depender de la selectividad para evitar la hibridación. El momento, el aroma y el momento preciso en que se ofrece una recompensa pueden actuar como una puerta, atrayendo al visitante adecuado mientras que las flores vecinas, a veces a solo unos centímetros, se ignoran efectivamente.



El néctar no es simplemente una recompensa. Puede ser un mecanismo de retención, manteniendo al insecto en el labio el tiempo suficiente para la transferencia de polen bajo condiciones ambientales cambiantes. Algunas especies de *Macrophyllae-Fasciculatae* tienen labios con epitelio secretor de néctar, una característica también presente en los bulbophyllums neotropicales. Algunas especies comienzan a producir néctar tan pronto como la flor se abre.



Escanea, toca o haz clic en el código QR para ver un polinizador en la especie de la imagen de arriba.



Sin embargo, *Pleurothallis perfusa* no produce una cantidad significativa de néctar hasta el tercer día de antesis, mientras que la flor permanece viable solo unos cinco días, lo que sugiere que la presentación de la recompensa puede retrasarse y sincronizarse con mucho tiempo.



La fragancia detectable es poco común en esta sección, pero al menos una especie colombiana no descrita observada en cultivo produce una fragancia ligera de rosa. El olor puede ser especialmente importante cuando el objetivo es reclutar un tipo muy específico de mosca pequeña.

Algunas orquídeas, como *Dracula*, son conocidas por atraer moscas que visitan hongos imitando señales de hongos, incluido el olor. Si aquí se produce un segmento olfático similar, ayudaría a explicar por qué flores similares pueden permanecer reproductivamente separadas incluso cuando crecen una al lado de la otra.

Puede que haya híbridos naturales en esta sección. También puede haber especies crípticas. El problema no es si esas cosas pueden ocurrir. El problema es qué puede realmente resolver la evidencia.

En *Macrophyllae-Fasciculatae*, la estructura es una continuidad ancestro-descendiente superpuesta, no una serie limpia de divisiones. Con gran parte del bosque andino del norte desaparecido, muchas de las formas intermedias que conectarían una población con la siguiente probablemente se perdieron antes de poder ser recogidas o secuenciadas. Bajo esas limitaciones, el ADN no puede clasificar de forma fiable la señal híbrida de la ascendencia compartida, ni distinguir de forma fiable especies crípticas de muestreos incompletos.

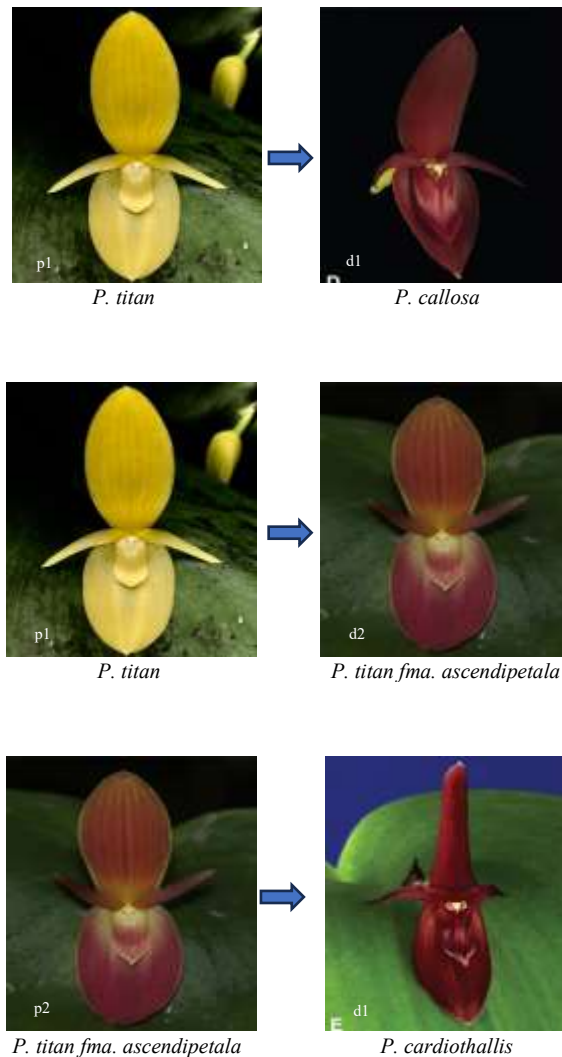
En este sistema, los datos moleculares pueden añadir ruido tan fácilmente como aportan claridad. Por esa razón, la evidencia de trabajo debe permanecer morfológica, basada en caracteres florales repetibles que puedan observarse, compararse y verificarse en plantas vivas.

La investigación sobre polinización directa en este grupo sigue siendo limitada, pero la existencia documentada de un sistema nocturno de polinización entre hongos y mosquitos que incluya recompensas de fragancias y néctar y la prolongada visita de insectos muestra que la atracción y retención estructuradas en el tiempo son biológicamente plausibles y deben tomarse en serio como barrera para la hibridación.

### XI. Variación intraespecífica

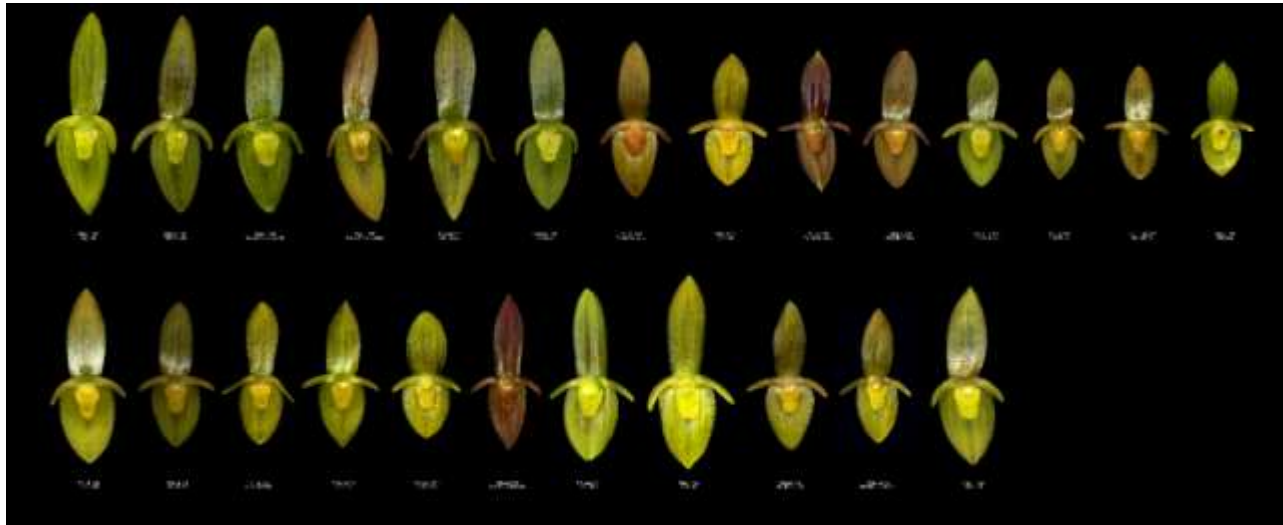
No existe consenso entre taxónomos sobre una definición estándar de variación intraespecífica en *Pleurothallidinae*. En botánica, la variación intraespecífica generalmente se refiere a diferencias fenotípicas o genéticas entre individuos de la misma especie, como tamaño, color o pequeños desplazamientos proporcionales.

La dificultad es que las especies de *Macrophyllae-Fasciculatae* a menudo muestran diferencias que no son meramente cosméticas, sino que parecen seguir el cambio de dirección entre poblaciones. ¿En qué momento un rasgo deja de ser solo "variación", sino evidencia de una forma distinta y repetible con significado evolutivo?

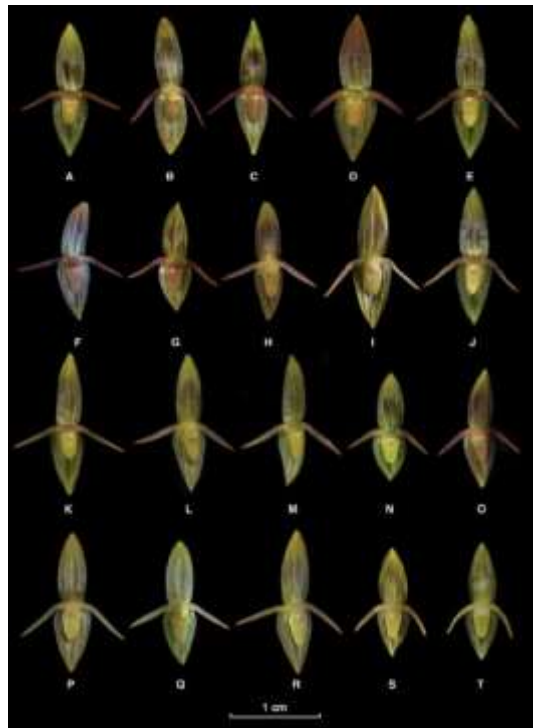


Por ejemplo, *P. titan* suele tener pétalos descendentes (apuntando hacia abajo). Sin embargo, se encontró una forma de *P. titan* en Colombia con la misma forma básica de flor, pero los pétalos están ascendiendo (apuntando hacia arriba).

No todos los derivados se convierten en una nueva especie, pero muchos se convierten en formas distintas, y esas formas importan. Proporcionan a los biólogos un personaje que pueden rastrear, comparar y analizar a través de la geografía. En este caso, los pétalos ascendentes parecen un paso temprano hacia los pétalos completamente reflejados que se observan en *P. cardiothallis*, un pequeño cambio que insinúa hacia dónde se dirige la línea a continuación.



En 2011, Bogarin et al. muestrearon 23 poblaciones de *P. homalantha* en Costa Rica. Dentro de las muestras recogidas, los pétalos y sépalos variaban significativamente en tamaño, forma y color. El labio también variaba en tamaño y color. Sin embargo, en todas las poblaciones, la forma y posición del labio son las mismas. Este es un ejemplo de variación típica dentro de una especie, o variación intraespecífica.



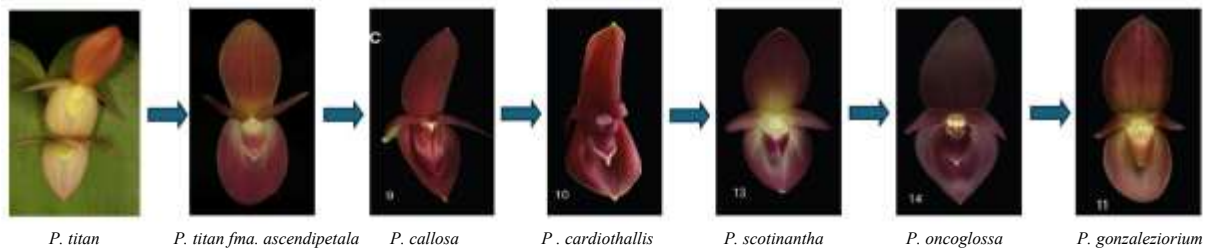
Realizaron un muestreo similar con *P. winkeliana* en 2025. En las 20 poblaciones de *P. winkeliana*, los pétalos y sépalos variaban significativamente en tamaño, forma y color. El labio también variaba en tamaño y color. Una vez más, en todas las poblaciones, la forma y posición del labio son las mismas.

Aquí podemos usar la música como referencia. En la música clásica, existe una forma llamada tema y variaciones. Se interpreta una melodía principal seguida de variaciones sobre ese tema. Después de tocar el tema principal, se presenta en múltiples variantes. En cada variación, el tema puede ser ligeramente diferente, pero sigue siendo inconfundiblemente reconocible.

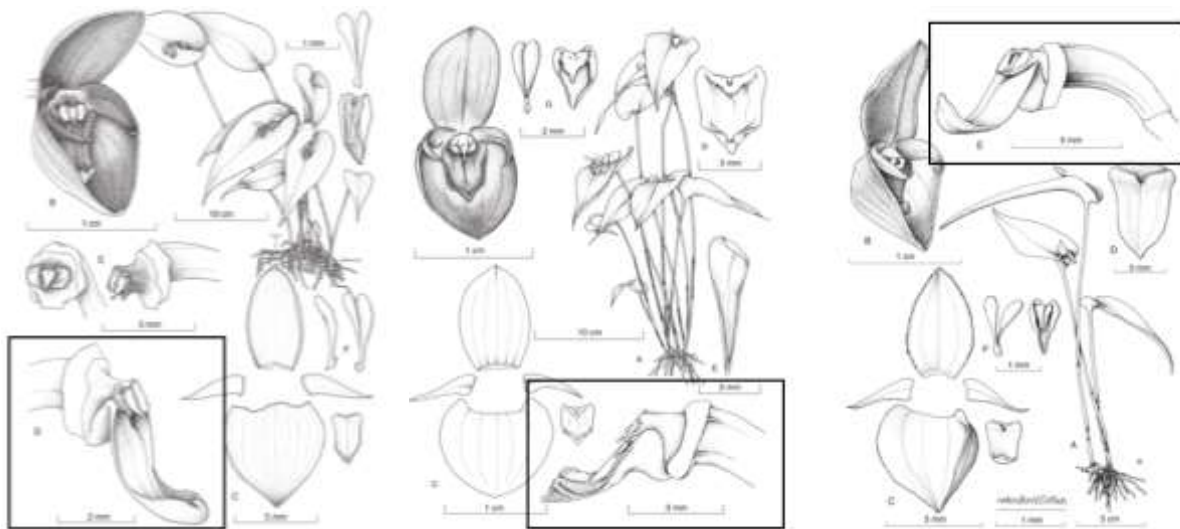
En *Macrophyllae-Fasciculatae*, la forma y posición del labio son el "tema" de una especie. El tamaño y color del labio, los pétalos y los sépalos son las "variaciones" de la especie. En términos sencillos, la variación intraespecífica en *Macrophyllae-Fasciculatae* es común, pero sutil.

