

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Přemysl Baláž

**Morfologické versus molekulární pojetí rodu *Pleurothallis* R. Br.
(Orchidaceae)**

**Morphological versus molecular delimitation of the genus *Pleurothallis* R. Br.
(Orchidaceae)**

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Zuzana Chumová, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Ing. Pavel Trávníček, Ph.D.

Praha, 2023

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 12. 12. 2023

Přemysl Baláž

Poděkování

Na počátku svého bakalářského studia jsem absolvoval specializovaný předmět Biologie orchidejí Honzy Ponerta. Ačkoliv jsem po jeho úspěšném absolvování věděl, že se chci orchidejím dále věnovat, bakalářská práce zabývající se orchidejemi byla spíše tužbou než možností.

Nyní, o dva roky později, sepišuji bakalářskou práci týkající se orchidejí. To by nebylo možné bez mé školitelky, Zuzi Chumové, konzultanta Pavla Trávníčka a konzultanta na telefonu Honzy Ponerta. Tomuto triu patří mé díky, protože bez nich by tato práce nemohla ani vzniknout, a bez pomoci tohoto tria by tato práce připomínala spíše populárně-naučnou literaturu.

Díky patří i mé rodině, která mě ve studiu podporovala, ať už psychicky, tak i finančně. Také bez nich by tato práce nemohla vzniknout.

Speciální poděkování patří i Josefu Kučerovi a Martinovi Vysockému, kteří mi byli psychickou podporou během studia.

Abstrakt

Pleurothallis R. Br je rod neotropických orchidejí a je jedním z rodů v subtribu Pleurothallidinae. Rod *Pleurothallis* za poslední století prošel velmi složitým nomenklaturním a taxonomickým vývojem, kterým se tato práce zabývá. Na základě dostupné literatury porovnává dvě pojetí rodu *Pleurothallis*, původní morfologické pojetí a molekulární pojetí odrážející evoluční vývoj. Morfologicky pojatý rod *Pleurothallis* zahrnoval do roku 1999 přes 1500 navzájem více či méně podobných druhů rozdělených do téměř čtyř desítek podrodů a zhruba dvaceti sekcí, podsekcí a sérií. Některé z podrodů zahrnutých v morfologicky pojatém rodu *Pleurothallis* byly na základě fylogenetických analýz povýšeny na vlastní rody (např. *Acianthera* či *Specklinia*), další byly přesunuty do jiných rodů (např. *Stelis sensu stricto*). U obou pojetí lze nalézt případy, ve kterých se oba shodují v tom, které druhy obsahují; např. molekulárně pojatý rod *Acianthera* zahrnuje většinu druhů zahrnutých v morfologicky pojatém podrodu *Acianthera* rodu *Pleurothallis*. Nicméně, evolučně si jsou molekulárně pojatý rod *Pleurothallis* a molekulárně pojatý rod *Acianthera* velmi vzdálené a povýšení rodu *Acianthera* na vlastní úroveň bylo nutností. Častěji lze však nalézt případy, kdy si obě pojetí odporují, např. při porovnání morfologicky pojatého podrodu *Specklinia* a molekulárně pojatého rodu *Specklinia*. Ať už v náplni jednotlivých taxonomických jednotek spolu obě pojetí souhlasila nebo ne, původní morfologické pojetí rodu *Pleurothallis* v žádném případě neodráželo evoluční historii subtribu Pleurothallidinae a uměle spojovalo nepříbuzné druhy do jediného rodu, jak ukázaly fylogenetické studie.

Klíčová slova: evoluce, fylogeneze, Orchidaceae, Pleurothallidinae, *Pleurothallis*, taxonomie

Abstract

Pleurothallis R. Br is a genus of Neotropical orchids and one of many genera of a subtribe Pleurothallidinae. The genus *Pleurothallis* has undergone a very complex nomenclatural and taxonomic improvement over the last century, which is the main topic this thesis focuses on. Based on available literature, it compares two generic concepts of the genus *Pleurothallis*, a former morphological concept and a molecular concept, which reflects evolutionary history. The morphologically conceived *Pleurothallis* included (as of 1999) over 1500 more or less similar species divided into nearly 40 subgenera and over 20 subsections, sections and series. Some of the subgenera of morphologically conceived *Pleurothallis* have been raised to a generic level (e.g. *Acianthera* or *Specklinia*), others were merged with other already existent genera of Pleurothallidinae (such as *Stelis*). In some cases both generic concepts agree on which species they include; a genus *Acianthera* contains most of the species included in morphologically conceived *Pleurothallis* subgenus *Acianthera*. From the point of view of evolution, however, both genera are only distantly related. Much more frequent case is disagreement between both generic concepts, the most striking example can be seen when morphologically conceived *Pleurothallis* subgenus *Specklinia* is compared with its molecular counterpart, genus *Specklinia*. Regardless of whether both generic concepts agree or not, the earlier morphological generic concept did not in any way reflect an evolutionary history of the subtribe Pleurothallidinae and artificially combined unrelated species into a single genus.

Keywords: evolution, Orchidaceae, phylogeny, Pleurothallidinae, *Pleurothallis*, taxonomy

Obsah

Úvod.....	1
Cíle práce.....	1
1 Postavení rodu <i>Pleurothallis</i> v rámci čeledi Orchidaceae a úvod do problematiky tohoto rodu..	2
1.1 Postavení rodu <i>Pleurothallis</i> v rámci čeledi Orchidaceae.....	2
1.2 Subtribus Pleurothallidinae.....	2
1.3 Stručný úvod do problematiky rodu <i>Pleurothallis</i>	3
2 Morfologie orgánů orchidejí s důrazem na subtribus Pleurothallidinae.....	5
2.1 Generativní orgány.....	5
2.1.1 Stavba květu a okvětní lístky.....	5
2.1.2 Tyčinky.....	6
2.1.3 Pestík.....	7
2.1.4 Sloupek.....	7
2.1.5 Pysk.....	8
2.1.6 Květenství.....	9
2.2 Listy.....	10
2.3 Stonek.....	11
3 Porovnání molekulárního a morfologického pojetí rodu <i>Pleurothallis</i> R. Br.....	13
3.1 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu <i>Acianthera</i> Scheidw.....	13
3.1.1 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Acianthera</i> (Scheidw.) Luer.....	13
3.1.2 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Antilla</i> Luer.....	14
3.1.3 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Apoda-Proreperia</i> Luer.....	14
3.1.4 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Arthrosia</i> Luer.....	15
3.1.5 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Pleurobotryum</i> (Barb.Rodr.) Luer.....	15
3.1.6 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Sarracenella</i> (Luer) Luer.....	16
3.2 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu <i>Andinia</i> (Luer) Luer.....	17
3.2.1 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Aenigma</i> Luer.....	17
3.2.2 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Masdevalliantha</i> Luer.....	17
3.2.3 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Xenion</i> Luer.....	18
3.3 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu <i>Andreettaea</i> Luer.....	19
3.3.1 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Andreettaea</i> Luer.....	19
3.4 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu <i>Pabstiella</i> Brieger & Senghas.....	19
3.4.1 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Mirabilia</i> Luer.....	19
3.5 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu <i>Platystele</i> Schltr.....	20
3.5.1 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Rubellia</i> Luer.....	20
3.6 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu <i>Pleurothallis</i>	21
3.6.1 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Ancipitia</i> Luer.....	21
3.6.2 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Mirandia</i> Luer.....	21
3.6.3 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Pleurothallis</i> (Lindl.) Luer.....	21
3.6.4 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Restrepioidia</i> Luer.....	22
3.6.5 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Rhynchopera</i> (Klotzsch) Luer.....	23
3.6.6 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Scopula</i> Luer.....	24
3.6.7 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Talpinaria</i> (Karst) Luer.....	24

3.6.8 <i>Pleurothallis incongrua</i> Luer.....	24
3.7 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu <i>Stelis</i>	25
3.7.1 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Crocodelanthe</i> (Rchb.f. & Warsc.) Luer.....	25
3.7.2 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Dracontia</i> Luer.....	25
3.7.3 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Mystax</i> Luer.....	26
3.7.4 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Physothallis</i> Luer.....	26
3.7.5 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Pseudostelis</i> (Schltr.) Luer.....	26
3.7.6 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Unciferia</i> Luer.....	27
3.8 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu <i>Specklinia</i> Lindl.....	28
3.8.1 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Empusella</i> Luer.....	28
3.8.2 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Dresslera</i> Luer.....	28
3.8.3 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Pseudoctomeria</i> (Kraenzl.) Luer.....	29
3.9 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí více rodů.....	30
3.9.1 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Acuminatia</i> (Lindl.) Luer.....	30
3.9.2 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Effusia</i> (Lindl.) Luer.....	30
3.9.3 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Elongatia</i> Luer.....	31
3.9.4 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Kraenzlinella</i> (Kuntze) Luer.....	32
3.9.5 <i>Pleurothallis</i> podrod <i>Specklinia</i> (Lindl.) Garay.....	32
Závěr.....	34
Použitá literatura.....	36

Úvod

Subtribus Pleurothallidinae je z hlediska počtu druhů největším subtribem v celé čeledi Orchidaceae. Jeden z rodů zahrnutý v tomto subtribu je rod *Pleurothallis*. Jeho historie sahá až do roku 1813, kdy jej Robert Brown poprvé popsal.

Od této doby prošel rod mnoha proměnami, z původně monotypického rodu se během několika desetiletí stal mimořádně nepřehledný taxon. John Lindley se proto v roce 1859 pokusil vytvořit jeho ucelenou morfologickou systematiku. V tomto pojetí byl rod rozdělen do sekcí a podsekcí. Myšlenkově na Lindleyho navázal v minulém století Carlyle A. Luer, který Lindleyho systém vylepšil, ale i extrémně zkomplikoval.

Luer však nestál pouze za přerodem rodu *Pleurothallis* do nové podoby. Byl velmi uznávaným odborníkem na celý subtribus Pleurothallidinae, k jehož určení vytvořil klíč. Za celý svůj život popsal více než 3000 různých orchidejí, z nichž většina patří do tohoto subtribu.

Morfologické pojetí z části postavené na práci Lindleyho a později Luera, však nebralo v potaz evoluci rostlin. Při velikosti rodu *Pleurothallis*, který na konci století čítal přes 1500 druhů, jakož i při extrémní variabilitě téměř všech znaků, toho pravděpodobně nebylo možné dosáhnout. Nebylo tak ani divu, že pilotní molekulární studie z roku 2001 zjistila polyfyletičnost rodu *Pleurothallis* a nutnost jeho celkové revize.

Od této doby bylo provedeno mnoho molekulárních i morfologických studií, které se více či méně podrobněji pokoušely vyřešit problematiku rodu *Pleurothallis*.

Cíle práce

Cílem této práce je vytvořit rešerši literatury zabývající se tímto rodem, porovnat molekulární a morfologické pojetí tohoto rodu, najít případné rozpory či shody mezi oběma pojetími, a v neposlední řadě pak poukázat na případné neshody mezi studii zkoumajícími tento rod z molekulárního hlediska.

Vedlejším cílem je propagovat tento pěstitelsky spíše nevděčný rod a přiblížit dnes platné názvosloví i amatérským pěstitelům.

1 Postavení rodu *Pleurothallis* v rámci čeledi Orchidaceae a úvod do problematiky tohoto rodu

1.1 Postavení rodu *Pleurothallis* v rámci čeledi Orchidaceae

Čeď Orchidaceae Juss. je v dnešním pojetí rozdělena do 5 podčeledí, nejbazálnější Apostasioideae Horan., odvozenější podčeď Vanilloideae (Lindl.) Szlach. a více odvozenější podčeď Cyripedioideae Kostel. Nejedvozenější skupinu tvoří Epidendroideae Kostel. a Orchidoideae Eaton (Givnish a kol., 2015).

Podčeď Epidendroideae je pak rozdělena do několika tribů, jedním z nich je tribus Epidendreae. Tribus Epidendreae je pak rozdělen do pěti subtribů, z nichž jeden je subtribus Pleurothallidinae Lindl ex G.Don, který zahrnuje rod *Pleurothallis* (van den Berg a kol., 2005).

1.2 Subtribus Pleurothallidinae

Subtribus Pleurothallidinae je se svými více než 5000 uznávanými druhy ve 44 akceptovaných rodech (Tab. 1) co do počtu druhů největším subtribem v čeledi Orchidaceae (Karremans, 2016). Ačkoliv byl celý subtribus vyčleněn a popsán na základě morfologie, dosavadní molekulární analýzy ukazují, že jde o monofyletickou skupinu¹ s velmi dobrou podporou (např. Peréz-Escobar a kol., 2017, Chumová a kol., 2021).

Tab. 1: Aktuálně uznávané rody (v závorce počty akceptovaných druhů) subtribu Pleurothallidinae, hvězdičkou vyznačeny rody, u kterých alespoň jeden druh patří do tohoto rodu v minulosti náležel do morfologického pojetí rodu *Pleurothallis sensu Luer*. Některé z rodů byly nebo budou sloučeny s jinými, to je pak příslušně vyznačeno symbolem +.

* <i>Acianthera</i> (301)	* <i>Dryadella</i> (62)	<i>Octomeria</i> (167)	<i>Restrepia</i> (60)
* <i>Anathallis</i> + <i>Lankesteriana</i> (147)	* <i>Echinosepala</i> (17)	<i>Ophidion</i> (15)	<i>Restrepiella</i> (3)
* <i>Andinia</i> (79)	<i>Fronitaria</i> (3)	<i>Opilioanthe</i> (1)	<i>Scaphosepalum</i> (56)
* <i>Andreetaea</i> + * <i>Muscarella</i> (56)	<i>Grayendeelia</i> (1)	* <i>Pabstiella</i> (133)	* <i>Specklinia</i> (108)
<i>Barbosella</i> (19)	<i>Chamelophyton</i> (1)	<i>Pendusalpinx</i> (7)	* <i>Stelis</i> (1332)
<i>Brachionidium</i> (82)	<i>Lepanthes</i> (1179)	* <i>Phloeophila</i> (6)	<i>Stellamaris</i> (1)
<i>Dilomilis</i> (5)	<i>Lepanthopsis</i> (50)	* <i>Platystele</i> (119)	<i>Teagueia</i> (18)
<i>Diodonopsis</i> (6)	* <i>Madisonia</i> (9)	* <i>Pleurothallis</i> (547)	<i>Tomazonia</i> (1)
<i>Draconanthes</i> (8)	<i>Masdevallia</i> (644)	<i>Pleurothallopsis</i> (20)	<i>Trichosalpinx</i> + <i>Pseudolepanthes</i> + <i>Tubella</i> (111)
<i>Dracula</i> (147)	<i>Myoxanthus</i> (52)	<i>Porroglossum</i> (55)	<i>Trisetella</i> (27)
<i>Dresslerella</i> (14)	<i>Neocogniauxia</i> (2)	<i>Pupulinia</i> (1)	<i>Zootrophion</i> (32)

¹ Pridgeon a Chase (2001) pojímali subtribus Pleurothallidinae společně se skupinou bazálních rodů *Dilomilis* Raf., *Neocogniauxia* Schltr. a *Tomazonia* Nir. Karremans a Vieira-Urbe (2020) navrhuji vyčlenit pro tyto rody samostatný subtribus Dilomilidinae, v této práci se však bude odkazovat na pojetí prosazované Pridgeonem a Chasem (2001).

Orchideje z tohoto subtribu obývají v naprosté většině případů neotropy Jižní a Střední Ameriky, přilehlé ostrovy jako je Antilské souostroví, okrajově i poloostrov Floridu (POWO, 2023). Obecně největší diverzity dosahují ve vysokohorských mlžných lesích And. To je způsobeno poměrně nedávnou horotvornou aktivitou v oblasti And a vytvořením nových volných ekologických nik, které mohly orchideje díky svým miniaturním semenům snadno a rychle osídlit (Peréz-Escobar a kol., 2017).

Většina druhů tohoto subtribu má epifytický charakter a je tomu i náležitě přizpůsobena. Některé druhy jsou však terestrické, a žijí tak s kořeny uchycenými v substrátu. Malá část druhů je uzpůsobena lithofytickému životu. Mohou mít sukulentní rysy jako ztloustlé listy či květy (například *Acianthera teres* (Lindl.) Borba).

Orchideje jsou primárně opylovány hmyzem, sekundárně mohou být ale samosprašné, či dokonce krytosnubné. Je to ale právě vztah s opylovači, který v průběhu evoluce spoluutváří morfologii květu (např. Fenster a kol., 2004, Rosas-Guerrero a kol., 2014). Opylovači mohou být mezi různými druhy orchidejí (i rostlin obecně) sdílení, což může vést ke vzniku konvergentních znaků (Karremans, 2016), která použití morfologie květů v taxonomii i fylogenetice orchidejí značně ztěžuje. Podobně je konvergentní evoluce problematická u rodu *Pleurothallis*, jak bude ukázáno v následující kapitole.

1.3 Stručný úvod do problematiky rodu *Pleurothallis*

Rod *Pleurothallis* byl popsán Robertem Brownem pro jediný druh, *Pleurothallis ruscifolia* (Jacq.) R. Br. (Aiton, 1813).