**X. Costa Rica, un punto caliente de especiación en floración**

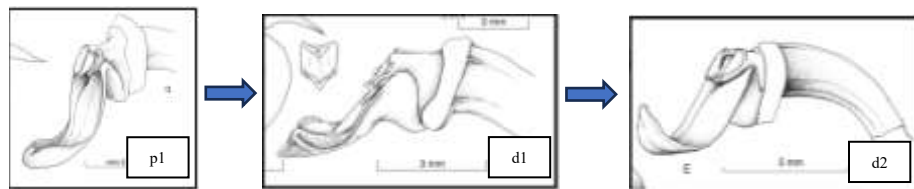
Costa Rica es un punto caliente para evidencias de especiación en gemación. En 2021, Pupulin et al. publicaron un estudio sobre la flora de Costa Rica centrado en los grupos *Pleurothallis cardiothallis* y *P. phyllocardia*. Examinaron la diversidad, la ecología general y floral, el dimorfismo cromático y la hibridación natural para abordar la significación sistemática.



Sin embargo, lo que destaca en la página no es la variación aleatoria. Estas fotografías se leen como una secuencia, con múltiples especies distintas separándose de *Pleurothallis titan* pero manteniendo el mismo tema floral básico.



Las tres ilustraciones publicadas de *Pleurothallis navisejala* capturan el mismo tipo de cambio direccional en el labellum que es fácil pasar por alto cuando una especie se trata como un concepto único de "variable".



En la ilustración de Pupulin 8435 (A), el labio es claramente cóncavo, con un perfil claro y funcional en forma de cuenco. En la ilustración Zúñiga 174 (B), ese mismo perfil aparece acortado y menos profundamente cóncavo, como si la arquitectura original estuviera siendo reducida en lugar de reemplazada. En la ilustración de Pupulin 8028 (C), el labio es esencialmente plano, con cualquier curvatura restante comprimida a lo largo de la línea media en lugar de expresarse como una concavidad profunda.

Leídos juntos, estos dibujos no parecen variaciones aleatorias. Se leen como una secuencia coherente, cóncava a superficialmente cóncava a curva-plana, consistente con la estratificación de linaje, donde una forma persistente, similar a un progenitor, coexiste junto a una o más derivadas que mantienen el mismo diseño básico en estados progresivamente reducidos y más degenerados.



Sin embargo, en Costa Rica, una especie en particular, *Pleurothallis sanchoi* (A), es la cara de la especiación en gemación. Verás, *P. sanchoi*, como una conocida serie estadounidense de televisión de los años 60 sobre una bruja (o genio, si prefieres), tiene un pariente extravagante y parecido. Este pariente, *P. nitida* (B), con sus pétalos flamboyantes y bordeados, es de Panamá. Ha habido debates interminables sobre si se trata de dos especies diferentes o de una sola variable.



De hecho, son especies separadas, y hay una tercera especie que fue relegada a la sinonimia, *P. gonioglossa*. A estas alturas, la historia suena más a un programa diurno de los años 80 porque *P. nitida* es la persistente progenitora tanto de *P. sanchoi* como de *P. gonioglossa*, así como de varias especies más. Sin embargo, a diferencia de una serie de televisión de los 80, los resultados de ADN no pueden confirmar la paternidad.



*Pleurothallis nitida* parece ser un progenitor persistente, con *P. sanchoi*, *P. gonioglossa* y *P. dorotheae* representando derivados sucesivos.

Cuando las flores se observan en secuencia, la progresión es inconfundible:

(A) *P. nitida* es, en su mayor parte, una especie bivalviforme resupinada típica, salvo que el labio se ha degenerado en un surco etiquetador profundo.

(B) *P. sanchoi* abandona el aspecto más extravagante de su progenitor. Se pierden las fiebres de pétalos y la flor se abre aún más.

(C) En *P. gonioglossa*, el labio se vuelve más redondeado y la flor se extiende completamente, dejando al descubierto el surco etiquetador.

(D) Con más cambios, como se ve en este morfotipo no descrito, los pétalos se encogen y el surco etiquetador comienza a producir néctar.

(E) En *P. dorotheae*, la flor completa una rotación completa de 360 grados. En condiciones de bosque nublado, el sulco sinsépal y el surco etiquetador permanecerían llenos de agua, lo que dificultaría la polinización. Una presentación sin resupinación resuelve ese problema.



En 2013, Wilson et al. propusieron situar estas especies en un distinto "clado mesoamericano". Aunque existen varias especies sudamericanas morfológicamente similares, como *P. phymatodea*, los datos moleculares concluyeron que no estaban relacionadas.



Sin embargo, como muestra la secuencia anterior, la especie doroteáela no resupinada no apareció de la nada. Evolucionaron a partir de antepasados bivalviformes resupinados a lo largo de muchas generaciones.

Los análogos bivalviformes sudamericanos que completarían esa secuencia faltan en el análisis, y la razón más probable ya se ha expuesto antes. Como solo queda alrededor del 25% del bosque andino del norte, muchos de los intermedios probablemente se perdieron antes de poder ser recogidos, fotografiados o secuenciados.

Aparece un segundo hueco cuando el mapa se dibuja a partir de los datos de la colección de holotipos. Entre Panamá y Colombia, existe un amplio corredor del que se han recogido pocas, si es que se han recogido alguna, especies. Por defecto, eso significa que el corredor Panamá-Colombia y las interfaces andinas del norte adyacentes no fueron muestreadas en absoluto.

Según la estructura de especiación documentada aquí, esos intermedios ausentes no son incidentales. Son precisamente las especies que conectarían la historia a través de la geografía. Cuando están ausentes, un análisis estrictamente ramificado puede convertir una cadena incompleta en la ilusión de orígenes separados.

También existe un problema práctico porque se utilizó material cultivado en el análisis. Cuando las secuencias provienen de material cultivado y no evaluado, la identidad puede ser incierta y las plantas pueden expresarse de forma diferente bajo condiciones de invernadero.

Por estas razones, el ADN no puede soportar de forma fiable un clado mesoamericano distinto. Aquí, una vez más, las relaciones deben inferirse a partir de la morfología.

Sin embargo, este estudio es valioso porque capturó algo extraordinario. En marcado contraste con los Andes del Norte, la cobertura forestal costarricense ha aumentado sustancialmente, recuperándose de aproximadamente un 25% a alrededor del 57%. Panamá muestra una cobertura forestal igualmente alta.

Aunque el estudio no muestreó lo suficientemente ampliamente como para confirmar si las especies sudamericanas están estrechamente emparentadas, sí mostró que las especies mesoamericanas forman un grupo coherente. La morfología apoya la misma conclusión. De hecho, estas especies pueden ofrecer la ventana más clara que tenemos, una secuencia viva que nos ayuda a despegar las capas superpuestas que ahora hacen que el ADN sea tan difícil de interpretar.

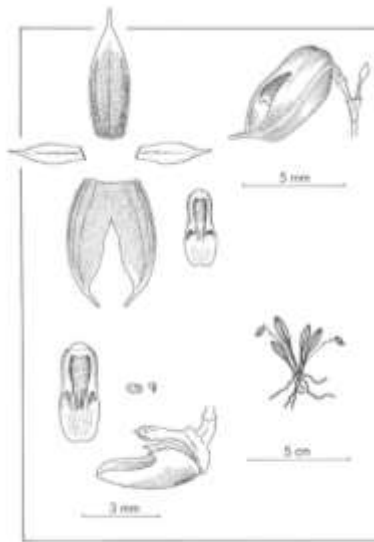
Costa Rica es un ejemplo de lo que se puede lograr mediante la conservación. Cuando el hábitat se recupera y se reconecta, formas estrechamente relacionadas como *P. nitida*, *P. sanchoi* y *P. gonioglossa* pueden persistir lado a lado. A medida que sus poblaciones crecen, es más probable que los intermedios sean encontrados, fotografiados y reconocidos. En términos prácticos, Costa Rica no simplemente "acoge" diversidad, sino que preserva la continuidad que permite que estas relaciones se vean.

### XI. Notas sobre otros géneros

La evidencia de especiación por gemación no se limita a *Macrophyllae-Fasciculatae*. Aparece en toda la familia *Pleurothallidinae*, género tras género, cuando las flores se comparan en secuencia y no en aislamiento.

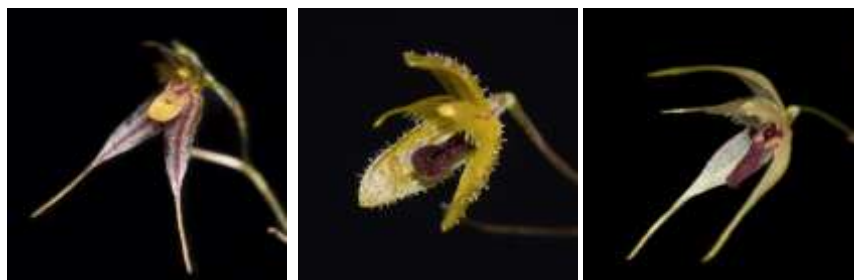


En el átrax de *Pleurothallis* (subgénero *Ancipitia*), a medida que el labio cóncavo continúa degenerando, empiezan a aparecer pequeños lóbulos basales (A). En *P. odobeniceps*, el labio se reduce aún más, y esos lóbulos basales se empujan hacia arriba formando estructuras en forma de gancho (B). En una especie similar y no descrita, el labio es esencialmente vestigial, y los lóbulos en forma de gancho se pliegan sobre lo que queda (C).



Plata 11. *Pleurothallis ocellus* (Lam.) Lenz

En 2022, el género *Muscarella* se fusionó con el género previamente monotípico *Andreettaea*. Aunque el estudio afirma que la decisión se basó en datos morfológicos y moleculares, la morfología de las flores apunta en diferentes direcciones evolutivas. La única especie de *Andreettaea* tiene una flor no resupinada con labio cóncavo.



Sin embargo, las 56 especies de *Muscarella*, como se ve en las fotos anteriores, tienen flores resupinadas con labios convexos y articulados de forma laxa. Los labios convexos y articulados fueron lo primero. Es un sistema mecánico completamente diferente. No apareció espontáneamente y no puede descartarse como variación. Por lo tanto, *Muscarella* no podría haber descendido de *Andreettaea*, subrayando una vez más que el ADN por sí solo no puede soportar de forma fiable los límites de género o especie en *Pleurothallidinae*.



En el campo, *Lepanthes calodictyon* (izquierda) y *L. tentaculata* (derecha) no se comportan como dos especies distintas. Se informa que crecen juntos, a veces uno al lado del otro, bajo la misma luz, la misma humedad, la misma franja delgada de hábitat donde las diferencias, si son reales, deberían ser fáciles de soportar.

Incluso el propio relato de Luer se inclina en esa dirección. Señala que *L. tentaculata* suele encontrarse asociada con *L. calodictyon*, y señala una lista corta de rasgos que justifican mantener los nombres separados, incluyendo hojas más redondas y reticuladas, procesos de pétalos filiformes más largos y un pequeño labio en forma de corazón escondido bajo la columna.

Pero esos caracteres se leen menos como un límite rígido y más como dos caras de la misma especie. Cuando dos especies nombradas comparten el mismo terreno, y los supuestos diagnósticos parecen variaciones de un diseño común, el patrón es exactamente lo que suele dejar la especiación incipiente: un progenitor persistente acompañado de una expresión derivada, lo suficientemente parecida en arquitectura general como para confundirse con "variación", pero lo bastante distinta como para ser notada, nombrada y discutida.

En ese sentido, *L. calodictyon* y *L. tentaculata* parecen más bien dos morfotipos que ocupan el mismo bosque al mismo tiempo. Lo más probable es que sean de la misma especie.



Cuando la mayoría de la gente ve *Pleurothallis fantástica* (izquierda) o *P. neossa* (derecha) por primera vez, suelen comentar su parecido con *Lepanthes*. Esa similitud no es casualidad. La explicación más sencilla es que *Lepanthes* siguió un camino direccional muy similar a la evolución floral observado en la sección *Macrophyllae-Fasciculatae*.