O několik desítek let později se tento rod rozšířil o další druhy důkladnou prací Reichenbacha, von Jacquina, Lindleyho a dalších. Právě Lindley (1859) vytvořil podrodový systém, který záměrně uměle klasifikoval často diametrálně odlišné druhy do jediného rodu *Pleurothallis* v naději, že budou někdy v budoucnosti vztahy mezi těmito druhy vyjasněny.

Krok Lindleyho (1859) se stal myšlenkovým základem pro první ucelenou systematiku rodu *Pleurothallis*. Luer (1986b) ve své první monografii zabývající se tímto rodem navázal na práci Lindleyho a vytvořil pro tehdy málo vědecky prozkoumaný rod komplexní systém podrodů, sekcí, podsekcí a sérií. Sám Luer (1986b) si byl vědom, že pokračuje v rozšiřování polyfyletického umělého systému, který může být dřív či později odsouzen k zániku, respektive jeho rozdělení do menších taxonů. Přesto však postupně svůj systém podrodů upravoval, aby mohl zahrnovat další a další nově popsané druhy a alespoň částečně vyjasňovat vztahy mezi druhy tohoto rodu.

Dressler (1993) či Neyland a kol. (1995) se začali přiklánět k tomu, že bude nutné rod *Pleurothallis sensu Luer* rozdělit na několik samostatných rodů. Až o několik let později však došlo díky pilotní molekulární studii Pridgeona a Chase (2001) k vyjasnění vztahů mezi některými druhy, což znamenalo často i zásadní změny pohledu na rod *Pleurothallis sensu Luer*.

Luer (2002) se však s výsledky studie Pridgeona a Chase (2001) plně neztotožnil² a prosazoval své pojetí rodu *Pleurothallis*. Toto uvedlo v chaos celý systém nejen rodu *Pleurothallis*, ale i celého subtribu Pleurothallidinae. Paralelně tak vznikala morfologický, prosazovaný primárně Luerem a soustředující se na vytvoření systematiky pro popis nových druhů či jejich správnou identifikaci, zatímco molekulární skupina soustředující se spíše na fylogenetickou rekonstrukci tohoto rodu prosazovala fragmentaci rodu *Pleurothallis* na menší taxony. Mezi oběma skupinami však nevládlo nepřátelství, jak by se mohlo zdát, ale probíhala zde velmi plodná diskuze. Dnes uznávané pojetí rodu *Pleurothallis* je výsledkem spolupráce obou skupin.

Luer (2004; 2006) ve snaze vyhovět požadavku fylogenetiků na monofyletismus rodu *Pleurothallis* povýšil téměř všechny své podrody na úroveň rodů, čímž dal impuls pro vytvoření dnes přijímaného pojetí rodu *Pleurothallis*.

Rozpad morfologického pojetí rodu *Pleurothallis* na několik samostatných rodů nebyl způsoben morfologickým systémem Luera, jako spíše způsobem, jakým byl vytvořen a udržován. Do morfologicky pojatého rodu *Pleurothallis* byly totiž přidávány z velké části druhy, které nebylo možné přiřadit k jiným rodům zahrnutým v tehdejší pojetí subtribu Pleurothallidinae. Z tohoto důvodu, respektive kvůli obrovskému množství často si nepodobných druhů, které náležely morfologicky pojatému rodu *Pleurothallis*, nebylo možné provádět studie (viz Neyland a kol., 1995), které by se s použitím morfologických znaků pokusily vyjasnit příbuzenské vztahy mezi nimi. Novou cestou k rekonstrukci reálných příbuzenských vztahů rodu *Pleurothallis*, a v podstatě i celého subtribu Pleurothallidinae, se tak ukázaly v roce 2001 až molekulární metody.

² Na základě předběžných výsledků molekulární studie Pridgeona a Chase (2001) na druhou stranu Luer (2000) vyčlenil z rodu *Salpistele* nový rod *Andinia*.

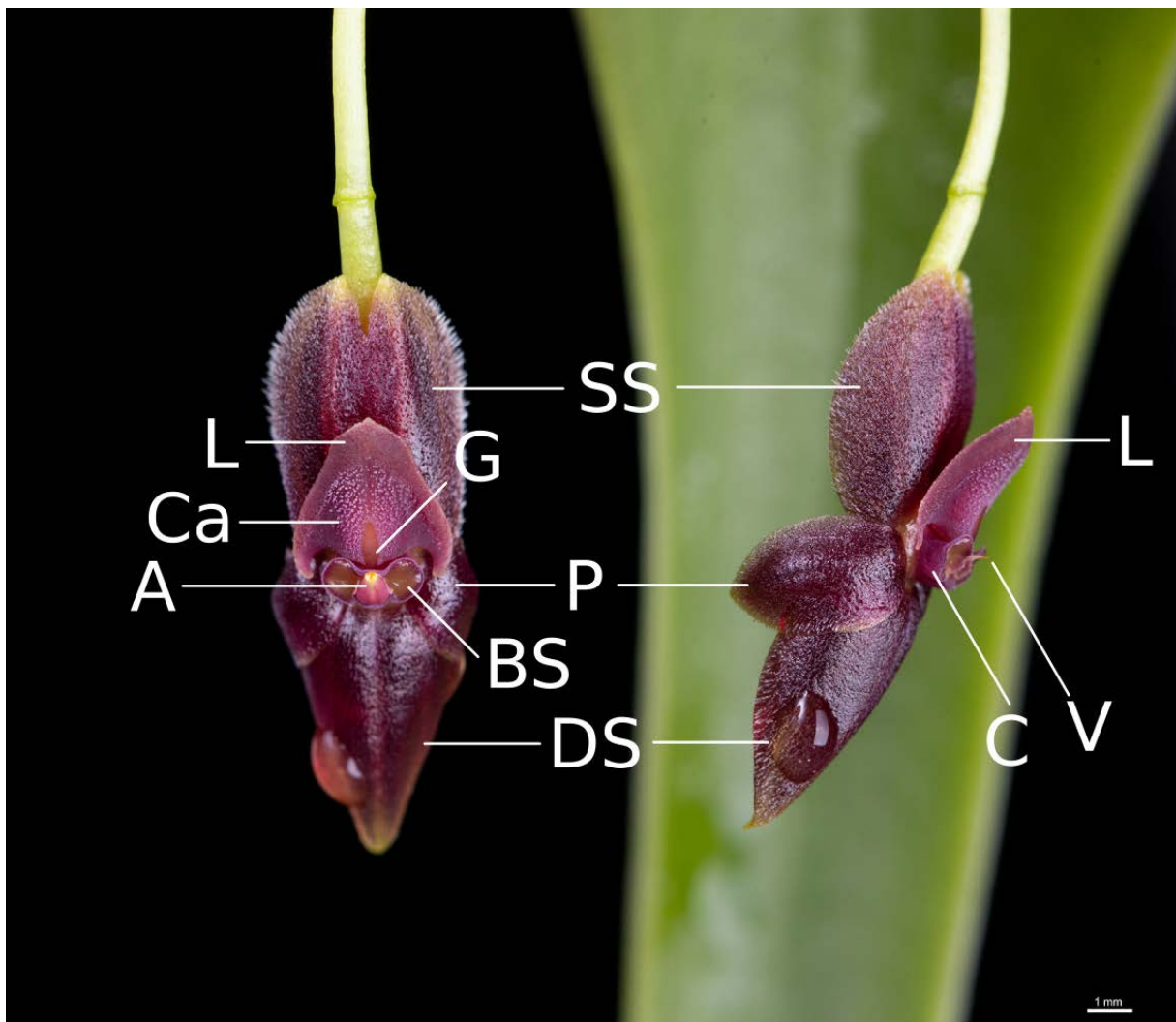
2 Morfologie orgánů orchidejí s důrazem na subtribus Pleurothallidinae

2.1 Generativní orgány

2.1.1 Stavba květu a okvětní lístky

Stavba květů orchidejí je v mnoha ohledech podobná stavbě květu ostatních jednoděložných rostlin, všechny útvary jsou rozloženy do pěti kruhů. První dva nejkrajnější kruhy náleží okvětním lístkům (Tsai a Chen, 2006; Rudall a Bateman, 2002).

Jednotlivé kruhy okvětních lístků mohou nést okvětní lístky natolik odlišné, že bylo pro okvětní lístky orchidejí zavedeno zvláštní názvosloví kopírující názvosloví dvouděložných rostlin. Okvětní lístky vnějšího kruhu jsou v orchideologické terminologii nazývány sepaly a okvětní lístky vnitřního kruhu petaly. Společně jsou označovány jako tepaly.



Obr. 1: Detail neresupinovaného květu *Pleurothallis diabolica* Luer & R. Escobar, **A** = apikální tyčinka, **BS** = dvoulaločná blizna, **C** = sloupek, **Ca** = kalus, **DS** = dorsální sepal, **G** = glenion, **L** = pysk, **P** = petal, **SS** = synsepal, **V** = lepivý terčík. Foto: Jan Ponert, upraveno.

Sepaly jsou dále rozlišovány podle své pozice na dva laterální a jeden dorsální. Petaly jsou rozlišovány na pysk a dva petaly (Dressler, 1993). U některých orchidejí subtribu Pleurothallidinae může docházet ke srůstu laterálních sepalů v synsepal (Obr. 1, dále v textu bude srůst laterálních sepalů uváděn jen jako synsepal), u jiných může srůstat kompletně v sepalinní trubici (Luer, 1986b).

Květy orchidejí jsou unikátní svou schopností resupinace, otočením květu rostliny o 180° vzhledem k ose procházející semeníkem. Během vývoje květu je pysk v dorsální pozici a je-li to vyžadováno k nalákání opylovače, musí dojít k jeho přemístění do správné polohy. Resupinace samotná může proběhnout buďto protočením semeníku nebo prohnutím stonku anebo semeníku pod vahou květu, tento způsob resupinace je typický např. pro rod *Paphiopedilum* (Rudall a Bateman, 2002).

Některé orchideje mají květ naopak neresupinovaný. Neresupinované květy mohou vznikat dvěma způsoby, složitější dvojitou resupinací, kdy dojde k otočení květu o celkem 360°, či jednodušeji úplným vynecháním resupinace (Arditti, 2003).

Resupinace, respektive neresupinace, květu je pak u rodu *Pleurothallis* významným určovacím znakem, např. podsekcce *Macrophyllae-Racemosae* (Lindl.) Luer obsahuje z velké části rostliny s neresupinujícími květy (Luer, 1999a).

2.1.2 Tyčinky

Následujícími dvěma kruhy květu orchidejí jsou kruhy tyčinek. U všech orchidejí se nacházejí tři tyčinky, dvě z vnějšího kruhu a jedna z vnitřního. Ty se mohou nacházet ve dvou formách, ve formě sterilních patyčinek (staminodií) a ve formě plodných tyčinek (dále jen jako tyčinky). U nejbazálnějších podčeledí orchidejí, Apostasioideae, se nacházejí tři částečně srostlé tyčinky, u podčeledí Cypripedioideae dvě tyčinky (vnější) a jedna patyčinka, u zbývajících podčeledí Vanilloideae, Orchidoideae a Epidendroideae (do které náleží i rod *Pleurothallis*) se nacházejí dvě patyčinky (vnější) a jediná funkční tyčinka (Rudall a Bateman, 2002).

Následující řádky jsou platné pouze pro podčeleď Epidendroideae, do určité míry však i pro Orchidoideae. Problematika tyčinek u orchidejí je velmi složitá a je do jisté míry specifická pro každý rod, pro detailnější diskuzi problematiky tyčinek u orchidejí je vhodné přečíst si např. článek Johnsona a Edwardse (2000).

Pylová zrna jsou společně s dalšími útvary přeměněny do zvláštní struktury zvané brylka (pollinarium). Ta je tvořena z největší části pollinii, což jsou samotná pylová zrna slepená do kompaktní struktury (Johnson a Edwards, 2000). Pollinia se mohou na rostlině nacházet v různých počtech, vždy však v násobcích dvou (Stenzel, 2010).

Na pollinia může navazovat caudicle, která je produkována tyčinkou a má ve většině případů podobné složení jako pollinium samotné (Stenzel, 2010; Johnson a Edwards, 2000). Na caudicle navazuje stípe, která je nebuněčného původu a produkována sloupkem. Na konci sloupku se často nachází lepivý terčík

(viscidium, Obr. 1), který zprostředkovává upevnění brylek na tělo opylovače. Při „odevzdávání“ brylek jiné rostlině dochází k oddělení pollinií od zbytku brylky v nejslabším místě, caudicle, případně od lepkavého terčíku. Nedílnou součástí tyčinek orchidejí je čepička (anther cap), která kryje brylky a které je přisuzováno mnoho rolí, od ochrany před dehydratací (která vede ke změně tvaru brylky), po bariéru proti samoopylení (Johnson a Edwards, 2000).

U různých orchidejí, obzvláště u subtribu Pleurothallidinae, dochází společně s miniaturizací květů i k celkové miniaturizaci brylek. U některých orchidejí subtribu Pleurothallidinae došla miniaturizace brylek tak daleko, že je z rostliny přenášeno v podstatě pouze pollinium s chybějící caudicle a minimalizovanou stípe (Stenzel, 2010). U subtribu Pleurothallidinae se neměnila pouze velikost brylek, ale i počet pollinií na brylce. U některých rodů je počet polinií poměrně užitečným rozeznávacím morfologickým znakem, u rodu *Pleurothallis* však ne (Stenzel, 2010; Pridgeon a Chase, 2001).

2.1.3 Pestík

Pátým a posledním kruhem květů orchidejí je kruh plodolistů. Plodolisty u všech orchidejí srůstají, společně s bázemi tepalů, ve spodní semeník (Obr. 2). Ačkoliv pestík vzniká srůstem tří plodolistů, semeník i tobolky většiny orchidejí, včetně subtribu Pleurothallidinae, jsou složeny z šesti chlopní. Pokusů objasnit tento jev je mnoho, není to ale cílem této práce, a lze tak pouze odkázat na řešerši Rasmusena a Johansona (2006), kteří se tímto jevem zabývali.

Nedílnou součástí pestíku orchidejí je čnělka, ta však (u podčeledí s jednou tyčinkou) srůstá společně s nitkou tyčinky a patyčinkami v sloupek, kterému je věnována následující kapitola. Sloupek samotný nese trojlaločnou bliznu. Ta je ze všech orgánů pestíků zdaleka nejzajímavější.

Prostřední lalok blizny je přeměněn hned na dva útvary, lepkavý terčík a rostellum. Tento lalok je pravděpodobně nereceptivní vůči pylovým zrnům kvůli jeho blízkosti k brylkám. Rostellum i lepkavý terčík ve většině případů však stále produkují bliznový exsudát, který je klíčový pro přenos brylek. Zbylé dva laloky blizny si zachovávají svou funkci (Johnson a Edwards, 2000). U většiny orchidejí oba laloky vytváří celistvou plochu, v některých případech ale může vytvořit i dvojlaločnou bliznu (Obr. 1).

2.1.4 Sloupek

Sloupek (gynostemium) je zvláštní struktura nacházející se u orchidejí. Vzniká srůstem patyčinek, nitek tyčinek a čnělky (u podčeledí Apostasioideae toto neplatí). Nese jak brylky, tak i bliznu (Rudall a Bateman, 2002).

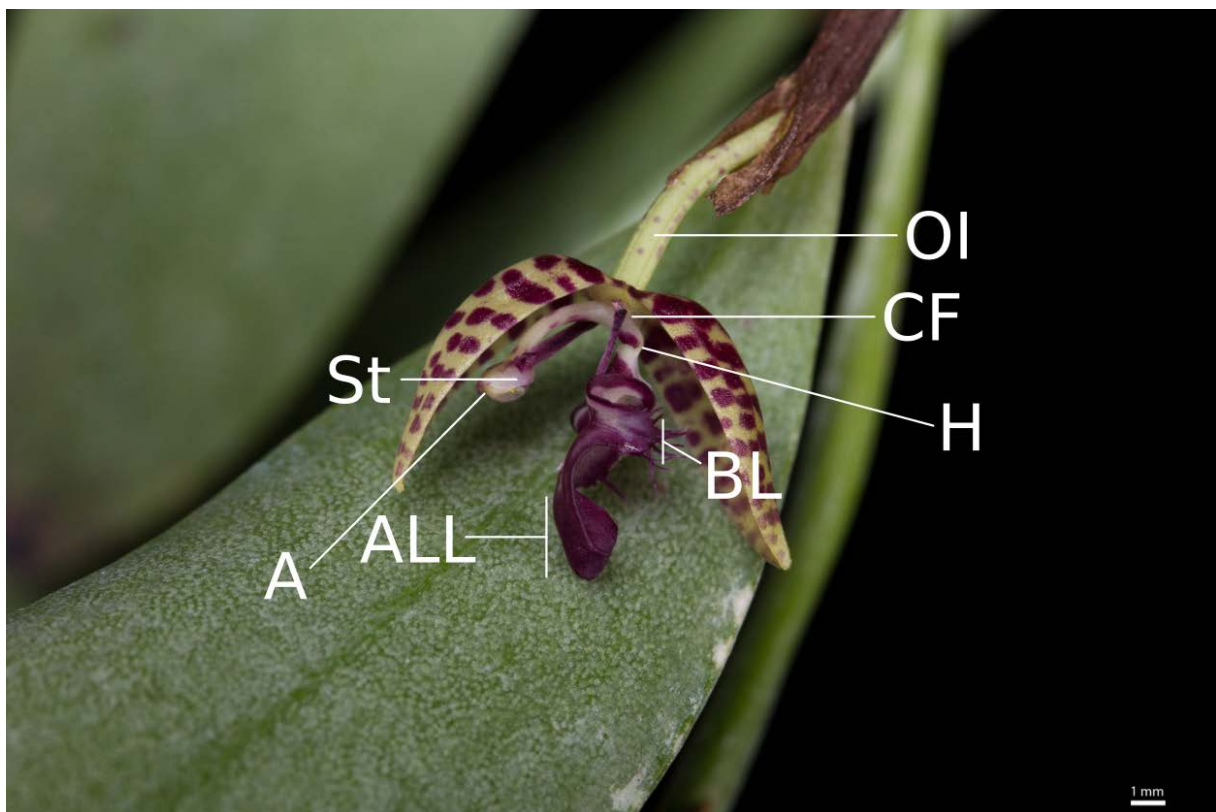
Patyčinky jsou součástí sloupku, v některých případech mohou být patyčinky viditelné, jindy mohou být spíše nevýrazné a vytvářet v okolí tyčinek různé útvary často ohraničující jamku (klinandrium), ve které se nachází brylky, nebo i blizna. Jindy jsou potlačeny a morfologicky se neprojevují. Tyčinky se sloupkem srůstají jen částečně, součástí sloupku se stávají jen nitky. Prašníky nesrůstají se sloupkem a dávají vznik brylkám (Dressler, 1993; Rudall a Bateman, 2002).

Brylka se u subtribu Pleurothallidinae může na sloupku nejčastěji nacházet na dvou místech, na straně přivrácené k pysku (ventrální), nebo na jeho vrcholu (apikální). Právě postavení brylky na sloupku je podle Luera (1986b) jedním ze dvou základních rozeznávacích znaků pro rozlišení orchidejí ze subtribu Pleurothallidinae do tří morfologických skupin; *Acianthera* a *Specklinia* mají brylky ventrální, zatímco skupina *Pleurothallis* má brylky apikální (Obr. 1, 2). Obdobně lze nalézt apikální a ventrální bliznu (Luer, 1986b).

Báze sloupku může být u některých orchidejí výrazně rozšířena do útvaru v této práci nazývaného patka (Obr. 2, angl. column foot). V bázi či patce se také napojuje na sloupek pysk. Ten může být připojen přes ztenčeninu (Obr. 2, angl. hinge) či kloub, oba umožňují omezeně pohybovat pyskem, nebo může docházet k pevnému propojení pysku s bází.

2.1.5 Pysk

Pysk je jedním z petalů, který si zaslouží samostatnou kapitolu. Od zbylých okvětních lístků se liší zejména svou rozmanitostí. U orchidejí lze nalézt podobu pysku, která je téměř nerozlišitelná od ostatních okvětních lístků (např. *Thelymitra ixioides* Sw.). Lze nalézt ale i podoby pysku, které se velmi výrazně liší od ostatních okvětních lístků, a to jak velikostně, tak i tvarově. Za touto diverzitou stojí spektrum opylovačů, které každá orchidej musí přilákat.



Obr. 2: Popis vybraných květních struktur u *Pleurothallis talpinaria* Rehb.f. **A** = apikální tyčinka, **ALL** = apikální (skrytý) a laterální laloky, **BL** = bazální lalok, **CF** = patka, **H** = ztenčenina, **OI** = spodní semeník, **St** = staminodium. Foto: Jan Ponert, upraveno.

Pysk orchidejí může být členěn na laloky. V tomto případě se pak rozeznávají hlavně bazální a apikální laloky (Obr. 2). Někdy mohou být pysky ještě složitěji tvarované, a jsou pak popisovány i laterální laloky. Mimo členění na laloky se však používají i pojmy hypochyl, mesochyl a epichyl. Ty jsou poměrně nepřesně definovány jako zadní část pysku pro hypochyl, střední část pysku pro mesochyl a přední část pysku pro epichyl (Wilson a kol., 2017a).

U rodu *Pleurothallis* může nabývat pysk různých tvarů a velikostí a být důležitým determinačním znakem. Trojice orchidejí z rodu *Pleurothallis* podrodu *Talpinaria* (Karst.) Luer, *Pleurothallis talpinaria* Rchb.f. (Obr. 2), *P. trimeroglossa* Schltr. a *P. jostii* Mark Wilson & J. Portilla jsou charakteristické svými výrůstky na bazálních lalocích pysku a jsou navzájem od sebe rozlišitelné právě díky těmto výrůstkům a celkovému tvaru pysku (Wilson a kol., 2017a).

Jednodušeji členěné pysky, které jsou u rodu *Pleurothallis* častější, jsou sledovány z hlediska tvaru. Pysky mohou být oválné, protáhlé, trojúhelníkovité či jinak tvarované.

Taktéž je důležitá velikost pysku, u některých druhů může být pysk prakticky neexistující, např. u druhů *Pleurothallis minutilabia* Mark Wilson, Tobar & Á. J. Pérez či *Pleurothallis abortiva* Luer.

Mimo velikost a tvar pysku či přítomnost laloků je sledovaným znakem při rozlišování orchidejí z rodu *Pleurothallis* i textura pysku. Některé druhy mohou mít pysk hladký, pokrytý papilami, jiné zase bradavičnatý. U některých rostlin lze v blízkosti sloupku nalézt kalus, výstupky různých velikostí a tvarů, odlišující se od zbytku pysku (Dressler, 1993).

Některé druhy rodu *Pleurothallis* navíc mohou mít nektárium, glenion, který se nachází často u báze pysku poblíž sloupku a je vizuálně snadno odlišitelný (Obr. 1; Luer, 1986a). U některých druhů rodu *Pleurothallis* může funkci nektária přebrat i celý pysk (Holcomb, 2023).

2.1.6 Květenství

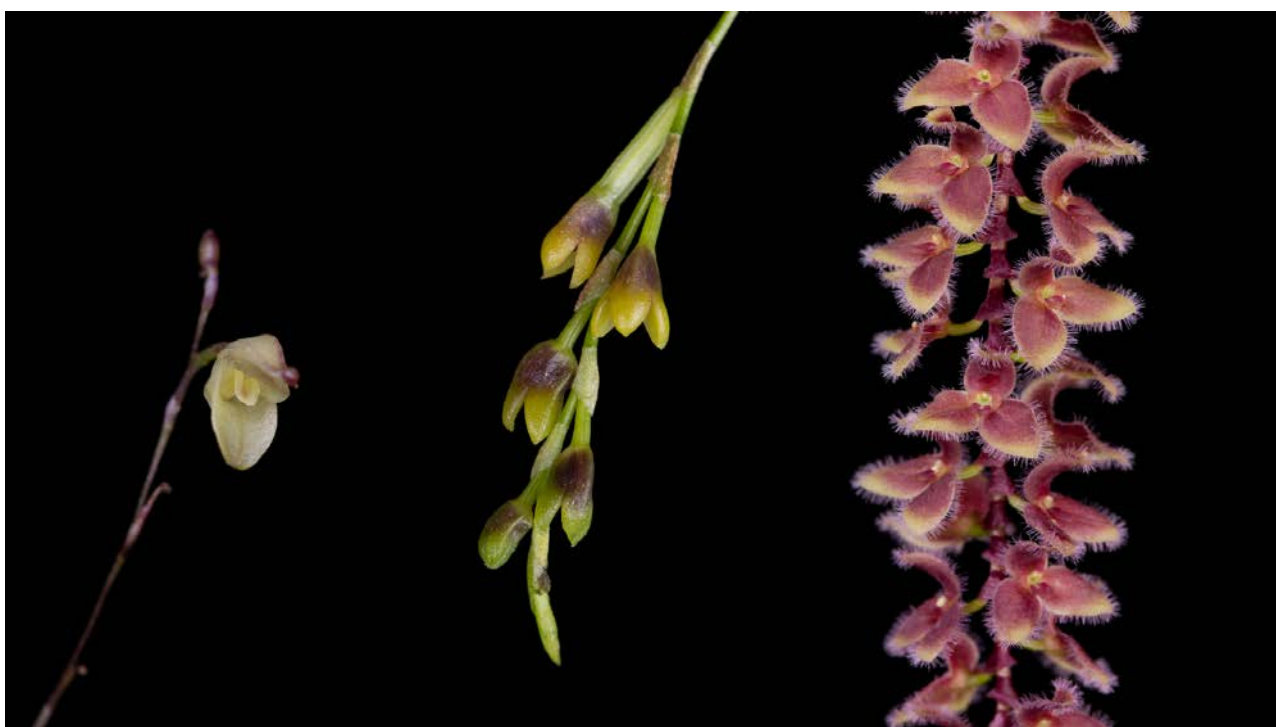
Květenství orchidejí ze subtribu Pleurothallidinae vyrůstají nejčastěji z ramikaulu (podkapitola 3.3), méně častěji z rhizomu či čepele listu. Typicky je báze květenství kryta listenem, který může být živý či zaschlý. Listen u báze květenství může nabývat relativně velkých rozměrů, často je však velmi malý. Z báze květenství vyrůstá vřetenem, které dává vznik jednotlivým květům. Ty jsou s vřetenem propojeny stopkou následovanou semeníkem, stopky jsou podepřeny listenci.

Evolučně nejpůvodnější a u orchidejí zdaleka nejčastější je pravděpodobně hroznovité květenství. Toto květenství zde může nabývat dvou forem. Postupně kvetoucí, kdy najednou vykvétá málo květů a další květy jsou připraveny vykvést o několik dní až týdnů později, případně teprve prochází vývojem (Obr. 3). Příkladem rostlin nesoucí takového květenství může být podrod *Specklinia* (Lindl.) Garay. Druhou formou je hromadně kvetoucí, kdy synchronizovaně či s velmi malým zpožděním vykvétá větší množství květů nebo všechny najednou, zde může být příkladem květenství rodu *Stelis* Sw. (Obr. 3; Luer, 1986b).

Evolučně odvozenější je květenství, které produkuje jediný květ. To je charakteristické například pro celý rod *Restrepia* Kunth či *Specklinia dressleri* (Luer) Bogarín & Karremans. V tomto případě dochází k vytvoření jednoho květu a aborci celého větve, které by jinak vytvořilo další květy (Luer, 1986a).

U některých podrodů a sekcí rodu *Pleurothallis* může docházet ke vzniku několika samostatných květenství na jediném stonku na úkor počtu květů v jednotlivých květenstvích (Dressler, 1993).

Významným znakem, který se vyskytuje pravděpodobně u všech orchidejí subtribu Pleurothallidinae, jsou perzistentní stopky. Po odkvetení, kdy zaschnou a odpadnou všechny květní struktury jako okvětní lístky či semeník, zůstávají zaschlé stopky spojené s větvenem (Dressler, 1993).



Obr. 3: Koláž ukazující dvě formy hroznovitého květenství, vlevo postupně kvetoucí málokvětá u *Specklinia (Pleurothallis) grobyi* (Bateman ex Lindl.) F.Barros, uprostřed postupně kvetoucí vícekvětá u *Stelis (Physosiphon) punctulata* (Rchb.f.) Soto Arenas, vpravo hromadně kvetoucí květenství u *Stelis ciliaris* Lindl. Měřítka není zachováno. Foto: Jan Ponert, upraveno.

2.2 Listy

Listy jsou přítomny téměř u všech zástupců subtribu Pleurothallidinae, je znám jeden druh, který nahrazuje listy zelenými pochvami stonku (*Fronitaria*; Luer, 1986a).

Podobně jako u většiny ostatních jednoděložných rostlin mají listy orchidejí souběžnou žilnatinu. Tvarově i velikostně jsou čepele listů rozmanité, od miniaturních okrouhlých lístků, přes středně velké vejčité, až po velké srdčité (podsekcce *Macrophyllae-Fasciculatae* Lindl.). Listové čepele mohou vykazovat různou míru sukulentnosti, a kompenzovat tak absenci ztloustlých stonků, které jsou jinak v čeledi Orchidaceae běžné.

U několika orchidejí z rodu *Pleurothallis* se vyskytuje heterofylie (Obr. 4). Mladá rostlina vytváří pouze asimilační listy s abortovaným zárodkem květenství, plocha listové čepele je malá, listy vyrůstají z kratšího sekundárního stonku a z hlediska tvaru jsou odlišné od listů nesoucích květy. Ty jsou naopak velké, mají dlouhé sekundární stonky, které je vynášejí vysoko a květenství často vyrůstá z báze listu (Karremans a Vieira-Urbe, 2020).

Řapíky listů se mohou vyskytovat v různých formách, mohou úplně chybět (typicky u orchidejí zařazených v molekulárně pojatém rodu *Acianthera* Scheidw.), mohou být viditelně zkrácené nebo nezkrácené (Luer, 1986b; Luer 2004).



Obr. 4: Koláž zachycující fenomén heterofylie u některých druhů podrodu *Pleurothallis*, vlevo *P. dilemma* Luer, vpravo *P. diabolica* Luer & R. Escobar. Měřítko není zachováno. Foto: Jan Ponert, upraveno.

2.3 Stonek

Stonek orchidejí je velmi zvláštním orgánem, u některých orchidejí (např. *Paphiopedilum* Pfitzer) je minimalizován a skryt v souboru střídavých listů, u druhu *Vanilla aphylla* Blume tvoří podstatnou část rostliny a přebírá fotosyntetickou funkci chybějících listů.

I přes výše zmíněné extrémy lze orchideje rozdělit do dvou skupin podle architektury stonku na monopodiální a sympodiální. Stonky monopodiálních orchidejí při svém růstu zachovávají dominanci hlavního (apikálního) růstového vrcholu, a stonkový apikální meristém tak slouží pro prodlužování stonku. Listy vyrůstají z postranních pupenů. Květenství vzniká velmi často z vrcholového meristému, a kvetení je tak pro rostlinu finální částí svého životního cyklu.

Sympodiální orchideje mají značně odlišnou stavbu. Oproti monopodiálním stonkům u sympodiálních stonků dochází ke ztrátě dominance vrcholového stonkového meristému a je aktivován postranní meristéum, který vytváří pokračování hlavního stonku (plazivého rhizomu). Z apikálního meristému poté vyrůstá vedlejší (sekundární) stonek s listy a později i květenství. Sekundární stonek může ztloustnout a vytvořit zásobní pahlízu (např. u rodu *Bulbophyllum*), která protrhne pochvu kryjící sekundární stonek.

Rostliny z rodu *Pleurothallis* (a obecně odvozenější rody z celého subtribu Pleurothallidinae) mají sympodiální typ stonku. Délka a počet jednotlivých článků rhizomu pak určuje habitat, rostliny s malým množstvím krátkých článků jsou trsovité, rostliny s dlouhými či více články jsou plazivé. Pouze rhizom je schopný vytvářet kořeny, neomezeně růst a větvit se (Stern a kol., 1985).

Pro sekundární stonek orchidejí navrhli Stern a Pridgeon (1984) nový termín, ramikaul, užíván je ale pouze u orchidejí ze subtribu Pleurothallidinae. Ramikaul během vývoje netloustne a nemá tak ani funkci zásobního orgánu. Oproti rhizomu má pouze omezené schopnosti růstu, skládá se z jednoho nebo několika málo článků. Dává vzniknout listu, který na ramikaul spojitě navazuje skrze opadovou zónu, a dává vznik i květenství (Luer, 1986a).

Ramikauly některých orchidejí subtribu Pleurothallidinae nesou zvláštní morfologicky rozlišitelný kroužek nazývaný prstenec (angl. annulus). Podle Sterna a kol. (1985) je prstenec morfologický projev vloženého meristému. Stenzel (2004) konstatuje, že prstenec je zřejmě plesiomorfním znakem a je nevhodný pro rekonstrukci fylogeneze či usuzování vztahů mezi různými taxony v rámci subtribu Pleurothallidinae. Ale i přesto je přítomnost prstence důležitým rozeznávacím znakem. Luer (1986a; 1986b) dokonce přítomnost nebo absenci prstence používal k rozlišení tří základních morfologických skupin nacházejících se v subtribu Pleurothallidinae, *Acianthera*, kterému prstenec chybí, *Specklinia*, která naopak prstenec má. Třetí skupina, *Pleurothallis*, nemusí nést prstenec vždy. Druhým rozlišovacím znakem pro rozlišení těchto tří skupin je pak postavení orgánů na sloupku (viz 2.1.4).

Ramikaul a rhizom však mají i jeden společný znak, a tím je přítomnost pochev. Pochvy rhizomu nejsou prakticky využívány, jsou totiž často skryté v substrátu. Naopak pochvy ramikaulů mohou mít diagnostickou hodnotu např. u rodu *Myoxanthus* Poepp. & Endl. (Rojas-Alvarado a kol., 2021). U rodu *Pleurothallis* jsou pochvy ramikaulu pro popis druhů používány zřídka.