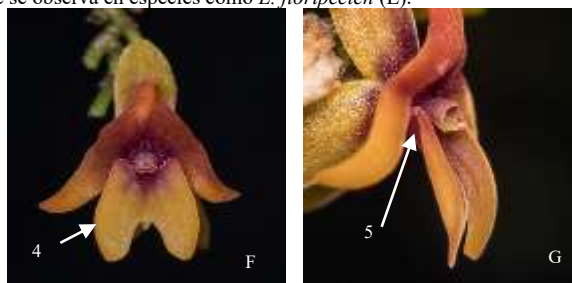
*Trichosalpinx* species with erect, convex lips (A) likely split into *Lepanthes* and *Lepanthopsis* through reduction of the lip. We don't have to search hard for evidence of transitional traits.



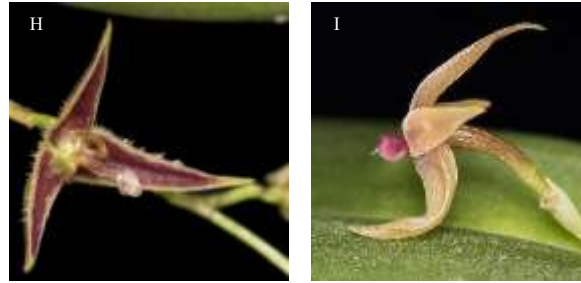
Las especies de *Trichosalpinx* con labios erectos y convexos (A) probablemente se dividieron en *Lepanthes* y *Lepanthopsis* mediante reducción del labio. No hace falta buscar mucha evidencia de rasgos de transición.



Los lóbulos basales en especies con labios similares a *L. prolifera* siguen el mismo patrón direccional que se observa en *P. fantastica*: con el tiempo se elevan, se enrollan hacia dentro y finalmente rodean la columna, formando las estructuras conocidas como los láplatos labiales (3) en la mayoría de las *Lepanthes*, como *L. acutissima* (D). En otras líneas, como en *L. melanantha*, el labio en forma de disco continúa degenerando, terminando en el labio plano y apprimido (4) que se observa en especies como *L. floripecten* (E).



Los rasgos transicionales son aún más evidentes en *Lepanthes domingensis* (F). *L. domingensis* tiene un labio grande, muy degenerado y convexo (4), y si se observa detenidamente, ya hay un bulto similar a un apéndice, que eventualmente se convertirá en el apéndice. Para más evidencia de apoyo, observa el labio desde el lateral (G) y la transición se vuelve aún más clara: los lóbulos basales (5) ya comienzan a elevarse y flanquear la columna. Con el tiempo, esos lóbulos basales se convierten en los láplidos



Para entender cómo especies como *Lepanthes isósceles* (H) pudieron perder completamente el labio, solo hay que mirar a *Pleurothallis kaynagatae* (I), donde la reducción se ha llevado al mismo punto final.

Este estudio demuestra que estos caracteres diagnósticos no se limitan a la sección *Macrophyllae-Fasciculatae*. Se repiten en los *Pleurothallidinae*, lo que sugiere un patrón direccional de evolución floral ampliamente compartido dentro de la subtribu. Por esa razón, estas mecánicas florales repetibles y verificables en campo se tratan aquí como la evidencia principal, por delante del ADN, para el diagnóstico y la interpretación de la estructura evolutiva en los *Pleurothallidinae*.

## **XII. El ADN no es inútil**

El ADN no es inútil. Sin embargo, el trabajo futuro sobre el ADN debe diseñarse e interpretarse de forma diferente, con las expectativas adecuadas y con la flor manteniéndose en primer plano. Aquí es donde importa el marco presentado aquí. No sustituye el trabajo molecular. Le da al trabajo molecular un mapa.

En lugar de tomar muestras de un puñado de nombres y esperar que el árbol los resuelva, los futuros estudios de ADN pueden estructurarse en torno a los estados mecánicos repetibles documentados en las plantas vivas. En otras palabras, la morfología se convierte en el diseño de muestreo, no en un pensamiento secundario.

Un estudio útil en este sistema se organizaría en torno a tres cosas:

Morfotipos - Muestreo en toda la gama de postura de labios, resultados de bisagra y estados de presentación, no como una lista de verificación simbólica, sino como diseño central. Si la hipótesis es evolución direccional en estados mecánicos, entonces el muestreo debe cubrir esos estados deliberadamente.

Estructura geográfica - El muestreo debe seguir la geografía lo más fielmente posible. Unas pocas secuencias de Costa Rica y otras de Colombia no son suficientes si falta el corredor entre ellas. Cuando la geografía no está muestreada, las conclusiones sobre el "origen separado" deberían tratarse como provisionales en el mejor de los casos.

Múltiples especímenes : una sola secuencia por especie nombrada casi garantiza engañar en un sistema moldeado por solapamiento, persistencia y posible mezcla. El muestreo repetido dentro de un morfotipo entre localidades es la única forma de ver si un patrón es estable, localizado o un artefacto.

El trabajo futuro de ADN en *Pleurothallidinae* será más útil cuando empiece a usar la flor como guía. Los personajes destacados aquí, postura de labios, función de bisagra, resupinación y presentación, no son cosméticos. Describen estados funcionales en la interfaz de polinización y se repiten con suficiente consistencia en la subtribu y en casi todos los géneros como para leerse directamente en vida.

En términos prácticos, eso significa que la prioridad debe seguir siendo morfológica: primero la mecánica verificable por campo, los datos moleculares después, interpretados a través del marco en lugar de sobre él. El ADN aún puede contribuir, pero solo cuando se muestrea de forma general, se vincula a vales reales y plantea preguntas que el sistema realmente pueda responder.

Este estudio ofrece una vía a seguir. Proporciona un lenguaje de campo estructurado para reconocer la diversidad que aún sobrevive, y proporciona un plan de muestreo para cualquier trabajo molecular futuro que busque probar, en lugar de sobrescribir, el patrón evolutivo escrito en estas flores.

### **XIII. Materiales y métodos**

Este estudio evaluó patrones evolutivos en *la sección* Pleurothallis Macrophyllae-Fasciculatae utilizando un enfoque combinado: (1) agrupamiento morfológico basado en la arquitectura de labios, (2) mapeo georreferenciado de distribuciones construido a partir de datos de localidades holotípicas y registros de país de origen, y (3) revisión de observación de campo a gran escala utilizando fotografías y metadatos de localidades de iNaturalist. Este diseño pretende comprobar si la hiperdiversidad está estructurada por estados de carácter y geografía discretos e interpretables mecánicamente, en lugar de reflejar una variabilidad ilimitada dentro de la especie.

#### **Marco de Agrupación Morfológico**

Todas las especies válidamente publicadas fueron asignadas a grupos morfológicos usando un conjunto estandarizado de caracteres basados en el labio: (1) forma del labio y grado de convexidad o degeneración, (2) posición del labio relativa al sinépico (erecto, suberecto o prostrado), y (3) funcionalidad de la bisagra (funcional, restringida o hecha no funcional por la posición y morfología del labio). Estos caracteres fueron seleccionados porque el labio es la interfaz principal entre la flor y el polinizador, y porque la posición del labio y el comportamiento de la bisagra representan estados funcionales discretos.

#### **Mapeo y validación de distribuciones**

Se construyeron mapas de distribución a partir de datos de localidades de recolección de holotipos para todas las especies válidamente publicadas. Para las especies que carecían de datos útiles sobre localidades de recolección, se realizó un trazado provisional usando el país de origen. Se cruzaron listas de verificación específicas por país y bases de datos en línea para conciliar la nomenclatura y los rangos reportados. Luego se compararon los grupos de localidades iNaturalist con los mapas basados en holotipos para identificar confirmación de rango, posible extensión de rango o posible identificación errónea que requiriera una revisión morfológica.

#### **Conjunto de datos de observaciones de campo y fotografía**

Se recopilaron y revisaron un total de 2.908 observaciones de iNaturalist de especies en *Macrophyllae-Fasciculatae*. Los metadatos asociados de localidades se utilizaron para validar y refinar mapas de distribución. Se examinaron aproximadamente 6.936 fotografías acompañantes para determinar la morfología, con énfasis en la posición y forma del labio del labio. Para complementar el registro de campo, se revisaron otras 1.418 fotografías del portafolio fotográfico del autor de plantas vivas para reforzar los caracteres diagnósticos y evaluar si los rasgos clave permanecen estables bajo el cultivo.

Cada registro fotográfico fue evaluado para detectar caracteres repetibles e interpretables mecánicamente. En este marco, la postura y la arquitectura del labio definen el "tema" diagnóstico principal, mientras que las diferencias en tamaño y color del labio, pétalos y sépalos se tratan como variación secundaria. Las observaciones se marcaron para revisión secundaria cuando la posición del labio, la arquitectura del labio o el comportamiento de la bisagra se apartaban del patrón esperado para una especie o grupo morfológico nombrado, permitiendo que posibles identificaciones erróneas, discontinuidades y formas candidatas distintas se filtraran de forma consistente en todo el conjunto de datos.

#### **Lógica de cribado híbrida**

Los híbridos candidatos se marcaron cuando el contexto de localidad sugería que las especies progenitoras plausibles ocurrían juntas, y cuando la flor mostraba combinaciones de caracteres mixtas o rasgos exagerados que no encajaban con el tema labial consistente observado en ese grupo. Debido a que los híbridos en esta sección suelen presentar características amplificadas o inusuales, las formas extremas no se trataron como evidencia de divergencia a nivel de especie a menos que se repitieran como un morfotipo repetible y estructurado geográficamente.

#### **Lógica de cribado de sinonimias**

En este tratamiento, la sinonimia solo se aplica cuando un nombre publicado no añade caracteres estables y repetibles que lo separen de una especie ya descrita. En otras palabras, dos nombres se tratan como la misma especie cuando comparten la misma arquitectura floral diagnóstica, y las supuestas diferencias se desploman en postura, tamaño o variación menor que no se cumple de forma consistente entre plantas. En cambio, las plantas que muestran estados de carácter transicional, especialmente a lo largo de la secuencia de degeneración del labio, no se tratan como sinónimos, porque la estructura transicional es evidencia de una secuencia evolutiva

#### **Material vegetal**

Se examinó material vegetal vivo de la colección personal del autor. Las plantas se cultivaban en una tienda de cultivo modificada con un aire acondicionado portátil y humidificador. Las plantas se cultivaban en macetas utilizando musgo vivo de esfagno rojo (*Sphagnum capillifolium*). La temperatura máxima diurna era de 70°F (21°C) y la máxima nocturna de 58°F (14°C). La humedad media era aproximadamente del 85%.

También se estudió y fotografió en el lugar material vegetal vivo de las Orquídeas de Andy (Encinitas, California). Las plantas se cultivaban en un invernadero cerrado con una temperatura máxima diurna de 65°F (15°C) y una temperatura máxima nocturna de 50°F (10°C). La humedad media era aproximadamente del 85%.

Se utilizó material vivo adicional de la colección permanente del Jardín Botánico de Atlanta para recopilar notas hortícolas y fotografías diagnósticas. La Casa de Alta Altitud Tropical (THEH) proporciona un entorno naturalista ex situ refrigerado por un limpiador de aire comercial. La temperatura máxima diurna era de 75°F (24°C) y la máxima nocturna de 55°F (13°C). La humedad media era aproximadamente del 85%.

#### **XIV. Sección *Pleurothallis Macrophyllae-Fasciculatae***

Esta estructura subsección–morfotipo se presenta como un modelo interpretativo de la estructura evolutiva, no como una revisión formal a nivel de rango.

La morfología y la estructura biogeográfica documentadas aquí apoyan la unión de la sección *Macrophyllae-Fasciculatae* de *Pleurothallis* con la serie *Amphygiae* y la sección *Abortivae*, que deben subdividirse en cuatro subsecciones: *Bulbophylliformae*, *Bivalviformae*, *Cardiostoliformae* y *Amphygiiformae*.

Estas subsecciones pueden dividirse a su vez en dieciséis morfotipos listados aquí en orden progresivo: bulbofilliforme, linguiforme, revolutive, protobivalviforme, bivalviforme, microcardiiforme, cordatiforme, cruciforme, titaniforme, grandifloriforme, dorotheaeforme, penduliforme, cardiostoliforme, filocardiforme, anfigiiforme y abortiviforme.

La mayoría de estos morfotipos se definen por una arquitectura floral compartida, soportada por conjuntos repetibles de caracteres, incluyendo cómo se presenta el labio y cómo funciona la bisagra (suelta, restringida o hecha no funcional), junto con una estructura geográfica consistente. Un número menor refleja adaptaciones posteriores a los bosques nubosos, donde la presentación floral y la forma vegetativa cambian juntas bajo humedad constante y mal tiempo.