3 Porovnání molekulárního a morfologického pojetí rodu *Pleurothallis* R. Br.

Jakkoli se může zdát struktura této kapitoly nelogická, je vytvořena pro co největší přehlednost. Názvy podkapitol odpovídají dnes přijímaným rodovým jménům. Podpodkapitoly jsou naopak pojmenovány (s několika výjimkami) podle posledního přijímaného morfologického systému, který ještě používal podrodové pojetí Luera. Tento krok byl zvolen zejména kvůli extrémně nepřehlednému stavu tohoto rodu, který nastal v roce 2004, kdy Luer povýšil velkou část podrodů a sekcí na úroveň vlastních rodů.

3.1 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu *Acianthera* Scheidw.

3.1.1 *Pleurothallis* podrod *Acianthera* (Scheidw.) Luer

Tento podrod byl vyčleněn pro mnoho druhů, které spojovaly společné morfologické znaky a rozšíření na území Brazílie. Habitatem tyto rostliny mohou být jak plazivé, tak i trsovité. Bezprstencové ramikauly mohou být jak extrémně krátké, tak i dlouhé. Mohou mít i různý tvar, od kulatých, přes hranaté až lištovité. Nejčastěji hroznovité květenství vyrůstá s jedinou výjimkou právě z ramikaulu. Květy samotné nabývají sukulentního charakteru a jsou často i ochlupené. Sepaly srůstají minimálně do poloviny své délky. Petaly jsou často malé a nevýrazné. Ventrálně postavenou brylku mohou často krýt různé výstupky. Sloupek je krátký a spíše široký. Z ramikaulu mimo květenství vyrůstá i přisedlý list (Luer, 1986b; Luer, 2004).

Luer (1986b) vyčlenil tento rod pro mnoho druhů, které spojovala morfologická podobnost k typovému druhu, *Acianthera recurva* (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase. Vzhledem ke své velikosti jej Luer (1986b) rozdělil na celkem 6 sekcí, *Brachystachyae* Lindl., *Cryptophoranthae* Luer, *Phloeophilae* Luer, *Sicariacae* Luer, *Tomentosae* Luer a *Tricarinatae* Luer. Luer (1995) přesunul několik druhů z rodu *Myoxanthus* do podrodu *Acianthera* a vytvořil pro ně dvě nové sekce, *Satyria* Luer a *Silenia* Luer.

Pridgeon a Chase (2001) ve své fylogenetické studii zahrnuli zástupce všech sekcí kromě sekce *Tomentosae*. Zjistili, že skupina zahrnující všechny sekce vyjma sekcí *Phloeophilae*, *Satyria* a *Silenia* tvoří monofyletickou skupinu, která byla povýšena na vlastní rod *Acianthera*. Pridgeon a Chase (2001) rozdělili část sekce *Phloeophilae* na vlastní rod *Phloeophila* Hoehne & Schltr. a druhou část přesunuli do staronového rodu *Acianthera*. Pro sekce *Satyria* a *Silenia* vyčlenili vlastní rod *Echinella* Pridgeon & M.W.Chase (= *Echinosepala* Pridgeon & M.W.Chase³).

S výsledky fylogenetické studie Pridgeona a Chase (2001) vyjádřil nesouhlas Luer (2002; 2004) a navrátil velkou část druhů (vyjma např. druhy zahrnuté v sekci *Phloeophilae*), které Pridgeon a Chase (2001) přesunuli do rodu *Acianthera*, zpátky do podrodu *Acianthera* a podrodu *Specklinia*. Pro některé morfologicky odlišné druhy navrhl Luer vytvořit vlastní rody, dva monotypické rody *Aberrantia* Luer a *Proctoria* Luer, *Didactylus* Luer a *Unguella* Luer. Pro sekce *Satyria* a *Silenia* navrhl vyčlenit vlastní rod

³ Rodové jméno *Echinella* se ukázalo jako neplatné jméno (nom. ileg.) a Pridgeon a Chase (2002) jej nahradili novým jménem *Echinosepala* Pridgeon & M.W.Chase.

Brenesia Luer (Luer, 2004; 2005). Luer dále ještě navrhl rozšířit výčet rodů příbuzných rodu *Acianthera sensu Luer* o monotypický rod *Ogygia* Luer a rod *Dondonia* Luer a navrhl přesunout druhy z rodu *Brenesia* do rodu *Echinosepala* (Luer, 2006).

Koexistence konceptu vlastního rodu *Acianthera* Pridgeona a Chase (2001) a konceptu několika samostatných, ale vzájemně si blízkých taxonů Luera (2004; 2005; 2006), by byla spíše formálním nomenklaturním problémem nebýt překryvu druhů, které měly připadat jak rodu *Acianthera* v pojetí Pridgeona a Chase (2001), tak i podrodu *Acianthera* v pojetí Luera (2002; 2004).

Výsledky jejich fylogenetické studie později potvrdili Chiron a kol. (2012b), kteří navíc ukázali, že v rámci rodu *Acianthera* lze vytvořit podrody, které se do velké míry shodují se sekcemi prosazovanými Luerem (1986b; 2004).

Pozice rodu *Acianthera* jako samostatného rodu byla potvrzena i dalšími studii (např. Doucette a kol., 2016; Karremans a kol., 2016b). Také Luerovy (2004; 2005; 2006; 2007) taxony blízké rodu *Acianthera* byly přesunuty do rodu *Acianthera*, což je diskutováno Karremansem a kol. (2016b). Pupulin a kol. (2020) ukázali na příslušnost sekcí *Satyria* a *Silenia* podrodu *Acianthera* k rodu *Echinosepala*, jak navrhl Pridgeon a Chase (2001).

3.1.2 *Pleurothallis* podrod *Antilla* Luer

Tento podrod je relativně mladým, ustaven byl Luerem (2000) na počátku tisíciletí pro několik nezačleněných druhů z morfologické skupiny *Acianthera*. Jak název taxonu naznačuje, byl vyčleněn pro druhy Antilského souostroví.

Později byl Luerem (2004) povýšen na samostatný rod *Antilla* (Luer) Luer, ten však nebyl přijat odbornou veřejností. Ve stejném roce Stenzel (2004) ve své práci opatrně, ale přesto se silnými argumenty založenými na morfologických a palynologických analýzách naznačuje příslušnost *Pleurothallis* podrodu *Antilla* k rodu *Acianthera*, bohužel se však Stenzelovi (2004) nepodařilo své argumenty podložit fylogenetickou analýzou.

Doucette a kol. (2016), a o několik měsíců později Karremans a kol. (2016b), ve svých fylogenetických studiích na družích z tohoto podrodu potvrdili závěr Stenzela (2004). Doucette a kol. (2016) přemístili podrod *Antilla* z rodu *Pleurothallis* do rodu *Acianthera* jako sekci *Antilla* (Luer) Doucette.

3.1.3 *Pleurothallis* podrod *Apoda-Prorepentia* Luer

Luer (1986b) vyčlenil pro několik druhů v rodu *Pleurothallis* podrod *Apoda-Prorepentia*. Jejich společným znakem je plazivý stonek s přisedlými listy vytvářející převislé porosty, a také zvláštní, nafouklé až nadměrně velké listeny u báze kryjící část květenství.

Další změna v tomto podrodu se udála až po začátku nového tisíciletí, kdy Luer (2004; 2007) povýšil podrod *Apoda-Prorepentia* na samostatný rod *Apoda-Prorepentia* (Luer) Luer. Před vytvořením rodu

Apoda-Prorepentia Luerem (2004; 2005) byl navíc Pridgeonem a Chasem (2001) jeden druh (*Acianthera melanochtoda* (Hirtz & Luer) Pridgeon & M.W.Chase) přesunut do molekulárně pojatého rodu *Acianthera*.

Z molekulárního a morfologického hlediska byl tento podrod zkoumán také Stenzelem (2004). Ačkoliv byl zastoupen jediným druhem z osmi a Stenzel (2004) se potýkal s obdobnými problémy, na které narazil při zkoumání podrodu *Antilla*, jeho výsledky ukazovaly na příbuznost tohoto rodu s molekulárně pojatým rodem *Acianthera*.

Karremans a Rincón-González (2015) a Karremans a kol. (2016b) nakonec na základě fylogenetických analýz přesunuli zbylé druhy do rodu *Acianthera* a redukovali rodové jméno *Apoda-Prorepentia* na synonymum k rodu *Acianthera*.

Podle POWO (2023) je jeden druh tohoto podrodu, *Pleurothallis karlii* Pabst, stále zařazen v rodu *Pleurothallis*, ačkoliv byl zahrnut ve studiích Chriona a kol. (2012b), Karremans a Rincón-Gonzáleze (2015) a Karremans a kol. (2016b) a je sesterským k typovému druhu.

3.1.4 *Pleurothallis* podrod *Arthrosia* Luer

Pro druhy zahrnuté v tomto malém podrodu je společným znakem příčná jamka u patky sloupku a kalus na pysku, který také vytváří příčnou jamku (Luer, 1986b). Společně vytváří dutinu, do které pravděpodobně vstupuje opylovač.

Ostatní znaky jsou velmi podobné morfologickým znakům podrodu *Acianthera*. Habitatem jsou to rostliny trsovité nebo plazivé. Na průřezu kulaté, zploštělé nebo trojhranné ramikauly postrádají prstenec a nesou přisedlý list (Luer, 1986b). Z ramikaulu vyrůstá hroznovitě, hromadně kvetoucí květenství.

Luer (1986b) vyčlenil tento podrod pro několik brazilských, bolivijských a jeden antilský druh. Později přesunul celý podrod *Arthrosia* do rodu *Acianthera sensu* Luer (2004) a o dva roky později byl pro tento podrod, a několik dalších druhů z podrodu *Specklinia*, vytvořen vlastní rod *Arthrosia* Luer (Luer, 2006).

Pridgeon a Chase (2001) se ve své fylogenetické studii zabývali mj. tímto podrodem. Zjistili, že tvoří s ostatními druhy podrodu *Acianthera* monofyletickou skupinu, a přesunuli tak tento podrod do rodu *Acianthera*. Podobné závěry vyvodili i Chiron a kol. (2012b) a Karremans a kol. (2016b), kteří navíc do rodu *Acianthera* přesunuli i druhy, které byly součástí rodu *Arthrosia* (viz předchozí odstavec).

3.1.5 *Pleurothallis* podrod *Pleurobotryum* (Barb.Rodr.) Luer

Tento podrod je charakteristický zejména svými listy. Ty jsou unifaciální a výrazně ztloustlé. Na průřezu mohou být kulaté, eliptické či zploštělé. Postrádají řapík, a na ramikaul tak navazují přímo. Ramikaul samotný je bez prstence a kratší než list. Květenství vyrůstá z báze listu a je hroznovitě, současně kvetoucí (Luer, 1986b; de Almeida a kol., 2019).

Luer (1986b) ponížil rod *Pleurobotryum* Barb.Rodr. na podrod *Pleurobotryum* rodu *Pleurothallis*.

Z molekulárního hlediska prozkoumali tento podrod Chiron a kol. (2012b), autoři na základě výsledků své fylogenetické studie (ITS) přesunuli celý podrod do rodu *Acianthera*.

Rodrigues a kol. (2015) provedli fylogenetickou studii tohoto podrodu a synonymizovali některé druhy, čímž snížili počet druhů na čtyři. Výsledky Chirona a kol. (2012b) později potvrdili Karremans a kol. (2016b) a Rodrigues a kol. (2017).

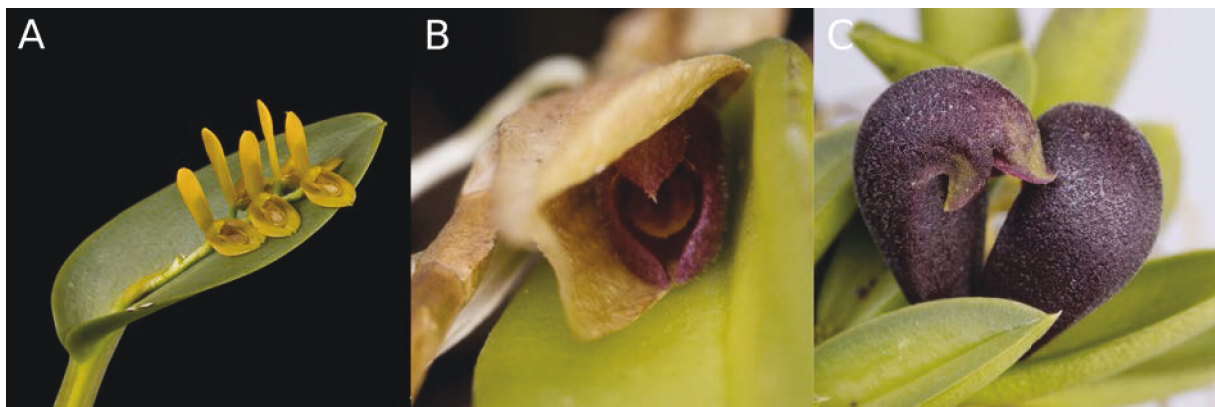
Podle POWO (2023) je jeden druh, *Pleurobotryum unguiculatum* Hoehne, evidován jako „unplaced name“. Podle pravidel POWO (2023) k tomuto druhu neexistuje jakákoliv zmínka v odborné literatuře ačkoliv např. Rodrigues a kol. (2017) uvádí, že jde o synonymum *Acianthera octophrys*.

3.1.6 *Pleurothallis* podrod *Sarracenella* (Luer) Luer

Podrod *Sarracenella* zahrnuje pouze dva druhy, pro které je společným znakem srůst všech tří sepalů do sepalinní trubice. Srůst není úplný, vrcholy všech tří sepalů jsou volné. Z pohledu vegetativních morfologických znaků jsou podobné podrodu *Acianthera* (Obr. 5C; Luer, 1981; Luer 1986b).

Luer (1986b) ponížil rod *Sarracenella* na úroveň podrodu *Sarracenella* (Luer) Luer rodu *Pleurothallis*. Pridgeon a Chase (2001) ve své fylogenetické studii zahrnuli druh *A. asaroides* a zjistili, že se nachází v monofyletické skupině rodu *Acianthera*.

Z molekulárně-biologického hlediska pak závěry Pridgeona a Chase (2001) potvrdili Chiron a kol. (2012a; 2012b) či Karremans a kol. (2016b).



Obr 5: **A:** *Acianthera polystacha* (Ruiz & Pav.) Pupulin, zástupce podrodu *Acianthera*. Ramikaul se dvěma lištami a vícekvěté květenství jasně odlišuje od podrodu *Ancipitia*. **B:** *Acianthera calypso* (Luer) Karremans & Rinc.-González, zástupce podrodu *Apoda-Proreperia*. Květ je kryt výrazným zaschlým listenem. **C:** *Acianthera asaroides* (Kraenzl.) Pridgeon & M.W.Chase, zástupce podrodu *Sarracenella*. Je jasně viditelný typický neúplný srůst všech tří sepalů do ohnuté trubice. Foto A–C: Jan Ponert, upraveno.

3.2 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu *Andinia* (Luer) Luer

3.2.1 *Pleurothallis* podrod *Aenigma* Luer

Druhy zahrnuté v podrodu *Aenigma* spojuje jen málo morfologických znaků. Plazivý rhizom nese krátké ramikauy. Ramikauy nesoucí prstence jsou obklopeny pochvami. Květenství je postupně kvetoucí. Sloupek je široký a nese apikální brylku a apikální bliznu. Luer si povšiml podobnosti s rodem *Lepanthes* Sw. (Luer, 1986b).

Luer (1986b) vytvořil podrod *Aenigma* rodu *Pleurothallis* pro 5 nezařazených druhů (např. Obr. 6A). Později jej rozšířil o několik dalších druhů, taxon však ponechal na úrovni podrodu (Luer, 1994).

Pridgeon a Chase (2001) provedli fylogenetickou analýzu (ITS a matK), na základě které přesunuli podrod *Aenigma* z rodu *Pleurothallis* do rodu *Andinia* Luer. Tato pozice byla sice ustanovena na základě jediného druhu, byla však podpořena morfologickou podobností se všemi (dvěma) druhy z rodu *Andinia*.

Výsledky Pridgeona a Chase (2001) později podpořily studie např. Ponerta a kol. (nepublikováno), Ocupa-Horna a kol. (2022), Chumové a kol. (2021), či Wilsona a kol. (2017b). Poměrně nedávno navíc Szlachetko a kol. (2022) navrhli vyčlenit z rodu *Andinia* podrod *Aenigma* do vlastního rodu. Toto se nesetkalo s přijetím Ponerta a kol. (nepublikováno) a Ocupa-Horna a kol. (2022), kteří Szlachetkovi a kol. (2022) vytýkali mimo jiné zejména obtížnou reprodukovatelnost výsledků způsobenou sekvenací vzácnějších druhů, ke kterým ostatní autoři nemají přístup. Prozatím je tedy bývalý podrod *Aenigma* rodu *Pleurothallis* zahrnut v molekulárním pojetí rodu *Andinia*.

3.2.2 *Pleurothallis* podrod *Masdevalliantha* Luer

Do podrodu *Masdevalliantha* náleží dva druhy, které sdílí některé společné morfologické znaky. Plazivý rhizom nese ramikauy s prstencem. Ramikauy jsou v porovnání s řapikátými listy krátké. Jediný květ květenství vyrůstá z ramikaulu a nese jeden nebo několik květů. Konce všech sepalů jsou prodloužené (Obr. 6B), laterální sepaly srůstají minimálně. Kopisťovité petaly jsou poměrně malé. Pysk je trojlaločný a konkávně prohnutý. Patka sloupku nese zvláštní zašpičatělý výrůstek, na který je napojen pysk. Sloupek je krátký a nese apikální brylku a bliznu (Luer, 1986b).