En un rango superior, el mismo patrón, es decir, caracteres mecánicos repetibles combinados con una estructura geográfica coherente, proporciona evidencia suficiente para justificar la resurrección de *Acronia* como subgénero dentro de *Pleurothallis*. Sin embargo, esa decisión no se limitaría a *Macrophyllae-Fasciculatae*.

Llegaría a grupos adyacentes y requeriría un tratamiento sistemático más amplio para reevaluar los límites entre el género. Por esa razón, la resurrección subgenérica se trata aquí como una dirección respaldada indicada por los datos, mientras que los cambios formales presentados en este estudio se centran en las subsecciones y morfotipos que pueden defenderse directamente desde la base de evidencia actual.

##### **Justificación metodológica: Resupinación y mecánica de labellum como personajes sistemáticos**

Estas decisiones sistemáticas se basan en un conjunto estandarizado de caracteres basados en los labios. Estos caracteres se seleccionaron porque el labio es la interfaz principal entre la flor y el polinizador, y porque la posición del labio y el comportamiento de la bisagra representan estados funcionales discretos en lugar de variación continua:

- (1) forma del labio y grado de convexidad o degeneración,
- (2) posición del labio respecto al sínepal (erecto, suberecto o prostrado), y
- (3) funcionalidad de bisagra (funcional, restringida o hecha no funcional por la postura y la morfología).

La base de evidencia utilizada para probar la repetibilidad está deliberadamente centrada en el campo. Los mapas de distribución se construyeron a partir de datos de localidades holotípicas y luego se compararon con los grupos de localidades iNaturalist para identificar confirmaciones, extensiones plausibles de rangos y errores de identificación de candidatos que requirieron una revisión morfológica.

Paralelamente, se revisaron miles de registros fotográficos con énfasis en la posición del labio, la forma del labio y el comportamiento de la bisagra, y cada registro fue evaluado para detectar caracteres mecánicamente interpretables.

Dentro de este marco, la postura y la mecánica del labio definen el tema diagnóstico principal, mientras que las diferencias en el tamaño y color del labio, los pétalos y los sépalos se tratan como variaciones secundarias. Los cambios en la postura y la mecánica de los labios son pistas diagnósticas, no variaciones que deban descartarse.

La resupinación es una reorientación del desarrollo que determina cómo se presenta la flor en relación con la gravedad y con un polinizador, mientras que la arquitectura de los labios, incluyendo concavidad frente a convexidad y la presencia de una bisagra funcional, regula la mecánica de aterrizaje, retención y liberación durante una visita. Estos rasgos no son cambios proporcionales menores. Definen diferentes estados mecánicos y, por tanto, diferentes interfaces de polinización, que son coherentes y diagnosticables en el campo.

Esta lógica funcional-morfológica también soporta juicios de rango superior cuando una línea ocupa un espacio de diseño mecánico diferente. Por ejemplo, una flor no resupinada con un labellum cóncavo y no articulado no es intercambiable con una flor resupinada que lleve un labello convexo y articulado de forma laxa. Esas arquitecturas implican diferentes orientaciones gravitatorias, distintas mecánicas de aterrizaje y distintas dinámicas de retención.

Es poco plausible reducir tal cambio a una simple variación, y es igualmente poco plausible tratarlo como una novedad espontánea a nivel de carácter que puede descartarse cuando los resultados moleculares sugieren lo contrario. En *Macrophyllae-Fasciculatae*, donde el muestreo incompleto y la persistencia del linaje pueden desacoplar la estructura genética de los límites prácticos y diagnosticables, los caracteres florales mecánicamente fundamentados proporcionan un control necesario y verificable en el campo de las decisiones de rango.

En conjunto, la estructura subsección–morfotipo propuesta aquí y el marco metodológico que la respalda representan una solución práctica a un problema predecible en *Macrophyllae-Fasciculatae*: la persistencia del linaje, la gemación repetida y el muestreo geográfico incompleto pueden producir patrones moleculares insuficientes para delimitar rangos que deben permanecer diagnosticables en la naturaleza.

Tratando la postura del labio, la funcionalidad de la bisagra y la resupinación como estados mecánicos discretos, la clasificación puede anclarse a caracteres que son repetibles, verificables en campo y directamente vinculados a la interfaz de polinización. Sobre esa base, los cambios aquí planteados permanecen apropiadamente confinados a lo que la evidencia presente puede defender, indicando al mismo tiempo las direcciones sistemáticas más amplias que implica la misma lógica mecánica y biogeográfica.

Los actos nomenclaturales en este artículo se limitan a la descripción de tres nuevos taxones y la resurrección de ocho taxones previamente relegados a la sinonimia:

#### Nuevos taxones (3):

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

Diagnóstico: *Pleurothallis elefa* es una especie revolutive. En estas especies, los márgenes revolutos del labio forman un tubo estrecho que, en el caso de esta especie, hace que el labio se asemeje a la trompa de un elefante. Los pétalos descendentes y curvados hacia afuera parecen colmillos.

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

Diagnóstico: *Pleurothallis tremens* es una especie relicta dentro de la sección *Macrophyllae-Fasciculatae*, ya que es la única especie ancestral superviviente dentro de la sección. *P. tremens* es una de las 14 especies bulbofilliformes que son las antecesoras de todas las especies de *Pleurothallis* en la sección *Macrophyllae-Fasciculatae*, y es la única especie en esta sección con un mecanismo de polinización bulbofilliforme, un labio suberecto y convexo conectado al pie de la columna por una verdadera bisagra.

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

Diagnóstico: *Pleurothallis warrenprescottii* es muy similar a *P. erythrium*. Ambos son especies protobivalviformes con labios suberectos. Sin embargo, *P. warrenprescottii* se distingue por la presencia de un cruzo en el ápice del labio. Esta característica está ausente en *P. erythrium*. La característica distintiva más significativa de *P. warrenprescottii* es un labio cubierto de gotas de néctar. En *P. erythrium*, la producción de néctar se restringe al glenion. Vegetativamente, las dos especies pueden distinguirse por las hojas gruesas y jugosas de *P. warrenprescottii* frente a las hojas finas de *P. erythrium*.

#### Reinstauración de taxones aceptados (8):

***Pleurothallis archidiaconi* (Ames)**

Tratamiento taxonómico: Especies aceptadas; estatus restablecido (tratado como distinto del concepto amplio de *Acronia bivalvis* en Iconos 27) según se define en las secciones VII, XIV y XIV(d) de esta publicación.

***Pleurothallis erynochila* (Luer)**

Tratamiento taxonómico: Especies aceptadas; estatus restablecido (tratado como distinto del concepto amplio de *Acronia bivalvis* en Iconos 27) según se define en las secciones VII, XIV y XIV(d) de esta publicación.

***Pleurothallis exserta* (Luer)**

Tratamiento taxonómico: Especies aceptadas; sinonimia invertida (corrección de errores). Se invierte la línea base de Iconos 27: Luer considera *Pleurothallis exserta* como sinónimo bajo *Acronia diabolica*. *P. exserta* puede distinguirse de *P. diabolica* debido a grandes diferencias en el tamaño de la planta y el tamaño de la flor. Además, *P. exserta* utiliza retortorsión durante el desarrollo de las yemas; *P. diabolica* no. Estas diferencias diagnósticas se basan en las ilustraciones de ambas especies y en fotografías verificadas de ambos taxones.

***Pleurothallis gonioglossa* (Schltr)**

Tratamiento taxonómico: Especies aceptadas; sinonimia invertida (corrección de errores) según se define en la sección XII de esta publicación.

***Pleurothallis ignivomi* (Schltr)**

Tratamiento taxonómico: Especies aceptadas; estatus restablecido (tratado como distinto del concepto amplio de *Acronia bivalvis* en Iconos 27) según se define en la sección XII de esta publicación.

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

Tratamiento taxonómico: Especies aceptadas; estatus restablecido (tratado como distinto del concepto amplio de *Acronia bivalvis* en Iconos 27) según se define en las secciones VII, XIV y XIV(d) de esta publicación.

***Pleurothallis rhopalocarpa*** (Schltr.)

Tratamiento taxonómico: Especies aceptadas; estatus restablecido (tratado como distinto del concepto amplio de *Acronia bivalvis* en Iconos 27) según se define en las secciones VII, XIV y XIV(d) de esta publicación.

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

Tratamiento taxonómico: Especies aceptadas; sinonimia invertida (corrección de errores). La línea base de Iconos 27 se invierte:

La decisión de Luer de tratar a *Pleurothallis embreei* como sinónimo de *Acronia cedrinorum* se basó en protólogos e ilustraciones que contenían erróneamente información desajustada para tres especies no relacionadas. La ilustración compuesta de los Iconos 27 para *P. calogramma* utiliza la flor correcta para *P. calogramma* pero el dibujo del hábito de *P. embreei*. Luer utiliza entonces la flor y el hábito de *P. embreei* como representación de *P. cedrinorum* (dibujos de hábito idénticos en las láminas). *P. cedrinorum* tiene un labio cóncavo frente al labio convexo de *P. embreei*. El resultado son consecuencias posteriores de identificación errónea en iNaturalist (aplicación forzada a *P. calogramma* por no aceptación).

Los siguientes tratamientos taxonómicos no son actos nomenclaturales, sino que se utilizaron únicamente para el total de especies utilizadas en este artículo:

Híbridos Potenciales Elevados a Rango de Especie (2):***Pleurothallis ×subversa*** (Pupulin & Bogarín)

Tratamiento taxonómico: el taxón se trata aquí en rango de especie como *Pleurothallis subversa*.

*Pleurothallis ×subversa* se publicó como un supuesto híbrido natural, llamado así por su orientación floral "subvertida", una referencia directa a su presentación no resupinada. El protólogo lo diagnostica limpiamente mediante una combinación que no se interpreta como "intermedia borrosa" en el campo: plantas relativamente grandes con hojas estrechamente ovadas y lanceoladas, cordadas en la base; una flor verdaderamente colgante, parcialmente reflexiva, no resupinada; sépalos de bronce y pétalos rojos; y un labio blanco se enrojeció de un rojo intenso hacia el ápice y los márgenes. Los autores también señalan que la postura general y la textura de las hojas recuerdan fuertemente a *P. compressa*, y proponen que *P. compressa* sea uno de los progenitores, siendo el segundo progenitor probablemente una especie de flores grandes cercana a *P. cardiothallis* (con *P. cardiothallis* y *P. oncoglossa* discutidos como candidatos plausibles en la región). Para este tratamiento, el punto decisivo es práctico y morfológico: los rasgos diagnósticos citados en el protólogo son repetibles y separables, y otorgan a la planta una identidad estable que puede reconocerse sin un argumento genético.

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

Tratamiento taxonómico: el taxón se trata aquí en rango de especie como *Pleurothallis karremansiana*.

*Pleurothallis ×karremansiana* fue publicado como un supuesto híbrido natural, interpretado como producto de la presencia conjunta de *P. tonduzii* y *P. gonzaleziorum* en el Bosque de Paz. El diagnóstico "híbrido" del protólogo, sin embargo, se basa en un paquete de personajes compacto e internamente coherente que es tanto reconocible como utilizable: hojas cordadas, estrechamente ovadas y mate; flores púrpuras con sépalos ampliamente ovados, arqueados e inflexionados; pétalos estrechamente triangulares-subfalcados; y un labio pandurado con un glenion profundamente hundido entre los lóbulos basales engrosados. En la arquitectura del labio específicamente, se mantiene la misma coherencia; el labio se describe como conduplicado con una depresión central, márgenes convexos ligeramente plegados por debajo y una constricción subterminal que termina en un lóbulo terminal. Lo más importante es que los autores informan de un segundo individuo encontrado creciendo en estado salvaje en Bosque de Paz, lo que les permite descartar la idea de que representa un híbrido de jardín único. Debido a que los caracteres diagnósticos enfatizados en el protólogo forman una morfología determinada y repetible en lugar de una "mezcla" transitoria,

Excluidos del recuento de especies como híbridos probables de vivero (2):***Pleurothallis gigiportillae*** (Doucette y Portilla)

Tratamiento taxonómico: Excluido como probable híbrido de criadero (material de origen invernadero), no aceptado como especie aquí.

Este nombre entra en la literatura con un problema innato: se basa en material cultivado sin una localidad silvestre específica. El tipo se informa explícitamente como "sin localidad específica" y como que floreció en cultivo en el Vivero de Orquídeas Ecuagénero. Ese es exactamente el contexto en el que el material híbrido es más probable que salga a la superficie, circule y luego sea confundido con una especie "única".

La flor en sí se lee como un desajuste de señales. La planta presenta grandes pétalos fuertemente convexos, un aspecto que en una construcción grandifloriforme normalmente interferiría con la mecánica de las bisagras y restringiría la función del labio, pero aquí los pétalos permanecen libres mientras que el labio se describe como fuertemente reducido (incluyendo un ápice pubescente y detrorso) y la condición columna-pie es lo suficientemente inusual como para que los propios autores lo consideren difícil de ubicar. En otras palabras, el conjunto de personajes no se asienta en un plan mecánico coherente que se repita a lo largo de una línea conocida.