Luer (1986) vyčlenil podrod *Masdevalliantha* rodu *Pleurothallis* pro dva do žádného podrodu nezařazené druhy a poměrně dlouhou dobu zůstával přehlížen. Szlachetko a Margońska (2001) navrhli povýšit podrod *Masdevalliantha* na vlastní rod *Masdevalliantha* (Luer) Szlach. & Marg. K podobnému závěru došel i Luer (2006).

Pridgeon a Chase (2001) žádný druh z podrodu (respektive v té době už rodu) *Masdevalliantha* do své fylogenetické analýzy nezahrnuli a *Masdevalliantha* jako samostatný rod byl přijat vědeckou komunitou.

Wilson a kol. (2017b) v jejich fylogenetické studii zahrnuli mj. i zástupce rodu *Masdevalliantha*. Zjistili, že vytváří monofyletickou skupinu v rámci skupiny rodu *Andinia*, a přesunuli tak oba druhy z rodu

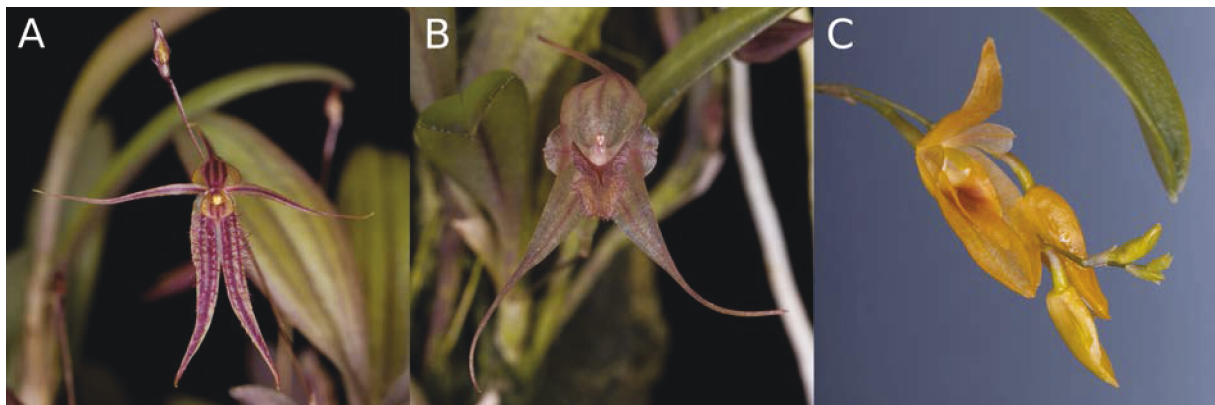
Masdevalliantha do rodu *Andinia* jako podrod *Masdevalliantha* (Luer) Karremans & M.Wilson. Postavení tohoto taxonu v rodu *Andinia* potvrdili na základě svých fylogenetických studií Chumová a kol. (2021), Ocupa-Horna (2022) a Ponert a kol. (nepublikováno). Szlachetko a kol. (2022) ve své fylogenetické studii navrhli rozdělit rod *Andinia* na pět samostatných rodů, to se ale neseťkalo s přijetím ze strany Ocupa-Horna (2022) a Ponerta a kol. (nepublikováno).

3.2.3 *Pleurothallis* podrod *Xenion* Luer

Podrod *Xenion* rodu *Pleurothallis* zahrnuje dva navzájem si příliš nepodobné, vysokohorské druhy *And.* Z plazivého rhizomu vyrůstají ramikauly nesoucí prstenec a dlouhý, řapíkatý list. Laterální sepaly buďto nesrůstají vůbec, nebo srůstají téměř úplně. Petaly jsou malé a kopist'ovité (Obr. 6C). Uprostřed pysku obou druhů se nachází jamka. Pysk je pevně připevněn k patce. Sloupek je podlouhlý s výrůstkem na jeho vrcholu a nese apikální bliznu a brylku.

Luer (1986b) vyčlenil tento podrod pro dva druhy a povšimnul si podobnosti (zejm. vegetativních znaků) s druhy zahrnutými v podrodu *Aenigma*. Později navrhl povýšit podrod *Xenion* na úroveň vlastního rodu *Xenosia* Luer (Luer, 2004; 2006). Vzhledem k absenci fylogenetických studií, které by umožnily vyjasnit vztahy mezi druhy orchidejí z rodu *Pleurothallis*, nebyl návrh Luera odmítnut.

Fylogenetická analýza Wilsona a kol. (2017b), která jako první zahrнула zástupce tohoto taxonu, ukázala, že rod *Xenion* je součástí monofyletické skupiny v rámci skupiny rodu *Andinia*. Přesunuli tak rod *Xenion* do rodu *Andinia* jako podrod *Xenion* (Luer) Karremans & M.Wilson. K podobným závěrům došli i Chumová a kol. (2021), Ocupa-Horna a kol. (2022) a Ponert a kol. (nepublikováno). Podobně jako u předešlých podkapitol navrhl Szlachetko a kol. (2022) povýšit tento podrod na dřívější úroveň rodu. Ani tento návrh se neseťkal s přijetím (Ocupa-Horna a kol., 2022; Ponert a kol., nepublikováno).



Obr 6: A: *Andinia schizopogon* (Luer) Pridgeon & M.W.Chase, typový druh podrodu *Aenigma*. B: *A. cf. longiserpens* (C. Schweinf.) Karremans & Mark Wilson, zástupce podrodu *Masdevalliantha*. C: *A. spiralis* (Ruiz & Pav.) Karremans & Mark Wilson, zástupce podrodu *Xenion*. Měřítko není zachováno. Foto A–C: Jan Ponert, upraveno.

3.3 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu *Andreettaea* Luer

3.3.1 *Pleurothallis* podrod *Andreettaea* Luer

Rod *Andreettaea* Luer byl poprvé popsán Luerem (1978) pro jediný druh, *Andreettaea ocellus* Luer. Morfologicky je tento rod odlišen podle Luera (1978) od ostatních rodů subtribu Pleurothallidinae na základě neresupinujícího, podlouhlého květu a sepalů srostlých v sepalinní trubici, na jejímž konci je okénko pro vstup opylovače.

Luer (1986b) ponížil rod *Andreettaea* na úroveň podrodu *Andreettaea* rodu *Pleurothallis*, později jej Luer při pokusu monofyletizovat celý rod *Pleurothallis* povýšil na původní úroveň rodu *Andreettaea* (Luer, 2006). Poměrně dlouho ale zůstal tento taxon vědeckou komunitou nezkoumán.

To se změnilo studií Doucetta a kol. (2022), kteří provedli fylogenetickou analýzu rodů *Muscarella* Luer a *Andreettaea* pomocí barcodingu, a studií Ponerta a kol. (nepublikováno), kteří použili metodu LCNG (Low Copy Nuclear Genes) pro problematický rod *Specklinia* a příbuzné druhy.

Obě studie navrhují začlenit rod *Muscarella* do rodu *Andreettaea*, i když Doucette (2022), který taxonomické a nomenklaturní změny provádí v samostatném článku a navazuje na předchozí práci Doucetta a kol. (2022), z neznámého důvodu ignoroval některé nově nalezené druhy rodu *Muscarella*. Po těchto změnách tak formálně zaniká rod *Muscarella* a rozšiřuje se počet druhů rodu *Andreettaea*, bohužel však prozatím neexistuje morfologický popis pro celý aktualizovaný rod.

3.4 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu *Pabstiella* Brieger & Senghas

3.4.1 *Pleurothallis* podrod *Mirabilia* Luer

Luer (1986b) vytvořil tento podrod pro jediný druh, *Pleurothallis mirabilis* Schltr. (Obr. 7A). Pro tento druh již ale existovalo platné rodové jméno *Pabstiella* (Brieger a Senghas, 1976), což Luerovi (1986b) nebylo v té době známo.

I přes výše uvedené potíže Luer vyčlenil tento podrod na základě extrémně dlouhé patky, na ní nepohyblivě napojeného pysku a také ostruhy, která je u rodu *Pleurothallis* velmi neobvyklá. Ostatními morfologickými znaky *P. mirabilis* připomíná orchideje z rodu *Specklinia*, ramikauy jsou kratší než list, prstenec je přítomen a květenství je vícekvěté (Luer, 1986). Později navrhnul přesunout celý podrod do polyfyletického rodu *Specklinia* (Luer, 2004).

Pridgeon a Chase (2001) zahrnuli *Pleurothallis mirabilis* a zjistili, že společně s dalšími dvěma druhy tvoří monofyletickou skupinu sesterskou k molekulárně pojatému rodu *Pleurothallis*. Pro tuto skupinu popsali nový rod *Anthereon* (= *Pabstiella*) ale setkali se se stejnou obtíží jako Luer (1986b), nevěděli o dříve publikovanom rodovém jménu *Pabstiella*. Barros (2002) nakonec opravil mýlku Pridgeona a Chase (2001) a přesunul celý podrod *Mirabilia*, potažmo rod *Anthereon*, do rodu *Pabstiella*.

Pozice podrodu *Mirabilia* rodu *Pleurothallis* *sensu* Luer jakožto samostatného rodu *Pabstiela* byla pak mimo studii Pridgeona a Chase (2001) potvrzena nespočtem dalších fylogenetických studií (např. Chiron a kol., 2012a).

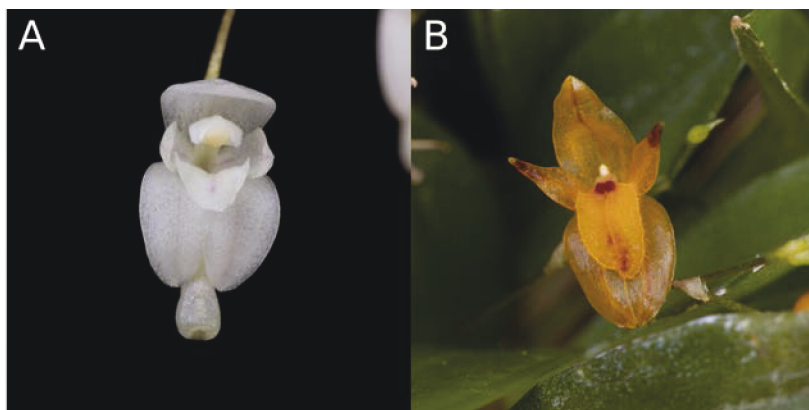
3.5 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu *Platystele* Schltr.

3.5.1 *Pleurothallis* podrod *Rubellia* Luer

Tento monotypický podrod byl vyčleněn pro jediný nezařazený druh, *Pleurothallis rubella* Luer. Habitatem náleží do morfologické skupiny *Specklinia*, ramikaul je kratší než řapíkatý list. Krátký sloupek s apikální bliznou a brylkou značí zase příslušnost do skupiny *Pleurothallis*. Laterální sepaly částečně srůstají v synsepal zhruba do poloviny své délky. Pysk je ochlupený, u jeho báze se nachází kalus s glenionem, se sloupkem je propojen v celé své šířce a není pohyblivý (Luer, 1977; 1986b).

Vývoj názvosloví tohoto taxonu je velmi složitý, původně byl popsán Luerem (1977) jako *Pleurothallis rubella*. Luer (1986b) jej pak v rámci rodu *Pleurothallis* přesunul do vlastního podrodu *Rubellia*. Garay, podle Luera (1986b), popsal v roce 1973 žlutou formu tohoto druhu jako *Platystele aurea* Garay. Luer tento název však redukoval jako synonymum a později navrhl povýšit podrod *Rubellia* na úroveň vlastního rodu *Rubellia* při pokusu monofyletizovat rod *Pleurothallis* (Luer, 2004).

Poprvé byl ve fylogenetické studii druh *Rubellia (Pleurothallis) rubella* (Luer) Luer (Obr. 7B) zahrnut Karremanssem a kol. (2016a), podle jejich výsledků rod *Rubellia* tvoří monofyletickou skupinu s rodem *Platystele*. Chumová a kol. (2021) však ukázali, že rod *Rubellia* musí stát jako samostatný rod, má-li být zachována monofyletičnost skupiny *Platystele*, *Rubellia* a *Teagueia*, respektive má-li být rod *Teagueia* rozeznáván jako samostatný rod.



Obr. 7: Koláž dvou typových druhů dvou různých rodů. **A:** *Pabstiella mirabilis* (Schltr.) Brieger & Senghas, za povšimnutí stojí ostruha pod neúplně srostlým synseparem. **B:** *Rubellia rubella* (Luer) Luer. Měřítka není zachováno. Foto **A–B:** Jan Ponert, upraveno.

3.6 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu *Pleurothallis*

3.6.1 *Pleurothallis* podrod *Ancipitia* Luer

Klíčovým poznávacím znakem tohoto podrodu jsou deformované ramikauly, ty jsou zploštělé a mají dvě (případně čtyři) protistojné lišty. Ramikaul je ve většině případů delší než srdčitý přisedlý list. Prstenec není na ramikaulu přítomen a květenství vznikající u báze listu nese jediný květ. Sepaly jsou tenké až průsvitné. Laterální sepaly plně srůstají do synsepalu. Petaly jsou dlouhé, často zakončené špičkou. Pysky jsou velmi rozmanité, často mají fialovou barvu. Sloupek je podlouhlý a pysk se na něj napojuje patkou (Obr. 8A; Luer, 1986b).

Luer (1986b) vyčlenil pro více než dvě desítky do žádného z podrodů nezařazených druhů z rodu *Pleurothallis* vlastní podrod *Ancipitia*. Poté přidal do tohoto podrodu tři druhy a vytvořil v něm dvě sekce, pozice podrodu se však nezměnila (Luer, 1989). V roce 2004 navrhl Luer povýšit tento podrod na úroveň vlastního rodu *Ancipitia* Luer (Luer, 2004), tato změna se však nesetkala s přijetím, zejména kvůli již existující molekulární studii.

Pridgeon a Chase (2001) zahrnuli do své studie dva druhy tohoto podrodu a na základě výsledků ponechali tento podrod v rodu *Pleurothallis*. K podobným výsledkům došel i Chiron a kol. (2012a) a Wilson a kol. (2013).

3.6.2 *Pleurothallis* podrod *Mirandia* Luer

Tento monotypický taxon zahrnuje jediný vysokohorský, endemický druh Ekvádoru, *Pleurothallis miranda* Luer. Poznávacím znakem pro tento podrod je pysk, který je přehnutý pod sebe a délkou nepřerůstá dlouhý, bezpatkový sloupek. Dále jsou charakteristickým znakem petaly s kápoovitými vrcholy (Luer, 1980).

Ramikaul s prstencem, který je delší než list, stejně jako více jednokvětých květenství a apikální brylka a blizna by mohly nazačovat příslušnost k morfologické skupině *Pleurothallis*.

Řada morfologických znaků však neumožnila uspokojivě přiřadit tento druh ke kterémukoliv podrodu v morfologicky pojatém rodu *Pleurothallis*, a Luer (1986b) tak vyčlenil pro tento druh samostatný podrod *Mirandia* Luer. Szlachetko a Margońska (2001) tento monotypický podrod na základě velmi odlišné morfologie povýšili na vlastní rod *Mirandiopsis* Szlachetko a Margońska.

Záhy však byl tento podrod navrácen do rodu *Pleurothallis* na základě výsledků molekulární studie (ITS) Pridgeona a Chase (2001), kde se druh nachází hluboko ve skupině ostatních druhů rodu *Pleurothallis*. Dnes je tak zahrnut v molekulárním pojetí rodu *Pleurothallis* a má zde vlastní podrod *Mirandia*.

3.6.3 *Pleurothallis* podrod *Pleurothallis* (Lindl.) Luer

Ramikauly všech druhů z tohoto podrodu jsou stejně dlouhé nebo delší než list. Velmi často je ramikaul na průřezu kulatý. Rhizomy jsou naopak velmi krátké a habitat je většinou trsovitý. Listy samotné jsou různě

velké, srdcovité, případně kopinaté. Mohou být přisedlé, či mohou mít řapík. Květenství je hroznovité, často postupně kvetoucí, případně jednokvěté (Obr. 8B; Luer, 1986b).

Květy samotné mají úplně srostlé sepaly v synsepal, dorsální sepal je volný. Petaly jsou delší než širší. Pysk je poměrně jednoduše členěný, má jazýčkovitý tvar. Blizna je velmi často dvoulaloká a brylky vytváří vizuální předěl (viz obrázky na konci této podkapitoly). Sloupek je krátký a široký, v průřezu kulatý. Báze sloupku může být rozšířena v patku (Luer, 1986b).

Morfologický popis tohoto podrodu je velmi obecný s málo specifiky, které by odlišovaly tento podrod od ostatních taxonů. Luer (1986b) proto rozdělil podrod na 4 sekce a 3 podseky a 2 série. Později Luer (1998b; 1999a) změnil počet taxonů v tomto podrodu na 3 sekce (sekce *Abortivae* Luer, sekce *Pleurothallis* Lindl a sekce *Truncatae* Luer), 7 podseky a 3 série.