Según el estándar de evidencia utilizado a lo largo de este estudio, esa combinación no es algo que podamos tratar con seguridad como "única". En este grupo, un morfotipo real se repite, vuelve a aparecer en otras plantas y mantiene un estado labial consistente, un resultado de bisagra y una

postura de sépalos a lo largo de la geografía. *P. gigiportillae* no coincide con ninguna especie descrita, no pertenece a ningún morfotipo establecido y no ha surgido material silvestre comparable mediante observación de campo de manera que demuestre una forma repetitiva y estructurada geográficamente.

Por estas razones, *Pleurothallis gigiportillae* se considera aquí material híbrido de origen crío probable y se excluye del recuento de especies, a la espera de evidencia de repetición estable en estado salvaje.

***Pleurothallis marioportillae*** (Doucette, Medina y Portilla)

Tratamiento taxonómico: *Excluido como probable híbrido de criadero (material de origen invernadero), no aceptado como especie aquí.*

Este ejemplar no se parece a ninguna de las especies descritas en la sección *Macrophyllae-Fasciculatae*, y no se asienta en ninguno de los morfotipos documentados a lo largo de este estudio. En cambio, la flor tiene una cualidad de Frankenstein, un aspecto cosido, como si diferentes partes hubieran sido tomadas de diferentes plantillas. El conjunto de personajes es mixto, y sigue siendo mixto. La descripción publicada enmarca la planta como material de rescate silvestre recolectado bajo una autorización ex situ ecuatoriana, con el tipo que se dice que floreció en cultivo en Ecuagenera, y la especie reportada como conocida solo por la localidad tipo.

Sin embargo, las investigaciones concluyeron que se originó en el lugar de un vivero de orquídeas y fue reconocido como un híbrido espontáneo antes de que se publicara el nombre. Según el estándar de evidencia utilizado durante este tratamiento, eso importa. En este grupo, un morfotipo, una vez real, se repite. Tiene consistencia interna, y vuelve a aparecer en varias plantas, a menudo en diferentes geografías, en el mismo paquete de personajes principales. Cuando una planta no se asienta en ningún morfotipo, y cuando sus rasgos se leen como un mosaico en lugar de un plan coherente, la interpretación más conservadora es el origen híbrido.

Esa interpretación también se ve reforzada por la ausencia. No ha aparecido ninguna planta comparable en fotografías de campo, en registros de cultivo con contexto de localidad fiable, ni en el registro comparativo más amplio recopilado para este trabajo. En otras palabras, *las marioportillas* no se comportan como una línea con un conjunto de caracteres estable y repetible. Se comporta como un montaje puntual.

Por estas razones, *Pleurothallis marioportillae* se considera aquí material híbrido probable de origen infantil, y queda excluida del conteo de especies a la espera de evidencia clara de un morfotipo repetitivo y estructurado geográficamente en estado salvaje.

Ser relegados a la sinonimia (2):

***Pleurothallis pudica*** (Karremans)

Tratamiento taxonómico: *Pleurothallis pudica* se trata aquí como sinónimo de *P. phyllocardia* porque el carácter distintivo enfatizado en el relato original no es diagnóstico. El protólogo enmarca a *P. pudica* en una presentación "tímida", con la flor girándose hacia la hoja y "ocultándose", y resalta la postura descendente y reclinada de la flor. Sin embargo, esa postura ya forma parte del conjunto de caracteres usados para reconocer a *P. phyllocardia*, cuyas flores también se describen como reclinadas hacia las hojas debido a un pedúnculo inclinado hacia abajo. Un grupo de caracteres secundarios (hábito más pequeño, flores más redondas y planas, pétalos más cortos y un labio más rectangular) no establece un paquete diagnóstico separado y repetible, y no superan la arquitectura compartida subyacente; por lo tanto, *P. pudica* debe reducirse a sinonimia bajo *P. phyllocardia*.

***Pleurothallis variabilis*** (Luer)

Tratamiento taxonómico: *Pleurothallis ripleyi* y *P. variabilis* se publicaron simultáneamente, y los protólogos solo los separan en diferencias menores no diagnósticas que no se mantienen como límites estables cuando se comparan las flores entre materiales. En ambos, la arquitectura definitiva es la misma: un labio engrosado dominado por un callo basal y un glenion prominentes, expresados en un plan floral consistente en lugar de una verdadera "variabilidad"; según la regla del primer revisor, el autor selecciona el nombre *P. ripleyi* para su uso aquí. El epíteto *variabilis* también es engañoso en este caso, porque la especie no es significativamente variable en los caracteres que importan, mientras que *P. ripleyi* ancla el nombre a una persona y a una referencia histórica concreta.

Para eliminar de este concepto seccional transfiriéndolo a otros subgéneros (3):

***Pleurothallis glochis*** (Luer & Escobar)

Tratamiento taxonómico: *Pleurothallis glochis* fue originalmente colocado por Luer en la serie *Amphygiae* dentro de la subsección *Acroniae*, el concepto de *Acroniae* "de una sola flor" definido en gran medida por una presentación pedunculada larga y un gestalt floral particular (notablemente pétalos prominentes y una columna de terete). Sin embargo, las observaciones de campo indican que *P. glochis* no cumple los caracteres diagnósticos de *Amphygiae/Amphygiiformae* y es más consistente en hábito general y estructura floral con el subgénero *Scopula*. Por esa razón, a pesar de su ubicación histórica en *las Anfigias*, aquí se considera transferida a subg. *Scopula* en lugar de retenido en el apartado *Amphygiiformae*.

***Pleurothallis ankyloglossa*** (Luer & Hirtz)

Tratamiento taxonómico: Luer incluyó *Pleurothallis ankyloglossa* junto con el concepto de *Amphygiae*, sirviendo efectivamente como puente entre el conjunto anfigiiforme de pedicelado largo y los taxones multiflorales tradicionalmente mantenidos en el subgénero *Pleurothallis*. Sin embargo, en este tratamiento, *P. ankyloglossa* se elimina del concepto seccional actual y se trata en el subgénero *Pleurothallis*. Sus afinidades generales están

más cercanas al conjunto multifloral *Pleurothallis*, que incluye especies como *P. stricta* y *P. languida*, que a la subsección Amphygiiformae circunscrita aquí. Trabajos futuros podrían apoyar el reconocimiento de un morfotipo distinto para estos taxones multiflorales, lo que aclararía si *P. ankyloglossa* debería agruparse de forma más explícita con ese conjunto en lugar de citarse solo como un vínculo histórico.

***Pleurothallis knappii* (Luer)**

Tratamiento taxonómico: *Pleurothallis knappii* fue igualmente posicionado por Luer cerca de Amphygiae, lo que implica una conexión entre el conjunto anfigiiforme y ciertas especies multiflorales del subgénero *Pleurothallis*. En este tratamiento, *P. knappii* se elimina del concepto seccional actual y se trata en el subgénero *Pleurothallis*. La especie se alinea más estrechamente con el grupo multifloral *Pleurothallis*, incluyendo taxones como *P. stricta* y *P. languida*, que con la subsección Amphygiiformae tal como se define aquí. Por tanto, su mención junto a Amphygiae se conserva solo para documentar cómo se enmarcó históricamente la conexión. Investigaciones adicionales podrían apoyar el reconocimiento de un morfotipo distinto para el conjunto multifloral más amplio, lo que podría justificar reevaluar cómo se agrupa mejor *P. knappii* en un futuro suplemento nomenclatural.

Incluirse en este concepto seccional por transferencia de otros subgéneros (2):

***Pleurothallis tryssa* (Luer)**

Tratamiento taxonómico: *Pleurothallis tryssa* se transfiere aquí del subgénero *Pleurothallis* a la subsección Amphygiiformae. *Pleurothallis grobleri* (Luer 2014), tratada como un miembro de flor única de la serie Amphygiae, proporciona el ancla ausente. Su estructura floral y hábito vegetativo se alinean estrechamente con el conjunto *inaudita-tryssa-tomtroutmanii*, apoyando a *P. grobleri* como progenitor persistente y situando a *P. tryssa* dentro de la misma secuencia anfigiiforme que una derivada sucesiva. En *P. tryssa*, la tendencia avanza hacia flores más pequeñas y abiertas, con un labio convexo aún más reducido y una inflorescencia que puede llevar hasta nueve flores y superar ligeramente la hoja. En cuanto a ese paquete de caracteres y su ubicación dentro de la progresión escalonada desde *P. grobleri* hasta *P. inaudita*, *P. tryssa* se trata aquí como parte de la subsección Amphygiiformae en lugar de mantenerse en la subg. *Pleurothallis*.

***Pleurothallis tomtroutmanii* (Holcomb)**

Tratamiento taxonómico: *Pleurothallis tomtroutmanii* se transfiere aquí del subgénero *Pleurothallis* a la subsección Amphygiiformae. La conexión está respaldada por *Pleurothallis grobleri* (Luer 2014), una especie de flor única tratada en la serie Amphygiae cuya estructura floral y hábito vegetativo coinciden estrechamente con el conjunto *inaudita-tryssa-tomtroutmanii*, proporcionando un ancla para interpretar el grupo como un conjunto anfigiiforme coherente. Dentro de esa secuencia, *P. tomtroutmanii* representa una extensión adicional de la tendencia, con flores más alargadas, un labio cóncavo y una inflorescencia claramente colgante que es significativamente más larga que la hoja y puede albergar hasta trece flores. Sobre esa base, y siguiendo el patrón escalonado inferido del ancla grobler, *P. tomtroutmanii* se considera aquí como perteneciente a la subsección Amphygiiformae en lugar de retenerse en la subg. *Pleurothallis*.

a. Especies atribuidas a *Pleurothallis* Section *macrophyllae-fasciculatae*

Dentro de la sección *Macrophyllae-Fasciculatae* de *Pleurothallis*, junto con las líneas afines históricamente tratadas bajo *Abortivae* y *Amphygiae*, hay 342 especies válidamente publicadas.

Subsección *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>

Subsección *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>dorothyfuqae</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>gonaleziorum</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-menakarai</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>sarcochila</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>

Subsección *Cardiostoliformes*

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
gonzaloi	index	iris	jaramilloi	labajosii	lanigera	latipetala
lilijae	longipetala	luna-crescens	lynniana	magnipetala	mahechae	marioi
mesopotamica	minutilabia	muriculata	nangaritzae	neobarbosae	neossa	nipterophylla
ortegae	orymoglossa	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						

Subsección *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>thoerleae</i>	<i>tipuloides</i>	<i>tomtroutmanii</i>	<i>tryssa</i>	<i>wigginsii</i>		

### **b. Subsección *Bulbophylliformae***

Las especies dentro del complejo *P. adonis-linguifera* sirven como referencia para esta subsección. Aunque las especies bulbofiliformes se encuentran a lo largo de toda la cresta oriental de los Andes del Norte, desde Ecuador hasta Venezuela, solo se describen 14 especies que encajan en esta subsección. Sin embargo, probablemente existan muchas más.

En *Icones Pleurothallidarum* XXVII, Luer reconoce que muchas colecciones "desafían las definiciones", con intermedios que difuminan la identificación. Plantea el problema como un taxón con distribuciones superpuestas e identificaciones inciertas en muchos especímenes.

Establece una distinción principal basada en la venación del sépalo dorsal, describiendo a *Pleurothallis adonis* como de tres venas y al "típico" *Pleurothallis linguifera* como de cinco venas, además de señalar cinco o siete venas para *P. linguifera* en otros lugares. Luer también contrasta la forma labial, describiendo una condición más tubular o revoluta frente a una condición más oblonga, pero reconoce que algunas colecciones muestran los caracteres principales invertidos.

Esa concesión es importante, porque apoya una interpretación alternativa: varias especies distintas han sido identificadas erróneamente repetidamente y luego integradas en *P. adonis* o *P. linguifera*, en lugar de una especie que simplemente es "altamente variable". Las observaciones de campo confirman que varias especies permanecen sin describir.

El descubrimiento de *Pleurothallis tremens* normalmente provocaría un reexamen del material de herbario no tipo asignado a *P. adonis*, *P. linguifera* y taxones relacionados. Si existen linajes ancestrales o casi ancestrales adicionales, pueden ya estar en colecciones bajo nombres incorrectos.

Sin embargo, la preservación del herbario impone límites estrictos a lo que puede ser probado. Las flores suelen secarse, prensarse o diseccionarse. Esto impide la evaluación funcional de la bisagra del labio y hace imposible determinar si un espécimen tuvo alguna vez un mecanismo bulbofiliforme libremente articulado.

Por esa razón, cualquier reexamen debe centrarse en combinaciones de caracteres que permanezcan legibles tras su preservación, como la forma y postura del labellum, las características de columna y pie y de labellum, y conjuntos consistentes de proporciones florales, interpretadas junto con la estructura geográfica.

Donde se puedan observar plantas vivas, la motilidad de los labios debe probarse directamente en el campo. Una simple prueba de perturbación, utilizando movimiento de aire y toque ligero, es suficiente para determinar si un labio está libremente articulado, constreñido o funcionalmente fijo. Esa información no puede recuperarse de material preservado, pero es esencial para interpretar la afinidad bulbofiliforme.

c. Especies atribuidas a la subsección *Bulbophylliformae*

Hay 14 especies dentro de esta subsección que pueden dividirse en cuatro morfotipos distintos:



**Bulbofilliforme:** *Pleurothallis tremens* es la única especie actualmente documentada con un mecanismo de polinización bulbofilliforme y es la única especie dentro de este grupo morfotipos. Sépalo dorsal cóncavo, labio suberecto, convexo, muy flojamente articulado.



**Linguiforme:** Sépalo dorsal cóncavo. Labio profundamente convexo, erecto a suberecto, las especies con labios suberectos tienen un ápice agudo que se trata como un cruzo apical utilizado para reducir el espacio entre el labio y el sinsépalo.

*adonis    brinkmaniana    calogramma    lemniscifolia    linguifera*



**Revolutiforme:** Concave dorsal sepal. Lip deeply convex, margins revolute typically forming a tight tube. Basal margins sometimes block the hinge. Occasionally petals wrap tightly around the base of the lip reinforcing the basal margins.

*baezensis    elefa    revolutiformis    serricardia*



**Protobivaliforme:** Evolucionó tanto de especies linguiformes como revolutiformes. Sépalo dorsal cóncavo. Labio convexo, suberecto típicamente por debajo de un ángulo de 45 grados. Las flores tienen características más bivalviformes. En algunas especies, los márgenes apicales se han plegado formando un crusulo apical que reduce el espacio entre el labio y el sinsépalo.

*erythrium    mastodon    oxapampae    warrenprescottii*

#### d. Subsección *Bivalviformae*

*Pleurothallis bivalvis* ha sido tratada como la referencia, la flor "estándar" con la que se mide todo lo demás. Las plantas que se alejan solo ligeramente de ese patrón se pliegan en un amplio "complejo", mientras que las desviaciones más llamativas se permiten mantenerse como especies separadas.

El problema es que el nombre original se basó en una flor a la que le faltaba el labio. Un "estándar" anclado a un tipo que no puede mostrar la estructura sobre la que todos discuten no es una base segura. Según la evidencia, un neotipo o epítipo anclado a una planta con el labio propostado y convexo esperado sería una forma más defendible de estabilizar lo que *P. bivalvis* representa realmente.

En *Icones Pleurothallidarum* XXVII, Luer trata a *P. bivalvis* de forma amplia, como *P. bivalvis* sensu lato, y lo enmarca como un complejo de especies más que como una especie estrechamente delimitada. Relaciona el nombre con el tipo de Lindley de cerca de Mérida, Venezuela, señala que el labio estaba separado de la flor tipo, y luego describe un "patrón básico" recurrente que, en su opinión, aparece una y otra vez a lo largo de una enorme cordillera. Describir un "patrón básico" de un tipo sin labios es inherentemente problemático, porque el carácter que más a menudo separa estas plantas en vida es aquel que el holotipo no define.

El argumento central de Luer es la escala. Señala innumerables colecciones, desde Centroamérica hasta los Andes, que encajan en este *patrón bivalvis*, y trata la mayoría de las desviaciones como variantes menores. En su opinión, las variaciones se producen en tantas combinaciones que resulta ilógico separar algunos segregados con nombre dejando el resto sin nombre. Como resultado, recopila muchos conceptos regionales bajo el *paraguas bivalvis*, no porque las diferencias sean invisibles, sino porque no los ve formando rupturas limpias y consistentes más allá del tamaño y pequeños desplazamientos proporcionales.

Para mantener el complejo viable, minimiza los rasgos vegetativos, especialmente la forma de las hojas, que considera demasiado variables para tener mucho peso taxonómico. En cambio, se apoya en caracteres florales y utiliza la venación del sépalo dorsal como condición de contorno práctica. Describe el tipo como de tres venas, señala que la mayoría de las colecciones aparecen efectivamente con tres venas, con venas accesorias más evidentes en flores más grandes, y excluye explícitamente colecciones claramente de cinco venas de *P. bivalvis* sensu lato, porque incluirlas solo profundizaría el problema de identificación que intenta contener.

Este mismo patrón reaparece en el complejo *microcardia Pleurothallis*. Luer trata a *P. microcardia* como algo frecuente y de gran alcance, con un amplio espectro de expresión, y luego conserva varios valores atípicos con patrones geográficos como rangos subordinados. Llama la atención sobre formas con pétalos filiformes cuyas puntas se enroscan alrededor de los márgenes de la hoja, flores que se sitúan más altas en la superficie de la hoja en lugar de cerca de la base, y sépalos dorsales que se vuelven excepcionalmente largos.

En un marco estrictamente ramificado, eso se lee como una sola especie inusualmente variable. En la estructura de especiación avanzada aquí, se lee como otra cosa: un plano floral persistente, común y progenitor, además de múltiples especies hijas que permanecen lo suficientemente cercanas a la arquitectura compartida como para confundirse con "variación", incluso cuando repiten las mismas desviaciones en los mismos lugares.

En *Pleurothallis cordata* sensu lato, Luer es aún más directo. Reconoce que varias entidades reconocibles se mezclan entre sí, y las trata como subespecies porque las flores intermedias no son infrecuentes. Una subespecie, en el sentido ordinario, es una expresión regional moldeada por la separación geográfica. Eso no es lo que sugieren las pruebas aquí. Estas no son formas de borde raras que estén escondidas detrás de una barrera.

En varios casos, la expresión de "subespecie" es común, repetible y ampliamente encontrada, incluso en registros fotográficos modernos. En este grupo, "subespecie" a menudo se convierte en un cajón de sastre para especies superpuestas y coexistentes que comparten el mismo plan floral básico, y por eso tantos nombres se han minimizado y tantas especies distintas han sido repetidamente identificadas erróneamente o reducidas a sinonimias.

Finalmente, Luer describe a *Pleurothallis ruberrima* como frecuente y "extremadamente variable" a lo largo de una vasta cadena andina, desde el oeste de Venezuela hasta Bolivia. Enfatiza los ramicauls largos con hojas erguidas y estrechas, y grandes flores producidas en pedúnculos largos, flexibles y caídos que cuelgan sobre los bordes de las hojas.

También enfatiza la inconsistencia: el sépalo dorsal es multivenoso, pero el recuento de venas varía, los márgenes del sépalo suelen ser recurvados y el labio es proporcionalmente pequeño, con un disco que varía desde ligeramente convexo hasta callosos grueso. Concluye con una conclusión familiar, a saber, que las "variaciones" propuestas son inconstantes y se encajan entre sí.

La dificultad radica en que las ilustraciones publicadas bajo el nombre *P. ruberrima* no muestran simplemente un solo plano floral con una ligera deriva. Muestran formas de labios incompatibles. La especie representada en la Fig. 172a conserva solo el hipochile, similar a especies como *P. calceolaris* y *P. cyanea*. En la Fig. 172b, la flor tiene un labio claramente deflexionado similar al de *P. constricta*. La flor de la Fig. 172c tiene un labio casi vestigial.

Junto a esas diferencias en los labios, hay cambios notables en la morfología floral general. Leídos juntos, el conjunto parece menos una especie expresando variación y más varias especies llevadas bajo un mismo nombre.

El material cultivado adquirido como *P. ruberrima* apunta en la misma dirección. Las plantas pueden producir flores de aproximadamente 2 a 8 cm, y algunas muestran labios reducidos a solo unos pocos milímetros de ancho. Esa dispersión no es automáticamente "variación", especialmente cuando el labio en sí cambia de deflexionado a vestigial.

Sugiere que otras especies, especialmente las de flores colgantes, se han mezclado debido a un concepto demasiado amplio que trata cualquier flor colgante como lo mismo. Sin embargo, hay un detalle adicional que puede importar aún más.

En algunas de estas especies con flores colgantes que aún conservan el labio, el néctar ha sido reemplazado por una secreción espesa y gelatinosa. En algunas *especies de Elleanthus*, las secreciones pegajosas ricas en mucilaje producidas por los colletadores florales son químicamente complejas y se consideran exudados funcionales que pueden proteger tejidos e influir en los polinizadores. Si aquí se produce un desplazamiento comparable, entonces al menos parte de lo que se agrupa bajo *P. ruberrima* puede representar diferentes sistemas polinizadores, no solo diferentes "formas".

Aquí también es donde la condición del colgante debe tratarse con cuidado. Las flores colgantes aparecen repetidamente cuando el clima de bosque nublado se convierte en la presión dominante, y aparecen en múltiples arquitecturas florales subyacentes.

En ese sentido, "penduliforme" no es un único diseño ancestral. Es una solución de fase tardía que puede aplicarse en capas sobre especies bivalviformes, microcardiiformes, cordatiformes, titaniformes y grandifloriformes.

Usada como etiqueta morfotípica, describe una respuesta evolutiva, no una afirmación de relación cercana. La implicación práctica es sencilla: la postura colgante por sí sola no es un contenedor seguro para los límites de especies, y *P. ruberrima* tal como se aplica actualmente parece un compuesto que necesita ser reordenado por arquitectura de labios, estructura de columnas, tipo de secreción y el resto del paquete mecánico, no por color y hábito colgante.

En 2013, Wilson et al. propusieron un "clado mesoamericano" distinto y trataron a esas especies mesoamericanas como no relacionadas con especies sudamericanas morfológicamente similares, como *P. phymatodea*. Sin embargo, la especie doroteeforme no resupinada no apareció de la nada. Evolucionaron a partir de antepasados bivalviformes resupinados a lo largo de muchas generaciones.

Los análogos bivalviformes sudamericanos que completarían esa secuencia están ausentes en el análisis. Aparece un segundo hueco cuando el mapa se dibuja a partir de los datos de la colección de holotipos. Entre Panamá y Colombia existe un amplio corredor del que se han recogido pocas, si es que se han recogido alguna, especies. Por defecto, eso significa que el corredor Panamá–Colombia y las interfaces andinas del norte adyacentes no fueron muestreadas en absoluto.

Según la estructura de especiación documentada aquí, esos intermedios ausentes no son incidentales. Son precisamente las especies que conectarían la historia a través de la geografía. Cuando están ausentes, un análisis estrictamente ramificado puede convertir una cadena incompleta en la ilusión de orígenes separados.

También existe un problema práctico porque el material cultivado se utilizó en el análisis. Cuando las secuencias provienen de material cultivado y no evaluado, la identidad puede ser incierta y las plantas pueden expresarse de forma diferente bajo condiciones de invernadero. Por estas razones, el ADN no puede soportar de forma fiable un clado mesoamericano distinto.

De las cuatro subsecciones propuestas, *Bivalviformae* ha sido la más descuidada y requiere mucha clasificación y corrección. Actualmente existen muchos nombres tratados como sinónimos que representan especies distintas. Aplicar estos límites y morfotipos lógicos aportará orden y claridad a la subsección.

e. Especies atribuidas a la subsección *Bivalviformae*

Hay 203 especies dentro de esta subsección que pueden dividirse en 8 morfotipos distintos.



Bivalviforme: Sépalos igual de tamaño. Sépala dorsal de profunda a superficialmente cóncava. Sépalo dorsal y sinsepal redondeados u oblongos. Labio convexo, plano o cóncavo, prostrado contra el sínepalo. Algunas especies tienen labios casi vestigiales.

<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>homalantha</i>	<i>homeroi</i>	<i>isthmica</i>	<i>karremansiana</i>	<i>kashi-menkararai</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>upanoeinsis</i>
<i>vide-vallis</i>							



Microcardiiforme: Sépalos igual de tamaño, alargados y más estrechos que las especies bivalviformes. Sépala dorsal de profunda a superficialmente cóncava. Labio convexo, plano o cóncavo, prostrado contra el sínepalo.

<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>		



Cordatiforme: Sépalos igual de tamaño. Sépalos dorsales superficialmente cóncavos a convexos. El labio suele ser plano, aunque algunos son ligeramente convexos. Los sépalos suelen estar hiperextendidos.

<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>					



Titaniforme: Típicamente, flores grandes a muy grandes. Sépalos igual a tamaño. Sépalos dorsales superficialmente cóncavos a convexos. Sínsepalos de superficies superficiales a muy profundamente cóncavas. Labio firmemente adherido al sínsepal, cóncavo en la mayoría pero reducido solo al hipochile en algunas especies.