Szlachetko a Margońska (2001) navrhli povýšit podseky *Macrophyllae-Fasciculatae* na vlastní rod *Zosterophyllanthos* Szlach. & Marg., ale bez obecného přijetí. Luer (2005) navrhl přenést tři podseky ze sekce *Pleurothallis* do samostatného rodu, *Acronia* C. Presl. Dále navrhl povýšit monotypickou sekci *Abortivae* Luer na vlastní rod *Vestigipetala* Luer a monotypickou sekci *Truncatae* Luer na vlastní rod *Orbis* Luer. Žádná z těchto změn ale nebyla kladně přijata vědeckou veřejností.

Pridgeon a Chase (2001) totiž zahrnuli několik druhů z tohoto podrodu (seky *Pleurothallis* a *Truncatae*) do své molekulární studie (ITS marker) a potvrdili monofyletičnost podrodu *Pleurothallis sensu* Luer (1998b; 1999a) na úrovni podrodu. K podobnému závěru došel i Chiron a kol. (2012a) a Wilson a kol. (2013). Samotné sekce však monofyletické nejsou a v blízké době lze očekávat změny na úrovni seky a podseky (Wilson a kol., 2013).

3.6.4 *Pleurothallis* podrod *Restrepioidia* Luer

Tento podrod, jak jeho název naznačuje, má některé rysy společné s rodem *Restrepia* Kunth. Společnými znaky pro druhy v tomto podrodu jsou zejména velký synsepal, petaly, které jsou zašpičatělé a tenké, a pysk, který přisedá k patce sloupku (Obr. 8C; Luer, 1986b).

Luer (1986b) vyzvedl Lindleyho (1859) stejnojmennou sekci na úroveň podrodu a ustanovil tento podrod pro čtyři druhy bez jakéhokoli dalšího členění na sekce. Při rekonstrukci rodu *Pleurothallis* pak povýšil celý podrod na úroveň vlastního rodu *Lindleyalis* Luer (Luer, 2004). Tento krok se setkal s přijetím ve vědecké komunitě.

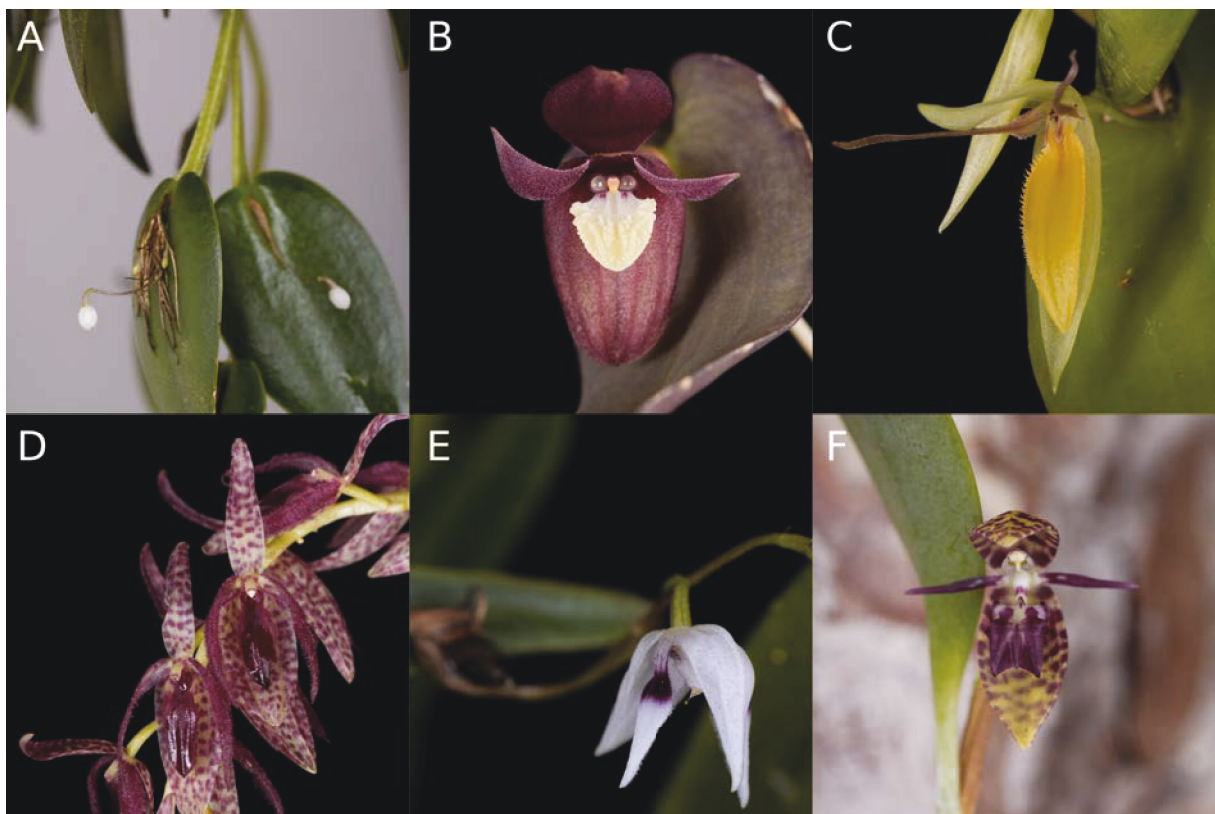
Chiron a kol. (2012a) provedli molekulární studii zabývající se rodem *Pleurothallis* v širším pojetí a zjistili, že typový druh rodu *Lindleyalis* (*P. nuda*) přísluší k rodu *Pleurothallis* v užším pojetí. K podobným výsledkům došli i Wilson a kol. (2013).

3.6.5 *Pleurothallis* podrod *Rhynchopera* (Klotzsch) Luer

Sjednocujícím znakem pro druhy zahrnuté v tomto podrodu je krátký sloupek, na jehož patku ve většině případů navazuje celou šířkou jednoduchý pysk. Laterální sepaly srůstají plně v synsepal, petaly jsou tenké a zašpičatělé. Květenství je hromadně kvetoucí, hroznovitě. Ramikaul má viditelný prsteneček i opadovou zónu a je stejně dlouhý nebo delší než list. Habitatem jde o trsovitě rostliny (Obr. 8D; Luer, 1986b).

Tento podrod původně popsal Klotzsch jako samostatný monotypický rod, později byl však Reichenbachem ponížěn na úroveň podrodu rodu *Pleurothallis* (Luer, 1986b). Luer následně přidal do tohoto podrodu několik dalších druhů a dále udržoval taxon na podrodové úrovni (Luer, 1998a). Szlachetko a Margońska (2001) navrhli povýšit podrod *Rhynchopera* na vlastní rod *Rhynchopera* Klotzsch, krátce po jejich návrhu ale byla publikována studie Pridgeona a Chase (2001).

Z pohledu molekulární biologie byl podrod zkoumán několikrát, Pridgeonem a Chasem (2001) a Chironem a kol. (2012a), autoři obou studií použili ITS marker, Chiron a kol. (2012b) navíc použili i marker matK. Došli k podobným závěrům a potvrdili postavení tohoto podrodu v molekulárně pojatém rodu *Pleurothallis*, stejně jako Wilson a kol. (2013).



Obr. 8: Koláž květů druhů zahrnutých v molekulárně pojatém rodu *Pleurothallis*. **A:** *P. niveoglobula* Luer, zástupce podrodu *Ancipitia*, ramikaul má dvě lamely a květenství nese jediný květ. **B:** *P. cf. perijaensis* Dunst., zástupce podrodu *Pleurothallis* sekce *Pleurothallis* podsektory *Macrophyllae-Fasciculatae*. **C:** *P. nuda* (Klotzsch) Rehb.f., typový druh podrodu *Restrepioidia*, petaly jsou tenké a dlouhé a má velký srostlý synsepal. **D:** *P. lorantophyla* Rehb.f., jižní forma. Zástupce podrodu *Rhynchopera*. **E:** *P. aspergillum* Luer & Hirtz, zástupce podrodu *Scopula*. V pozadí lze rozpoznat čepel listu, ze které vyrůstá květenství. **F:** *P. talpinaria*, typový druh podrodu *Talpinaria*, s tenkými a zašpičatělými petaly a velmi nápadně tvarovaným pyskem. Měřítka není zachováno. Foto A–F: Jan Ponert, upraveno.

3.6.6 *Pleurothallis* podrod *Scopula* Luer

Tento podrod je charakterizován eliptickými listy, ramikaulem s chybějícím prstencem a opadovou zónou a svazkem květenství vycházejícím z čepele listu. Květy samotné se podobají květům druhů náležících podrodu *Pleurothallis* (Obr. 8E; Luer 1986b; 1989).

Luer (1986b) ponížil rod *Colombiana* Ospina zahrnující čtyři druhy do rodu *Pleurothallis* jako podrod *Scopula*, v roce 2004 pak navrhl povýšit tento podrod na úroveň vlastního rodu *Colombiana*. Tento návrh se však nesetkal s přijetím ve vědecké obci (Rodríguez-Martínez a kol., 2015).

Pridgeon a Chase (2001) zahrnuli do své fylogenetické analýzy typový druh *P. penicillata* Luer a zjistil, že je zahrnut v monofyletické skupině rodu *Pleurothallis*. Později postavení podrodu *Scopula* v rodu *Pleurothallis* potvrdili Wilson a kol. (2013).

3.6.7 *Pleurothallis* podrod *Talpinaria* (Karst) Luer

Tento podrod byl vytvořen původně pro tři nezařazené druhy, které sdílely shodné morfologické znaky. Společný je pro ně dlouhý ramikaul, stejně dlouhý nebo delší než list. Ramikaul nese jednu střední pochvu a několik bazálních pochev. List je řapíkatý. Pysk je mimo jedinou výjimku velmi bohatě tvarovaný, s různými laloky a výrůstky. Laterální sepaly jsou srostlé ve vejčitý synsepal, petaly jsou, s jednou výjimkou u *Pleurothallis hitchcockii* Ames, úzké a špičaté. Postupně kvetoucí květenství vyrůstá z ramikaulu a je kryto poměrně velkým listenem (Obr. 8F; Luer, 1986b; 1998a).

Luer (1986b; 1998a) udržoval tento taxon na úrovni podrodu. Později bylo navrženo tento podrod při pokusu monofyletizovat rod *Pleurothallis* povýšit na úroveň rodu *Talpinaria* Karst. (Luer, 2004).

Z molekulárního pohledu byl tento podrod zkoumán Pridgeonem a Chasem (2001). Byť byl v jejich studii zastoupen jediným druhem (typovým, *P. talpinaria*), ukázal se jako součást molekulárně pojatého rodu *Pleurothallis*, a to jako jeho nejbazálnější skupina. Ke stejným výsledkům došel Chiron a kol. (2012a) Wilson a kol. (2013; 2017a).

3.6.8 *Pleurothallis incongrua* Luer

Tento druh byl poprvé a také naposledy spatřen v Kolumbii ve vysokohorských mlžných lesích. Co se týče morfologických znaků, jeho vejčitý, přisedlý list je několikanásobně kratší než ramikaul. Z báze listu vyrůstá několik krátkých vícekvětných květenství. Květy samotné jsou však problematické. Laterální sepaly srůstají v plochý synsepal. Kopisťovité petaly nejsou příliš užitečným rozlišovacím znakem. Dlouhý sloupek je propojen s pyskem, jehož strany jsou prohnuty směrem ke sloupku, který kryjou. Uvnitř dutiny vytvořené pyskem a sloupkem je přítomen bradavičnatý (nebo papilózní) kalus (Luer, 1999b).

Řada výše uvedených morfologických znaků neumožnila uspokojivě zařadit tento druh do jakéhokoliv z již existujících taxonů morfologicky pojatého rodu *Pleurothallis*. Luer (2004; 2007) tak pro tento druh vytvořil vlastní monotypický rod *Mixis*.

Z molekulárního pohledu tento druh nebyl zkoumán. Pravděpodobně pro něj neexistují žádné živé exempláře a typová herbářová položka je příliš cenná pro použití v molekulární studii. Podle Viverose a Higginse (2007) a POWO (2023) je tento druh stále součástí molekulárně pojatého rodu *Pleurothallis*.

3.7 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu *Stelis*

3.7.1 *Pleurothallis* podrod *Crocodeilanth* (Rchb.f. & Warsc.) Luer

Tento podrod sdružuje několik desítek morfologicky podobných druhů. Jsou to typicky relativně mohutné rostliny, habitatem jsou primárně trsovitě. Ramikauly s prstencem jsou dlouhé, často jsou kryty nápadnou, velkou pochvou. Nesou řapíkatý nebo přisedlý list, který je typicky kratší než ramikaul. Z ramikaulu také vyrůstá jedno či více hromadně kvetoucích hroznovitých květenství. Květy samotné jsou malé. Laterální sepaly srůstají jen částečně nebo úplně. Petaly jsou malé a tenké. Pysk nese pár kalusů, které vytváří příčnou jamku přibližně uprostřed pysku. Sloupek je malý a nese apikálně umístěnou brylku a bliznu. Báze pysku je nápadně ztloustlá (Obr. 9A; Luer, 1986b).

Luer (1986) vytvořil tento podrod ponížením původního rodu *Crocodeilanth* Rchb.f & Warsc. na úroveň podrodu rodu *Pleurothallis*. Později rozšířil podrod *Crocodeilanth* o další desítku druhů, zachoval však podrodový status tohoto taxonu (Luer, 1998a). V roce 2004 pak navrhl povýšit celý podrod *Crocodeilanth* na úroveň vlastního rodu *Crocodeilanth*. Tento poslední krok se však nesetkal s obecným přijetím.

Pridgeon a Chase (2001) ve své fylogenetické studii zahrnuli jediný druh náležící do tohoto podrodu a zjistili, že je příbuzný s podrodem *Pseudostelis* (Schltr.) Luer a je sesterský ke skupině druhů zahrnutých v rodu *Stelis sensu stricto*. Pozici podrodu *Crocodeilanth* v rámci rodu *Stelis* upřesnil Karremans (2010), později Karremans a kol. (2013) a jeho pozici v rámci rodu *Stelis sensu lato* diskutoval Karremans (2019).

3.7.2 *Pleurothallis* podrod *Dracontia* Luer

Tento podrod byl vyčleněn pro nezařazené druhy, které spojovalo několik morfologických znaků. Habitatem jsou tyto rostliny trsovitě, mají dlouhé ramikauly. Prstenec může být viditelný, často srůstá s opadovou zónou. Květenství vyrůstá z ramikaulu. Květy mají ve většině případů bradavičnaté, nezašpičatělé petaly a ztloustlý pysk. Charakteristikou, která je společná pro všechny druhy, je téměř plně srostlý synsepal, který má na svém vrcholu vidličnaté zakončení (Obr. 9B; Luer, 1986b).

Luer (1986b) pro tyto druhy vyčlenil vlastní podrod *Dracontia* Luer. Později do podrodu *Dracontia* přidal několik druhů a vytvořil několik sekcí, stále však udržoval tento taxon na úrovni podrodu (Luer, 1998b). Následně, při pokusu monofyletizovat rod *Pleurothallis*, navrhl Luer (2004) povýšit tento podrod na úroveň rodu jako *Dracontia* Luer. Toto se však nesetkalo s úplným přijetím ve vědecké komunitě, protože pro podrod *Dracontia* Luer již byla v té době provedena molekulární studie.

Pridgeon a Chase (2001) na základě své molekulární studie (ITS), kde zahrnuli dva druhy z tohoto podrodu, přesunuli celý podrod *Dracontia* do rodu *Stelis*. Pozice podrodu *Dracontia* rodu *Pleurothallis*

v rodu *Stelis* byla potvrzena Karremanssem (2010) a Karremanssem a kol. (2013), a byla diskutována Karremanssem (2019).

3.7.3 *Pleurothallis* podrod *Mystax* Luer

Tento taxon zahrnuje jediný druh, který byl popsán z mlžných lesů Kostariky. Od ostatních druhů je rozeznatelný částečně srostlým synsepalem, přičemž nesrostlé části laterálních sepalů se náhle a velmi výrazně ohýbají od sebe. Dalším poznávacím znakem je pysk ve tvaru lžice, jehož nejvýraznější část tvoří apikální lalok. Habitatem je tato rostlina trsovitá. Z krátkého rhizomu vyrůstá ramikaul delší než vejčité listy (Obr. 9C; Luer, 1976; 1986b).

Luer (1986b) pro tento druh vyčlenil samostatný podrod, *Mystax* Luer. Szlachetko a Margoňská (2001) navrhli na základě morfologie povýšit tento podrod na úroveň vlastního rodu *Mystaorchis* Szlach. & Marg.

Pridgeon a Chase (2001) na základě své fylogenetické studie (ITS) přesunuli tento monotypický podrod do molekulárně pojatého rodu *Stelis*. Výsledky Pridgeona a Chase (2001) později potvrdili Karremans (2010) či Karremans a kol. (2013).

3.7.4 *Pleurothallis* podrod *Physothallis* Luer

Tento podrod je velmi snadno rozeznatelný na základě neúplného srůstu všech tří sepalů do ohnuté trubice. Nejdelším sepalem je zde dorsální sepal, který přerůstá dva laterální sepaly, a vzniká tak okénko. Petaly jsou malé, podobně jako pysk. Sloupek je podlouhlý a jeho výrůstky ze stran kryjí brylky. Listy jsou stejně dlouhé nebo kratší než ramikaul. Ramikaul nese prstenec, ze kterého vyrůstá extrémně dlouhé květenství (pravděpodobně jako adaptace na terestrický habitat) s postupně rozkvétajícími květy (Luer, 1986b).

Luer (1986b) přesunul dva druhy (*Pleurothallis cylindrica* Luer a *P. harlingii* Garay) z rodu *Physosiphon* Lindl. do nově popsaného podrodu *Physothallis* Luer rodu *Pleurothallis*. Později navrhl povýšit tento podrod na úroveň vlastního rodu *Physothallis* (Luer, 2007), toto rozhodnutí však nebylo přijato vědeckou komunitou, mimo jiné kvůli existující fylogenetické studii, která tento krok rozporovala.

Pridgeon a Chase (2001) ve své molekulární studii (ITS) zahrnuli typový druh tohoto podrodu a na jejím základě přesunuli celý podrod do rodu *Stelis*. Později byly jejich výsledky potvrzeny Karremanssem (2010) a Karremanssem a kol. (2013) a jeho pozice v rodu *Stelis* společně s druhy z původního rodu *Physosiphon* byla diskutována Karremanssem (2019).

3.7.5 *Pleurothallis* podrod *Pseudostelis* (Schltr.) Luer

Podrod *Pseudostelis* byl popsán pro tři druhy dříve náležící do podrodu *Crocodeilanthe* a tři do žádného podrodu zařazené druhy. Květy mají tři výrazné sepaly, navzájem nesrostlé (čímž se odlišují od podrodu *Crocodeilanthe*), a dva malé, jednoduché, celokrajné petaly. Pysk je taktéž malý, podlouhlý či vejčitý, a je

konvexně prohnutý. Všechny tyto charakteristiky až nápadně připomínají popis rodu *Stelis sensu stricto*, proto také podrodové jméno *Pseudostelis* (Luer, 1999a).

Tento podrod byl Pridgeonem a Chasem (2001) na základě fylogenetické studie (ITS) přesunut do rodu *Stelis sensu lato*. Složitější pozice je už ale na podrodové úrovni, viz Karremans (2019).

3.7.6 *Pleurothallis* podrod *Unciferia* Luer

Tento taxon byl vylišen na základě krátkých ramikaulů (výrazně kratší než listy), ale hlavním poznávacím znakem jsou zde sepaly, které jsou bohatě pokryté trichomy z adaxiální (vnitřní) strany. Některé (později objevené) druhy ale mohou mít sepaly holé. Laterální sepaly úplně srůstají v synsepal. Petaly jsou tenké. Pysk má bazální laloky a párové vyvýšené kalusy začínající u báze, které mohou dosahovat až do půlky délky pysku. Sloupek může mít výrůstky v okolí brylek (Luer 1986b; 1998b).

Luer (1986b) původně popsal tento podrod jako sekci *Unciferae* podrodu *Specklinia*, na úroveň vlastního podrodu jím byla povýšena později (Luer, 1998b). Nakonec byl podrod na základě morfologie a pokusu napravit polyfyletičnost rodu *Pleurothallis* povýšen Luerem (2004) na samostatný rod, *Unciferia* Luer, tento krok však nebyl přijat obecnou veřejností.

Pridgeon a Chase (2001) ve své molekulární studii zahrnuli jediný dostupný druh (*P. segoviensis*) reprezentující tento rod, respektive podrod. Zjistili, že *P. segoviensis* tvoří monofyletickou skupinu společně s některými druhy z rodu *Stelis*, a přesunuli celý podrod *Unciferia* do rodu *Stelis*. Tento závěr později potvrdili Karremans (2010) a Karremans a kol. (2013).



Obr. 9: Koláž květů druhů přesunutých do molekulárně pojatého rodu *Stelis*. **A:** *Stelis pulchella* Kunth, zástupce podrodu *Crocodeilanthe*. **B:** *Stelis megachlamys* (Schltr.) Pupulin, zástupce podrodu *Dracontia*. **C:** *Stelis mystax* Luer (Pridgeon & M.W.Chase), zástupce podrodu *Mystax*, za povšimnutí stojí částečně srostlý synsepal a pysk. Měřítko není zachováno. Foto: Jan Ponert, upraveno.

3.8 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí rodu *Specklinia* Lindl.

3.8.1 *Pleurothallis* podrod *Empusella* Luer

Jediný druh tohoto podrodu je charakterizován jasně červenými, oranžovými, žlutými nebo zelenými květy, společně se ztloustlými sepaly pokrytými bradavicemi. Petaly jsou malé a podlouhlé, mohou být taktéž pokryté bradavicemi. Pysk je podlouhlý, často nese dvě lišty na vrcholu. S patkou je propojen ztenčeninou. Sloupek samotný může být na vrcholu zoubkatý a může mít také párové boční výrůstky. Jednokvěté postupně kvetoucí květenství vyrůstá z prstence na bázi ramikaulu, ramikaul samotný je krátký. Listy jsou řapíkaté a úzce vejčité (Obr. 10; Luer, 1986b; Karremans a kol., 2015).



Obr. 10: Některé z druhů, které by nyní náležely do podrodu *Empusella*. **A:** *Specklinia fulgens* (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase. **B:** *Specklinia pfavii* (Rchb.f.) Pupulin & Karremans, jeden z druhů, které Luer synonymizoval jako *Specklinia endotrachys*.

Tento podrod morfologicky pojatého rodu *Pleurothallis* vytvořil Luer (1986b) původně pro jeden nezařazený druh, *Pleurothallis endotrachys* (Rchb.f.). Později Luer (2006; 2007) povýšil tento podrod na úroveň vlastního rodu *Empusella* Luer. Tato změna však nebyla přijata kvůli již existujícím molekulárním studiím.

Pupulin a kol. (2012) se zabývali tímto podrodem, potažmo poměrně proměnlivým druhem *Specklinia endotrachys*. Podle výsledků jejich studie Luer (1986b) nesynonymizoval identické nálezy více autorů, ale různé druhy.

Z molekulární stránky byl tento podrod zkoumán už Pridgeonem a Chase (2001). Ti ve své práci využívající ITS marker zahrnuli tento druh a ukázali, že je součástí monofyletické skupiny rodu *Specklinia*. Jeho pozice (jakož i celého podrodu) v rodu *Specklinia* byla potvrzena fylogenetickou studií (ITS a matK markery) Karremans a kol. (2016b).

3.8.2 *Pleurothallis* podrod *Dresslera* Luer

Monotypický podrod *Dresslera* vytvořil Luer (1986b) pro jediný druh, *Pleurothallis dressleri* Luer. Ten je snadno rozeznatelný svou velikostí, prakticky je okem neviditelný, pokud není vzrostlý. Miniaturní (3 mm)

kruhové, vzorované lístky pokryté bradavicemi vyrůstají z ještě menšího ramikaulu nesoucí prstenec. Ramikauly vyrůstají z plazivého rhizomu. Květ vyrůstá jediný a je mnohokrát větší než vegetativní část.

Luer (2004) tento podrod povýšil na úroveň vlastního rodu *Areldia* Luer. Z počátku byl tento rod vědeckou komunitou přijat, později však byl Karremansem a kol. (2016a) na základě morfologické podobnosti přesunut do rodu *Specklinia*. Postavení *Specklinia (Pleurothallis) dressleri* (Luer) Bogarín & Karremans potvrdili Ponert a kol. (nepublikováno) ve své studii rekonstruující fylogenezi rodu *Specklinia* pomocí metody LCNG.

3.8.3 *Pleurothallis* podrod *Pseudoctomeria* (Kraenzl.) Luer

Podle Luera popsali Lehman a Kraenzlin nový druh z rodu *Pleurothallis*, *Pleurothallis lentiginosa* F. Lehm. & Kraenzl. V roce 1925 pro tento druh ale Kraenzlin vytvořil vlastní monotypický rod *Pseudoctomeria* Kraenzl. Luer ho následně ponižil na úroveň podrodu *Pseudoctomeria* a zahrnul do svého pojetí rodu *Pleurothallis* (Luer, 1986b).

Tento druh je charakterizován zejména bradavičnatým povrchem stopky, semeníku a abaxiální strany sepálů. Všechny tři sepaly srůstají do zvláštní trubice, ne však úplně. Pysk je podlouhlý s laterálními laloky. Na sloupek s patkou se pysk napojuje ztenčeninou. Květy vyrůstají ve svazečku z prstence, brylka nese osm pollinií. Ramikaul je bohatě kryt pochvami (rys jinak pro rod *Octomeria*) a svou délkou nepřesahuje délku listu. List samotný je řapíkatý (Luer, 1986b).

Soubor výše zmíněných morfologických znaků neumožnil uspokojivě zařadit druh do již existujících podrodů, Luer (1986b) tak pro tento druh vytvořil vlastní podrod *Pseudoctomeria* (Kraenzl.) Luer. Později jej Luer navrhl povýšit na úroveň vlastního rodu (Luer, 2007). Tato poslední změna však nebyla přijata odbornou veřejností, protože již existovala fylogenetické studie.

Pridgeon a Chase (2001) ve své molekulární studii (ITS) zahrnuli tento druh a na základě pozice ve fylogenetickém stromu jej přesunuli do molekulárně pojatého rodu *Specklinia* jako *Specklinia lentiginosa* (Kraenzl.) Pridgeon a Chase. Pozice tohoto druhu v rodu *Specklinia* byla potvrzena Karremansem a kol. (2016a).

3.9 Taxony zahrnuté v molekulárním pojetí více rodů

3.9.1 *Pleurothallis* podrod *Acuminatia* (Lindl.) Luer

Orchideje náležící do tohoto podrodu sdílejí společné morfologické znaky. Habitatem jsou to rostliny trsovitě nebo plazivé s krátkými rhizomy. Rhizomy nesou ramikauly s přítomným prstencem, které jsou stejně dlouhé nebo delší než řapíkaté listy. Řapík samotný může být i velmi malý, nikdy ale není list přisedlý. Ramikaul také nese hroznovité květenství. Z jediného ramikaulu pak může vyrůst i několik samostatných květenství zároveň. Květy samotné mají všechny okvětní lístky volné. Petaly jsou malé a nevýrazné. Pysk je protáhlý se dvěma kalusy po stranách, mezi kalusy se často nachází jamka. Pysk se přes ztenčeninu napojuje na jasně viditelnou patku. Sloupek je protáhlý, často nese různé výrůstky. Sloupek také nese ventrální bliznu a ventrální brylku (Luer, 1999a).

Lindley (1859) vytvořil pro několik morfologicky podobných druhů sekci *Acuminatae* Lindl. rodu *Pleurothallis*. Luer (1986b) na Lindleyho navázal a přesunul jeho sekci *Acuminatae* do podrodu *Specklinia*. Později Luer, při revizi podrodu *Specklinia*, povýšil sekci *Acuminatae* na vlastní podrod *Acuminatia*, příbuzný k podrodu *Specklinia*, a vyčlenil v něm dvě sekce, *Acuminatae* a *Altae* Luer (Luer, 1999a). Luer (2004) povýšil celý podrod *Specklinia* na vlastní rod *Specklinia* a přesunul *Pleurothallis* podrod *Acuminatia* do rodu *Specklinia* jako stejnojmenný podrod. Při pozdější revizi rodu *Specklinia* Luer již podrod *Acuminatia* do pojetí rodu *Specklinia sensu* Luer nezahrnul (Luer, 2006). Pravděpodobně ale stále předpokládal příbuzenství podrodu *Acuminatia* a rodu *Specklinia*.

Pridgeon a Chase (2001) ve své fylogenetické studii zahrnuli jediný druh zastupující sekci *Altae* podrodu *Acuminatia*. Zjistili, že vytváří monofyletickou skupinu s druhy např. z podrodu *Kraenzlinella*, a přenesli celý podrod *Acuminatia* rodu *Pleurothallis* do obnoveného rodu *Anathallis*. Pozici této sekce v rodu *Anathallis* potvrdil také Karremans (2014).

Karremans (2010) do své diplomové práce studující rod *Stelis sensu lato* zahrnul i jednoho zástupce sekce *Acuminatae* podrodu *Acuminatia* a zjistil, že tvoří monofyletickou skupinu společně s dalšími taxony a rodem *Stelis*. K podobným výsledkům došel i Karremans a kol. (2013). Karremans však samotné nomenklaturní změny provedl až v roce 2014, kdy přesunul část druhů, které náležely do sekce *Acuminatae* podrodu *Acuminatia* do rodu *Stelis sensu lato* (Karremans, 2014).

3.9.2 *Pleurothallis* podrod *Effusia* (Lindl.) Luer

Druhy zahrnuté v tomto podrodu spojuje jen málo jednoznačných morfologických znaků. Není tak překvapením, že druhy původně náležící do tohoto podrodu jsou dnes přerazeny do různých rodů (viz dále).

Ramikauly, s jedinou pochvou uprostřed ramikaulu a dvěma až třemi dalšími pochvami na jeho bázi, jsou delší nebo kratší než listy. Prsteneček není vždy přítomen. Hroznovité květenství, postupně či hromadně kvetoucí, vyrůstá z ramikaulu. Sepaly jsou z adaxiální (vnější) strany holé, z abaxiální strany mohou mít trichomy. Laterální sepaly srůstají alespoň z poloviny. Petaly mohou být pokryty papilami či jinými výrůstky,

není to však pravidlem. Sloupek je podlouhlý, může mít na sobě zoubky a případně staminodia. Jediným znakem, který se nachází u všech druhů, je ventrální blizna a brylka (Luer, 1986b).

Luer (1986b) tento podrod ustanovil původně jako stejnojmennou sekci (*Effusae* Lindl.) podrodu *Specklinia*, založil ji však na základech původně Lindleyho (1859) stejnojmenné sekce. Později povýšil sekci *Effusae* na úroveň samostatného podrodu (*Effusia*) rodu *Pleurothallis*, navíc do nově vytvořeného podrodu přesunul několik nově objevených druhů a také monotypickou sekci *Tripterantha* podrodu *Specklinia* (Luer, 2000).

Pridgeon a Chase (2001) ve své fylogenetické studii (ITS) zahrnuli hned dva druhy z tohoto podrodu. Výsledky jejich studie ukázaly na polyfyletičnost tohoto taxonu, která, podle autorů byla způsobena právě přesunem v předchozím odstavci zmíněné monotypické sekce. Většina podrodu *Effusia* byla Pridgeonem a Chasem (2001) přesunuta do rodu *Stelis* vyjma problematického druhu *P. tripterantha*. Ten byl přesunut do rodu *Pabstiella* (Pridgeonem a Chasem (2001) ještě označovaného jako *Anthereon*), což bylo posléze potvrzeno i studií Chumové a kol. (2021).

Luer (2006) část druhů přesunul na základě morfologické podobnosti do vlastního rodu *Effusiella* Luer, zbylou část druhů přesunul do rodu *Pabstiella*. Vytvoření rodu *Effusiella* však nebylo kladně přijato vědeckou komunitou, protože molekulární studie Pridgeona a Chase (2001) a pozdější studie Karremanse (2010) či Karremanse a kol. (2013) ukazovaly na příslušnost těchto druhů do molekulárně pojatého rodu *Stelis*.

3.9.3 *Pleurothallis* podrod *Elongatia* Luer

Tento podrod byl vytvořen pro několik nezařazených druhů, které jsou charakteristické poměrně dlouhými články větve a velkými květy. Čepele řapíkatých listů mohou být vejčité až kopinaté. Ramikaul je stejně dlouhý nebo delší než list. Ramikaul nese prstenec, ze kterého vyrůstá postupně či hromadně kvetoucí květenství. Laterální sepaly plně srůstají v synsepal, petaly jsou protáhle vejčité s dlouhým zašpičatělým vrcholem. Pysk je často laločnatý, je pevně připojen k široké patce sloupku. Sloupek samotný je podlouhlý, často se poblíž brylek nachází různé výrůstky (Luer, 1986b).

Luer (1986b) popsal tento podrod pro pět nezařazených druhů, které spojovaly společné morfologické znaky. Později popsal v podrodu několik sekcí, ale zachoval podrodový status tohoto taxonu (Luer, 1994). Při pokusu monofyletizovat rod *Pleurothallis* pak navrhl povýšit tento podrod na úroveň vlastního rodu *Elongatia* Luer (Luer, 2004). Toto však nebylo přijato vědeckou komunitou kvůli již existující fylogenetické studii zabývající se tímto podrodem.

Pridgeon a Chase (2001) do své molekulární studii (ITS) zahrnuli jeden druh z tohoto podrodu a na jejím základě navrhli přesunout celý podrod do molekulárně pojatého rodu *Stelis*. S tímto však Luer (2002) nesouhlasil a navrátil podrod zpátky do morfologicky pojatého rodu *Pleurothallis*.

Karremans a kol. (2013) poté na základě výsledků své fylogenetické studie (ITS) ponechali jeden druh v rodu *Pleurothallis* a Wilson a kol. (2013) na základě své studie (ITS a matK) ponechali tři druhy z tohoto podrodu v molekulárně pojatém rodu *Pleurothallis*. Čtyři druhy byly přesunuty do molekulárně pojatého rodu *Stelis* na základě studie Pridgeona a Chase (2001) bez dalšího komentáře (Karremans, 2019) a čtyři druhy nebyly ještě zahrnuty do žádné fylogenetické studie.