<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>						



Grandifloriforme: Flores pequeñas a muy grandes. El sépalo dorsal es profundamente cóncavo. Sinsepal aplanado o ligeramente convexo. Los márgenes del labio se doblaron para bloquear la bisagra en algunas especies. Pétalos descendiendo en algunas especies. En la mayoría, los pétalos se utilizan como cuña entre el labio y el sínsepal. Si se quitan los pétalos, la bisagra funciona plenamente. Los pétalos también acunan el labio en

<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>megalorhina</i>	<i>palliolata</i>	<i>reginae</i>
<i>teaguei</i>							



Cruciforme: Flores normalmente completamente pegadas a la hoja. Algunas especies tienen sépalos dorsales hiperextendidos pero aún no completamente reprimidos. Columna reducida y al ras del borde. Labio convexo a cóncavo, completamente adherido al sínepal.

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



Dorotheaeform: Algunas especies parecen típicamente bivalviliformes, salvo que el labio está degenerado formando un surco profundo y etiquetador. La mayoría de las especies no son resupinadas y presentan un surco profundo en la etiqueta.

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



Penduliformes: Las flores colgantes aparecen repetidamente en especies bivalviliformes, microcardiiformes, cordatiformes, titaniformes y grandifloriformes. Los labios de la especie son los mismos que los que se encuentran en estos morfotipos. Sin embargo, las flores son colgantes, normalmente colgando sobre el borde de la hoja, o desde la bráctea espácea en la base de una hoja erguida.

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

#### f. Subsección *Cardiostoliformes*

Luer reconoció por primera vez la subsección *Cardiostolae* como una unidad coherente por su hábito general y su constitución. Son plantas con hojas deflexionadas en forma de corazón, con hojas maduras más o menos duplicadas en la base, luego dobladas casi 180 grados hacia el lado del ramicaul. En la flor, la columna está despojada de alas, el pie de columna es rudimentario o ausente, y la antera se sitúa de apical a subapical como parte del mismo paquete diagnóstico.

A partir de ahí, la historia avanza rápido, porque muchas de estas especies no dependen de una remodelación lenta e incremental del labio para cambiar la función. Usan la resupinación como atajo. Un giro en el brote en desarrollo, guiado por control gravitrópico, puede repositionar el labellum en relación con la gravedad sin reconstruir toda la flor. Una vez que el labio se mueve a una nueva orientación, la acción de la bisagra puede neutralizarse solo con la postura, incluso antes de que el labio se reduzca estructuralmente.

Se repiten varios patrones de resupinación. En uno, el botón gira 180 grados durante el desarrollo y, a medida que madura, el pedicelo se contrae, tirando de la flor hacia adelante y manteniendo el labio hacia arriba contra la gravedad mientras el labio sigue encogiéndose con el tiempo. En otra, el brote realiza una rotación completa de 360 grados y termina exactamente donde empezó, un movimiento neto cero que aún tiene consecuencias funcionales, especialmente para la fuga de agua. En otro más, el brote gira 180 grados, el pedicelo se extiende y luego el botón gira otros 180 grados para que la flor termine mirando hacia atrás. En cada caso, el resultado es consistente. El borde acaba colocado donde está protegido y donde la humedad persistente tiene menos posibilidades de acumularse.

A partir de ahí, la historia avanza rápido, porque muchas de estas especies no dependen de una remodelación lenta e incremental del labio para cambiar la función. Usan la resupinación como atajo. Un giro en el brote en desarrollo, guiado por control gravitrópico, puede repositionar el labellum en relación con la gravedad sin reconstruir toda la flor. Una vez que el labio se mueve a una nueva orientación, la acción de la bisagra puede neutralizarse solo con la postura, incluso antes de que el labio se reduzca estructuralmente.

Se repiten varios patrones de resupinación. En uno, el botón gira 180 grados durante el desarrollo y, a medida que madura, el pedicelo se contrae, tirando de la flor hacia adelante y manteniendo el labio hacia arriba contra la gravedad mientras el labio sigue encogiéndose con el tiempo. En otra, el brote realiza una rotación completa de 360 grados y termina exactamente donde empezó, un movimiento neto cero que aún tiene consecuencias funcionales, especialmente para la fuga de agua. En otro más, el brote gira 180 grados, el pedicelo se extiende y luego el botón gira otros 180 grados para que la flor termine mirando hacia atrás. En cada caso, el resultado es consistente. El borde acaba colocado donde está protegido y donde la humedad persistente tiene menos posibilidades de acumularse.

En clima de selva nubosa, el agua se convierte en una presión constante. El sinsepal, que suele ser una cuenca cóncava y ordenada, puede convertirse en un reservorio en niebla, llovizna y goteo de nubes. En respuesta, estas especies comenzaron a abrir la flor, aplanando la arquitectura para que el agua no pueda quedarse y quedarse. A lo largo de la secuencia capturada en el campo y en las placas, se repite el mismo cambio de dirección. Los sépalos profundamente cóncavos dan paso a concavidad poco profunda, y luego hacia formas más planas y abiertas. Los reflejos sinsépalos, la exposición aumenta y la flor expulsa agua antes de que pueda acumularse.

Al mismo tiempo, la hoja pasa a formar parte de la ingeniería. Algunas especies inclinan el ramicaul hacia adelante de modo que el techo de las hojas recubre la flor, y la flor mira hacia el suelo bajo su propio dosel. Otros llevan el hábito aún más lejos, con hojas colgantes y flores pegadas a la superficie, para que el agua fluya limpiamente en lugar de inundar la zona de los labios. En zonas más frías, húmedas y ventosas, la reducción de hojas cumple dos propósitos a la vez. Ayuda a retener la humedad cerca de la planta y ofrece menos resistencia al viento, por lo que la flor se mantiene más estable cuando el tiempo se acerca.

El sistema de recompensas también cambia. El glenion se agranda y, en muchas especies, da paso a un surco etiquetar amplio y lleno de néctar, una disposición que probablemente mantiene al polinizador en su lugar más tiempo y aumenta las probabilidades de que una visita termine en polinización.

En algunos miembros de esta subsección, la diversificación alcanza su punto más extremo. El borde, que antes era plataforma de aterrizaje, sigue reduciéndose hasta casi no aparecer. A medida que avanza esa reducción, los lóbulos basales se elevan, flanquean la columna y luego se curvan hacia dentro. Finalmente empiezan a envolver la propia columna y el labio se reduce a un vestigio.

En conjunto, no se trata de una colección dispersa de plantas "similares". Es un conjunto repetible de postura vegetativa, simplificación de columnas, comportamiento de resupinación, arquitectura floral que desprende humedad y cambios correlacionados en la recompensa y la reducción de labios. Esa combinación es evidencia suficiente para justificar tratar estas especies como una subsección distinta.

g. Especies atribuidas a la subsección *Cardiostoliformae*

Hay 85 especies dentro de esta subsección que pueden dividirse en 2 morfotipos distintos. Muchos de estos morfotipos pueden clasificarse en una de cuatro categorías de resupinación.



Cardiostoliforme: Sépalos dorsales superficialmente cóncavos a convexos. Sinsépalo ligeramente cóncavo, convexo, revoluto o reflejado. Labios degenerados en un 50% o más. Ramicauls erguidos, subrectos, colgantes o arqueados. Las flores tipo "lilijae" son la plantilla original para la especie de este grupo. Más tarde aparecieron especies con pétalos reflejados.

<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>gonzaloii</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>			



Filocardiiforme: Sépalo dorsal, superficialmente cóncavo a convexo. Sinsépalo ligeramente cóncavo, convexo, revoluto o reflejado. Labios rugosos o verrucosos, degenerados en un 50% o más. Ramicauls erguidos, subrectos, colgantes o arqueados, casi siempre con una bráctea espácea suberecta.

<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>

### Tipos de resupinación



Inversión geniculada: Durante el desarrollo ocurre una resupinación normal de 180°, luego una geniculación en fase avanzada y/o una constricción del pedicelo cambia la presentación final para que la flor se mantenga "invertida" respecto a la gravedad, con el labio apuntando hacia arriba (o al menos sostenido contra la atracción de la gravedad) cuando la flor se abre.



Resupinación neta: El brote gira 360° durante el desarrollo y termina donde empezó, por lo que la flor abierta puede parecer no resupinada aunque haya resupinado. Funcionalmente, es "rotación sin cambio neto" en la orientación final.



Deflexión geniculada: Se produce una resupinación normal de 180°, luego el pedicelo se dobla y/o se contrae de tal forma que empuja la flor hacia adelante y hacia abajo, de modo que el labio queda mirando hacia el suelo o presionado contra la superficie de la hoja. Este es el contrapunto "descendente" de la inversión geniculada.



Retrotorsión: El brote resupina (180°), luego continúa con un giro hacia atrás adicional (otro 180°) para que la flor acabe girando hacia atrás hacia la hoja. El efecto final es una flor que parece "girada", con el labio recolocado en una presentación más protegida y orientada hacia atrás.

### h. Subsección *Amphygiiformae*

En *Icones Pleurothallidinarum* XVII, Luer trata la serie *Amphygiae* como el subconjunto de una sola flor y pedicelado largo dentro de la subsección *Acroniae*. En su clave, caracteriza estas plantas como generalmente resupinadas, a menudo de pedicelada larga, con pétalos prominentes que comúnmente descienden y se vuelven sigmoides, y con un labio triangular y agudo cuyos ángulos basales pueden parecer lóbulos. También menciona una columna semiterete en este conjunto. En otras palabras, *Amphygiae* es su concepto de "Acroniae de una sola flor", definido principalmente por la postura de la flor, la longitud del pedicelo, la forma de los pétalos y un labio triangular agudo, más que por rasgos vegetativos.

*Pleurothallis killipii*, con sus grandes flores presentadas sobre un pedicelo erecto, siempre se ha considerado un caso atípico dentro de *Macrophyllae-Fasciculatae*. En especies bivalviformes, el labio disminuye a lo largo de muchas generaciones, de erecto a suberecto, hasta que finalmente se asienta contra el sínsepal y la bisagra queda funcionalmente neutralizada. Las especies cardiostoliformes aceleran esa transición empleando resupinación, neutralizando la acción de la bisagra a través de la postura mientras el labio continúa engorgándose.

En *P. killipii*, el cambio se ve diferente. En lugar de "caer" en su sitio, el borde parece encajar en el sínsepal desde la base hacia abajo, como si se cerrara una cremallera. El primer contacto ocurre en la base, justo donde normalmente giraría una bisagra.

Una vez que se establece ese contacto basal, la bisagra se neutraliza efectivamente. El labio se ancla y luego se asienta progresivamente más completamente, hasta que queda firmemente contra el sínsepal. Una vez que el labio está completamente presionado en su posición, continúa degenerando y, al mismo tiempo, el pedicelo comienza a alargarse.

A medida que los bosques nubosos se extendieron tanto en los Andes del Norte como en Mesoamérica, una nueva presión se impuso: el agua. En estos bosques, las plantas se mantienen constantemente húmedas por la niebla, la llovizna y el goteo de nubes, no solo por las tormentas. Para una flor que depende de que un visitante se quede en su lugar, eso importa.

En *P. killipii*, el cambio hacia la condición anfigiiforme se lee como una respuesta directa a ese mundo húmedo. El pedicelo, antes erecto, se vuelve arqueado y la flor se inclina hacia abajo, escondiendo la región de la columna bajo la hoja como un pequeño techo.

Muchos polinizadores no son elegantes flotadores. Se arrastran y exploran. Una flor colgante les proporciona un espacio de trabajo protegido, protegido de la escorrentía y las salpicaduras, y mantiene las partes reproductivas funcionando cuando todo lo demás está empapado.

Luer trata explícitamente a *P. quadricaudata*, *P. tetrachaeta* y *P. tipuloides* como "estrechamente relacionados" y "superficialmente similares", señalando que los sépalos y pétalos de larga atenuación son "inseparables", e incluso sugiere que la morfología de los labios "podría fusionarse" si se disponían de suficientes ejemplares. Ese encuadre ha fomentado décadas de agrupamientos casuales y errores rutinarios. De hecho, los tres no son "básicamente iguales" y no se comportan como variantes locales intercambiables.

*P. quadricaudata* suele producir flores mucho más grandes con pétalos notablemente más largos que suelen descender, a menudo mantenidos casi paralelos al sínsepal. La flor se sostiene sobre un pedicelo erecto, comúnmente alineado paralelo a la hoja, con el borde orientado hacia arriba. La propia descripción de Luer enfatiza la escama y la presencia del perianto de cola larga, y señala que la flor de cola larga descansa sobre el dorso de una hoja ovada.

*P. tetrachaeta*, en cambio, presenta una presentación más delicada, inclinada hacia el colgante: los arcos del pedicelo y la flor orientada hacia abajo. Incluso donde los sépalos y pétalos largamente atenuados se parecen entre sí, Luer lo separa por un labio mucho más pequeño, "solo la mitad de tamaño", carente de lóbulos basales.

*P. tipuloides* es la más divergente de las tres y se alinea de forma más natural con *P. killipii* que con *P. tetrachaeta*. Sus flores se llevan sobre un pedicelo erecto con pétalos rígidos mantenidos en posición neutra y extendida, y el labio es completamente diferente al de los demás. En la tonalidad de Luer, *P. tipuloides* está inmediatamente separado por un labio más largo con lóbulos basales erectos y denticulados. Su descripción de especie repite ese diagnóstico: labio ovado-trilobado de unos 5 mm de longitud, con lóbulos basales erectos, redondeados y denticulados que abrazan la columna.

Estas diferencias importan porque no son cosméticas. Alteran cómo se presenta la flor a un polinizador, cómo el agua corre sobre el perianto y cómo la región de la columna sigue funcionando en condiciones persistentemente húmedas. Un colgante o flor orientada hacia abajo crea un espacio de trabajo protegido bajo la hoja, protegido de la escorrentía y salpicaduras, y ese refugio importa en los bosques nubosos donde la niebla, la llovizna y el goteo de nubes mantienen las flores continuamente húmedas.

Luer segrega la sección *Abortivae* para una sola especie, *Pleurothallis abortiva*. Explica el nombre como una condición "abortiva", y define la sección por una combinación que considera única dentro del subgénero: un pequeño labio vestigial situado bajo una columna mucho más grande, terete, sin pies, lo que significa que carece de columna-pie. Observa un parecido superficial con los miembros de una sola flor de la serie *Amphygiae*, pero separa *P. abortiva* inmediatamente en base a ese labio vestigial junto a una gran columna terete y sin pies.

Las observaciones de campo sugieren que un pequeño grupo de especies comparte repetidamente esta misma columna esencial y arquitectura de estigma, incluso cuando el labio varía desde casi vestigial hasta prácticamente ausente. Vegetativamente, estas plantas también se asemejan a especies anfigiiformes y muestran la misma variedad de presentaciones, desde pedicelos erectos hasta suberectos, pedicelos arqueados y flores completamente colgantes.

El registro de campo sugiere además que *P. habenula* es un progenitor persistente de *P. kaynagatae*, y *P. fugax* (o especies similares) como posible progenitor de *P. neossa*. Las especies restantes se agrupan más estrechamente con las *habenula-kaynagatae* en constitución general, y comparten la misma estructura de columnas tanto si el labio se reduce a un remanente como si desaparece por completo. Por estas razones, la sección *Abortivae*

se absorbe aquí en la subsección *Amphygiiformae* como morfotipos abortiviformes, en lugar de mantenerse en un rango seccional separado.

La publicación de *Pleurothallis lacrima* en 2022, una especie anfigiiforme con múltiples flores, provocó un reexamen de taxones históricamente situados en el subgénero *Pleurothallis*. *P. lacrima* produce flores que caen inequívocamente dentro del grupo *P. quadricaudata*, aunque solo son una fracción del tamaño. También rompe con la expectativa estándar de los anfigios de floraciones solitarias. En lugar de ser de una sola flor, *P. lacrima* tiene entre tres y cinco flores por inflorescencia.

Un desajuste similar aparece en la publicación de *P. inaudita* de 2023. Allí, *P. imitor* se utiliza para comparar, pero ambos no son comparables ni en presentación ni en estructura. *P. inaudita* se alinea mucho más con *P. tryssa*, diferenciándose principalmente por tener menos flores por inflorescencia, cada una considerablemente más grande.

*Pleurothallis grobleri* (Luer 2014) proporciona el ancla que faltaba. Es una especie de flor única tratada en la serie *Amphygiae*, aunque sus flores se asemejan estrechamente a las de *P. inaudita*, *P. tryssa* y *P. tomtroutmanii*, y el hábito vegetativo es igualmente congruente. Esta combinación apoya a *P. grobleri* como un progenitor persistente del cual el conjunto *inaudita-tryssa-tomtroutmanii* puede interpretarse como derivadas sucesivas. La dirección inferida es consistente y escalonada:

(A) *P. grobleri* comienza la serie con flores más grandes y solitarias.

(B) *P. inaudita* sigue con una flor más abierta, un labio reducido y de una a tres flores por inflorescencia; la inflorescencia se sitúa sobre la hoja y es más corta que la hoja.

(C) *P. tryssa* impulsa la tendencia, produciendo flores mucho más pequeñas y abiertas, un labio convexo aún más reducido y una inflorescencia de hasta nueve flores que es apenas un poco más larga que la hoja.

(D) *P. tomtroutmanii* amplía aún más la presentación, con flores más alargadas, un labio cóncavo y una inflorescencia colgante que es significativamente más larga que la hoja y puede llevar hasta trece flores.

Por estas razones, *P. inaudita*, *P. tryssa* y *P. tomtroutmanii* están incluidos en la subsección *Amphygiiformae*. Investigaciones adicionales podrían respaldar el reconocimiento de un morfotipo distinto para otros taxones multiflorales históricamente mantenidos en el subgénero *Pleurothallis*, incluyendo *P. languida*, *P. phalangifera*, *P. tenuisepala* y *P. stricta*.

Luer ya había implicado esta conexión indirectamente al incluir *P. knappii* y *P. ankyloglossa* junto al concepto de *Amphygiae*, conectando efectivamente los taxones multiflorales del subgénero *Pleurothallis* con el conjunto anfigiiforme.

Sin embargo, en este tratamiento, *P. knappii* y *P. ankyloglossa* se eliminan de este concepto seccional y se tratan en el subgénero *Pleurothallis*. Por tanto, su ubicación se cita solo para mostrar cómo se enmarcó históricamente la conexión, no como parte de la circunscripción adoptada aquí.

i. Especies atribuidas a la subsección *Amphygiiformae*

Hay 40 especies dentro de esta subsección que pueden dividirse en 2 morfotipos distintos:



Amphygiiforme: Sépalos cóncavos, oblongos o atenuados, de igual tamaño. Labio convexo a cóncavo. Las flores se producen a partir de un pedicelo alargado erecto, suberecto, arqueado o colgante.

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



Abortiviforme: Sépalos cóncavos, oblongos, agudos, de igual tamaño. Las especies de este morfotipo comparten la misma estructura de columnas, tanto si el labio se reduce a un remanente como si desaparece por completo.

*abortiva gracilipedunculata habenula kaynagatae lobata pseudopogon wigginsii*

### i. Nuevos taxones

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

*Planta* de tamaño grande, epífita, posiblemente terrestre, cespitosa, raíces muy delgadas.

*Ramicaulos* de hasta 26 cm de largo, muy delgados, suberectos, encerrados por una fina funda tubular bajo el centro y otra en la base.

*Hoja* de 14 cm de largo, 7,5 cm de ancho, coriácea, ovada, aguda, con base cuneada, sésil.

*Inflorescencia* : una sola flor sucesiva y resupinada, nacida de una bráctea patácea reclinada en la base de la hoja.

*Labellum (Labio)* de 11 mm de largo, 4,5 mm de ancho, púrpura, convexo, oblongo, con un glenion orbicular bien desarrollado en la base y una ranura longitudinal que comienza en el glenion y recorre la longitud del labio hasta el ápice, lóbulos basales redondeados, ápice subagudo con un pequeño crusulo en el lado abaxial del labio, muy flojamente conectado al pie de columna por una bisagra verdadera.

*Sépalo dorsal* de 16 mm de largo, 11 mm de ancho, con 3 venas, púrpura impregnado de blanco en el ápice, membranoso, glabro, ovado.

*Sinsepal* de 15 mm de largo, 11 mm de ancho, con 3 venas, amarillo impregnado de púrpura en la base, glabro, ovado y cóncavo.

*Pétalos* de 12 mm de largo, 2 mm de ancho, de una sola vena, color rosa, descendentes, ligeramente curvados, estrechamente oblongos, agudos.

*Columna* de 3 mm de largo, 2 mm de ancho, semitereta, bilobeda, antera apical, estigma apical.

*Etimología*: Del latín *tremens* "temblando", una referencia al labio flojo que se mueve con la más mínima brisa.

ECUADOR: Sin datos de recogida. *K.W. Holcomb 18031 (Holotipo: GEO)*

*Diagnóstico*: *Pleurothallis tremens* es una especie relicta dentro de la Sección *Macrophyllae-Fasciculatae*, ya que es la única especie ancestral superviviente dentro de la sección. *P. tremens* es una de las 14 especies bulbofilliformes que son ancestros de todas las especies de *Pleurothallis* en la Sección *Macrophyllae-Fasciculatae*, y es la única especie en esta sección con un mecanismo de polinización bulbofilliforme, un labio suberecto y convexo conectado al pie de columna por una verdadera bisagra.



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

Planta de. 21 cm de altura, epífita, cesoposa, raíces muy delgadas.

Ramícauls de hasta 27 cm de largo, muy delgados, suberectos, encerrados por una fina vaina tubular bajo el centro y otra en la base.

Hoja de 12 cm de largo, 6,75 cm de ancho, verde oscuro con venas verde claro, coriácea, cordada, aguda, con base cuneada, sécil.

Inflorescencia 1 a 3, flores simultáneas y resupinadas, nacidas de una bráctea patácea reclinada en la base de la hoja.

Labellum (Labio) de 18 mm de largo y 2 mm de ancho, de un naranja brillante impregnado de rojo a lo largo de los márgenes basales, erectos, profundamente convexos, márgenes basales revolutos formando un tubo estrecho un cuarto por debajo de la base hasta el ápice, verrucoso, con un glenion bien desarrollado en la base, conectado al pie de la columna por una bisagra estrecha y sensible al peso.

Sépalo dorsal de 17 mm de largo, 8 mm de ancho, de 5 venas, cóncavo superficial, melocotón, membranoso, glabro, ovado y acuminado.

Sinsépalo de 17 mm de largo, 8 mm de ancho, con 5 venas, rosas, membranosas, glabras, oblongas-ovadas, reflejadas, agudas.

Pétalos de 11 mm de largo, 2 mm de ancho, 1-venas, rojos, erectos, ensanchados en el tercio inferior, agudos.

Columna de 1 mm de largo, 2 mm de ancho, bilobida, con la antera y el estigma transversal apicales.

Etimología: Del latín *elefa* "el elefante", en referencia al labio revuelto y los pétalos alargados que parecen la trompa y el tu de un elefante.

ECUADOR: No hay datos de recogida. *K.W. Holcomb 18033 (Holotipo: GEO)*

Diagnóstico: *Pleurothallis elefa* es una especie revolutive. En estas especies, los márgenes revolutos del labio forman un tubo estrecho que, en el caso de esta especie, hace que el labio se asemeje a la trompa de un elefante. Los pétalos descendentes y curvados hacia afuera parecen colmillos.



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

***Planta:*** Pequeña, epífita, cespitosa, raíces muy finas.

***Ramicaulos:*** de hasta 11 cm de largo, muy delgados, suberectos, encerrados por una fina vaina tubular por debajo del centro y otra en la base.

***Hoja:*** mide 7,5 cm de largo, 2,25 cm de ancho, cordada, coriácea, ovada, aguda, con base cuneada, sésil.

***Inflorescencia:*** un fascículo de flores amarillas sucesivas, nacidas de una bráctea espátacea en la base de la hoja.

***Labio (labello):*** 3,5 mm de largo, 2,5 mm de ancho, amarillo, suberecto, convexo, glabro con epitelio secretor de néctar cubierto de gotas y un glenion bien desarrollado en la base, trilobado, lóbulos basales redondeados, ápice redondeado.

***Sépalo dorsal:*** 6,5 mm de largo, 3 mm de ancho, con 3 venas, amarilla, membranosa, glabra, ovada, superficialmente cóncava, aguda.

***Sinsépalo:*** 6 mm de largo, 3,5 mm de ancho, con 3 venas, amarillas, membranosas, glabras, ovadas, superficialmente cóncavas, los lados ligeramente reflejados y agudos.

***Pétalos:*** 5 mm de largo, 1 mm de ancho, 1 vena, amarillos, reflejos, agudos.

***Columna:*** 1 mm de largo, 1 mm de ancho, bilobneada, antera-apical, estigma apical.

***Eponymy:*** Nombrada en honor a Warren Prescott de Atlanta, Georgia. Un querido amigo del autor.

**ECUADOR:** No hay datos de recogida. *K.W. Holcomb 18034 (Holotipo: GEO)*

***Diagnóstico:*** *Pleurothallis warrenprescottii* es muy similar a *P. erythrium*. Ambos son especies protobivalvíformes con labios suberectos. Sin embargo, *P. warrenprescottii* se distingue por la presencia de un cruce en el ápice del labio. Esta característica está ausente en *P. erythrium*. La característica distintiva *más significativa de P. warrenprescottii* es un labio cubierto de gotas de néctar. En *P. erythrium*, la producción de néctar se restringe al glenion. Vegetativamente, las dos especies pueden distinguirse por las hojas gruesas y suculentas de *P. warrenprescottii* frente a las hojas finas de *P. erythrium*.



**XV. Referencias (literarias)**

- 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., Osés, 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 colleters 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). *Flora 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/tj.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. Referencias (Fotografía)**

- 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](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

Derechos de autor © 2022-2025

Kevin W. Holcomb

Todos los derechos reservados

ISSN #2834-1783

ORCID #0000-0002-0571-4462