3.9.4 *Pleurothallis* podrod *Kraenzlinella* (Kuntze) Luer

Podrod *Kraenzlinella* zahrnuje několik druhů, které z pohledu morfologie spojuje semeník pokrytý různými výrůstky. Mohou to být papily, bradavice či jiné úrvary. Většina druhů má pak u bázi petalů ouška. Všechny sepaly jsou samostatné, nesrostlé. Sloupeček je podlouhlý, připojený k malé patce. Ramikauly jsou kratší než list, list samotný je řapíkatý. Květenství vyrůstá z vrcholu ramikaulu, prstenec není přítomen. Habitatem jsou trsovitě (Luer, 1986b).

Luer (1986b) ponížil rod *Kraenzlinella* Kuntze na stejnojmenný podrod rodu *Pleurothallis*, poté jej rozšířil o několik dalších druhů, zachoval však jeho podrodový status (Luer, 1994). O deset let později Luer navrhl povýšit podrod *Kraenzlinella* na úroveň stejnojmenného rodu *Kraenzlinella* (Luer, 2004).

Z fylogenetického pohledu je situace mnohem složitější, oproti ostatním taxonům nebyly druhy v tomto taxonu přesunuty hromadně. Pridgeon a Chase (2001) sice do své molekulární studie (ITS) zahrnuli jeden druh, jeho umístění s malou podporou v rodu *Brachionidium* Lindl však velmi výrazně odporovalo morfologické podobnosti, a bylo tak ignorováno.

Dva druhy z tohoto podrodu byly přesunuty do molekulárně pojatého rodu *Anathallis* (Pridgeon a Chase, 2001; Karremans a kol., 2016b). Zbylé druhy přesunuli na základě fylogenetických studií (ITS) Doucette a kol. (2016) a Karremans a kol. (2016b; ITS a matK) do molekulárně pojatého rodu *Acianthera*. Podobný rozpad podrodu *Kraenzlinella* a následný přesun druhů původně zahrnutých v podrodu *Kraenzlinella* do rodů *Anathallis* a *Acianthera* byl potvrzen fylogenetickou studií Chumová a kol. (2021) využívající LCNG markerů.

3.9.5 *Pleurothallis* podrod *Specklinia* (Lindl.) Garay

Pleurothallis podrod *Specklinia* je pravděpodobně nejkomplicovanější skupinou celého morfologicky i molekulárně pojatého rodu *Pleurothallis*. Zahrnuje mnoho druhů, pro které bylo možné vytvořit pouze velmi obecný morfologický popis, který odpovídá všem druhům zahrnutým v morfologické skupině *Specklinia*. Habitatem jsou orchideje z podrodu *Specklinia* plazivé nebo trsovitě. Rhizom nese ramikaul s prstencem, který je delší nebo kratší než list. Květenství je hroznovité, kvetení je hromadné nebo postupné. Květy jsou často extrémně malé, laterální sepaly mohou srůstat v synsepal. Petaly jsou malé. Pysk je k patce připojen ztenčeninou. Sloupek může být podlouhlý a může nést výrůstky. Vrchol sloupku nese zoubkovité výrůstky, které kryjí ventrální tyčinku, ventrální bliznu a rostellum (Luer, 1986).

Luer (1986) vyčlenil podrod *Specklinia* pro druhy, které spojovala společná morfologie, a byl jím rozdělen do celkem deseti sekcí a dvou podsekcí. Později se čtyři sekce osamostatnily a byly povýšeny na úroveň vlastních podrodů rodu *Pleurothallis*, sekce *Acuminatia* byla povýšena na podrod *Acuminatia* (viz 3.9.1), sekce *Effusae* a *Tripterantha* byly povýšeny na úroveň vlastního podrodu *Effusia* (viz 3.9.2) a sekce *Unciferae* na podrod *Unciferia* (viz 3.7.5), popis revidovaného podrodu *Specklinia* však publikován nebyl (Luer, 1999a; 2000). Po roce 2000 se v podrodu *Specklinia* nacházelo 6 sekcí: *Cucumeres* Luer, *Hymenodantheae* Barb. Rodr., *Mentosae* Luer, *Muscariae* Luer, *Muscosae* Lindl. a *Tribuloides* Luer (Luer, 1986; 1999a; 2000). Luer (2004) navrhl povýšit podrod *Specklinia* na úroveň vlastního rodu a zároveň navrhl vyčlenit pro některé druhy z rodu *Specklinia* či druhy jím podobné nové rody: rod *Cucumeria* Luer povýšením sekce *Cucumeres* a monotypický rod *Madisonia* Luer pro dosud do žádného taxonu zařazený druh *P. kerrii* Braga. Později Luer zvýšil výčet rodů z příbuzenstva rodu *Specklinia* o rod *Areldia* (viz 3.8.2), monotypický rod *Gerardoa* Luer, *Muscarella* Luer (viz 3.3.1), *Panmorphia* Luer, *Ronaldella* Luer, *Sarcinula* Luer, *Sylphia* Luer, *Tribulago* Luer a *Tridelta* Luer (Luer, 2006).

Molekulární pojetí podrodu *Specklinia* je nesmírně komplikované. Zpracovat do detailu porovnání obou pojetí je hodné samostatné bakalářské práce, a proto zde bude uvedeno pouze dnes přijímané pojetí.

Pridgeon a Chase (2001) ve své studii zjistili, že některé druhy zahrnuté v podrodu *Specklinia sensu* Luer (2000) jsou součástí monofyletických skupin rodu *Anathallis* (později zahrnutý Luerem v rodu *Panmorphia*) a *Pabstiella* (zahrnutý Luerem v rodu *Ronaldella*), ukázali, že rod *Acostaea* Luer tvoří společně s některými druhy podrodu *Specklinia* monofyletickou skupinu. Také ukázali na polyfyletičnost podrodu *Specklinia* a nutnost jeho celkové revize.

V dnešním pojetí zahrnuje rod *Specklinia* mnoho taxonů, podrody *Empusella* (viz 3.8.1), *Dresslera* (viz 3.8.2), *Pseudoctomeria* (viz 3.8.3) a rody *Acostaea*, *Cucumeres*, *Gerardoa*, *Sarcinula*, *Sylphia*, *Tribulago*, *Tridelta* a vlastní rod *Specklinia* (Karremans a kol., 2016a).

Rod *Specklinia* je v dnes přijímaném pojetí polyfyletický a má tři hlavní skupiny. Jednou z těchto skupin je bazální skupina zahrnující podrod *Sarcinula* rodu *Specklinia*. Její postavení jako bazální skupiny rodu *Specklinia* je ale jen slabě podpořeno. Ponert a kol. (nepublikováno) tak na základě výsledků fylogenetické analýzy navrhuje povýšit podrod *Sarcinula* na úroveň vlastního rodu *Sarcinula*.

Závěr

Cílem této práce bylo vytvořit rešerši porovnávající dvě pojetí rodu *Pleurothallis*, morfologické a molekulární. Morfologické pojetí nahlíží na rod *Pleurothallis* jako na jeden extrémně velký a velmi různorodý rod, zatímco molekulární pojetí jako na skupinu navzájem více či méně příbuzných rodů.

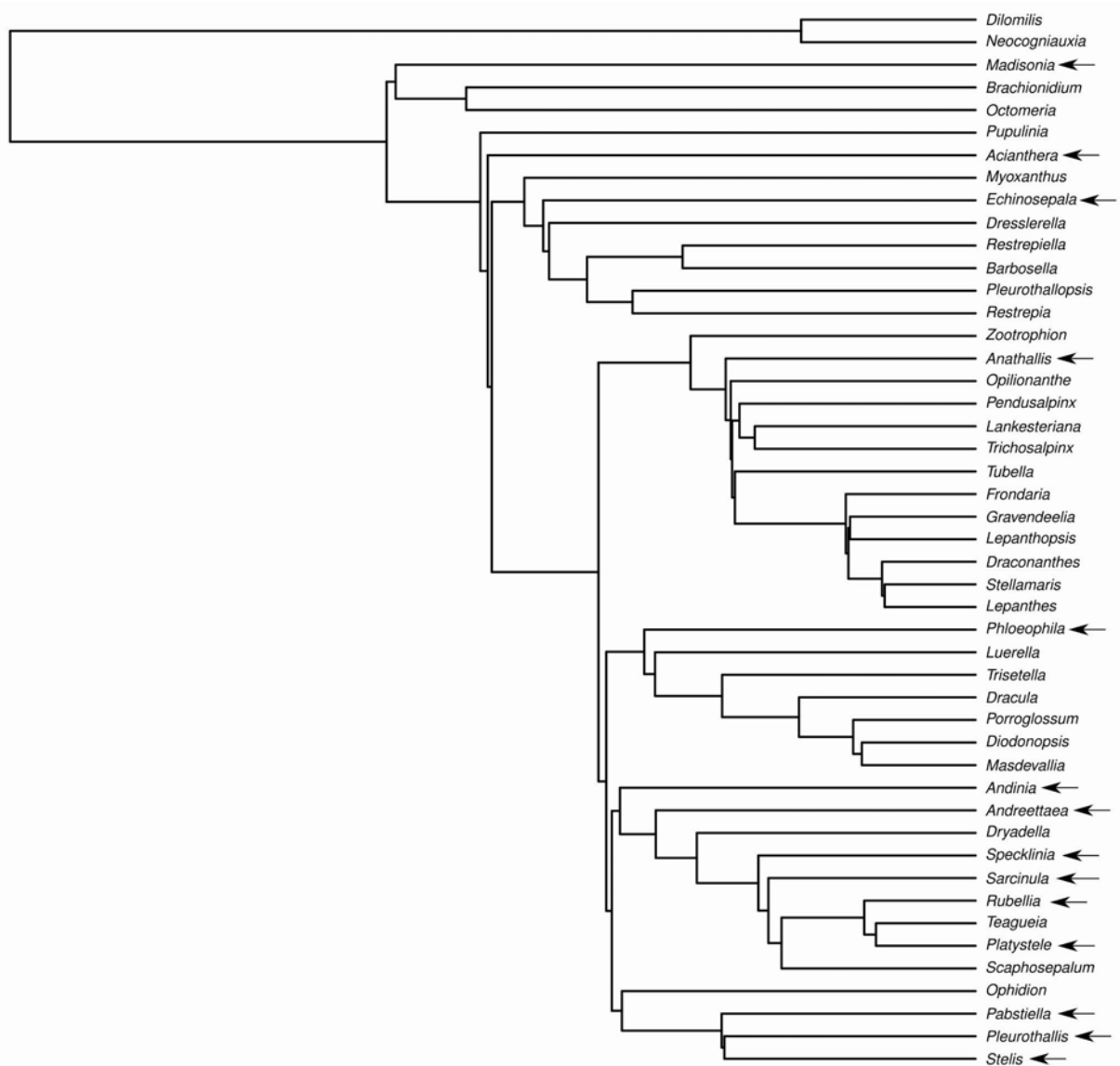
Obě pojetí mají své průniky, ve kterých se shodují, např. velké množství druhů, které v morfologickém pojetí náležely podrodu *Acianthera* rodu *Pleurothallis*, dnes náleží rodu (molekulárně pojatému) *Acianthera*. Co víc, většina druhů, která spadala do morfologické skupiny *Acianthera* a rodu *Pleurothallis*, je zahrnuta v molekulárně pojatém rodu *Acianthera*.

Obě pojetí mají ale i oblasti, ve kterých se příliš neshodují. Podrod *Specklinia* v morfologicky pojatém rodu *Pleurothallis* prošel několika revizemi, ale i přesto se ukázal jako polyfyletický (Pridgeon a Chase, 2001; Karremans a kol., 2016a). Jako samostatný rod *Specklinia* měl zahrnovat několik dalších podrodů morfologicky pojatého rodu *Pleurothallis*. Ani dnešní molekulární pojetí však není ustálené a zatím lze pouze konstatovat, že pro obě pojetí je podrod, respektive rod, *Specklinia* problematický.

Rod *Pleurothallis* v molekulárním pojetí se zdá být, v porovnání se dvěma výše zmíněnými rody, vědeckou komunitou přehlížen. Pouze tři fylogenetické analýzy se zabývají molekulárně pojatým rodem *Pleurothallis* a jedna z nich (Wilson a kol., 2013) se odkazuje na dodnes nepublikovaná data. Podle Wilsona a kol. (2013) jsou sekce náležící molekulárně pojatému rodu *Pleurothallis* polyfyletické a vyžadují revizi. Molekulárně pojatý rod *Pleurothallis*, čítající zhruba 500 platných binomiálních jmén (Karremans a Vieira-Uribe, 2020) v sedmi podrodech, se ale ukázal jako monofyletický.

Některé morfologicky pojaté podrody byly přesunuty do nově vytvořených molekulárně pojatých rodů, nejvýznamnějšími z nich jsou *Anathallis*, *Andinia*, *Stelis* a *Pabstiella*. Poslední dva zmíněné jsou sesterskými rody k molekulárně pojatému rodu *Pleurothallis* (Chumová a kol, 2021). Rod *Stelis* je problematický, vědecká komunita se zatím nedokáže shodnout, jestli jej pojímat jako jeden morfologicky obtížně definovatelný molekulárně pojatý rod *Stelis sensu lato*, či několik malých rodů v příbuzenství morfologicky lépe definovaného rodu *Stelis sensu stricto* (Karremans, 2019). Přesuny z morfologicky pojatého rodu *Pleurothallis* do současného pojetí rodů, které odpovídá evoluci subtribu Pleurothallidinae, jsou přehledně znázorněny na Obrázku 11.

Pravděpodobně všechny fylogenetické studie zabývající se rodem *Pleurothallis* ukázaly, že umělé morfologické pojetí je polyfyletické a ani v nejmenší míře neodráží evoluční historii rodu *Pleurothallis*, potažmo celého subtribu Pleurothallidinae.



Obr. 11: Zjednodušený fylogenetický strom subtribu Pleurothallidinae založený na 168 low-copy genech (příprava knihoven metodou HybSeq, rodový strom konstruován metodou ASTRAL). Šípkami jsou zvýrazněné rody, které v současné době obsahují (či v minulosti alespoň chvíli obsahovaly) zástupce morfologicky pojatého rodu *Pleurothallis*. Nepublikovaná data, Trávniček a kol.

Použitá literatura

- Aiton, W. T. (1813): Hortus kewensis, or, A catalogue of the plants cultivated in the Royal Botanic Garden at Kew (5. díl, 2. vydání). Royal Botanical Gardens, Kew.
- Arditti J. (2003): Resupination. *Lankesteriana* 7: 25–26.
- Barros, F. (2002): Notas nomenclaturales Pleurothallidinae (Orchidaceae, principalmente brasileiras. *Bradea* 8: 293–297.
- Brieger, F. G., Senghas K. (1976): *Pabstiella*, eine neue Orchideengattung aus Brasilien. *Die Orchidee* 27: 193–196.
- Chiron G. R., Guiard J., van den Berg C. (2012a): Phylogenetic relationships in Brazillian *Pleurothallis sensu lato* (Pleurothallidinae, Orchidaceae): evidence from nuclear ITS rDNA sequence. *Phytotaxa* 46: 34–58.
- Chiron G. R., van den Berg C. (2012b): Révision taxinomique de genre *Acianthera* (Orchidaceae, Pleurothallidinae). *Richardiana* 12(2): 59–77.
- Chumová Z., Záveská E., Hloušková P., Ponert J., Schmidr P.-A., Čertner M., Mandáková T., Trávníček P. (2021): Repeat proliferation and partial endoreplication jointly shape the patterns and genome size evolution in orchids. *The Plant Journal* 107(2): 511–524.
- de Almerida A. B. R., Smidt E. de C., Amano E. (2019): Evolution of anatomical characters in *Acianthera* section *Pleurobotryae* (Orchidaceae: Pleurothallidinae). *PLOS ONE* 14(3): 1–21.
- Doucette A., Timyan J., Henrys I., Cameron K. M. (2016): A tiny new species of *Specklinia* from Haiti's Parc National Naturel Macaya and new combination in *Acinathera* (Pleurothallidinae, Epidendreae, Epidendroideae, Orchidaceae). *Phytotaxa* 275(3): 263–267.
- Doucette A. (2022): New combinations in *Andreettaea* Pleurothallidinae (Orchidaceae). The internet orchid species photo encyclopedia nomenclatural note 8(1).
- Doucette A., Medina H., Portilla J., Cameron K. M. (2022): The phylogenetic placement of *Andreettaea ocellus* has significant implications for generic circumscription of Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Orchids* 91: 768–799.
- Dressler L. R. (1993): Field Guide to the Orchids of Costa Rica and Panama. Cornell University, Ithaca.
- Fenster C. B., Armbruster W. S., Wilson P., Dudash M. R., Thomson J. D. (2004): Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35(1): 375–403.
- Givnish T. J., Spalink D., Ames M., Lyon S. P., Hunter S. J., Zuluaga A., Iles W. J. D., Clements M. A., Arroyo M. T. K., Leebenc-Mack J., Endara L., Kriebel R., Neubig K. M., Whitten W. M., Williams N. H., Cameron K. M. (2015): Orchids phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification. *Proc. Biol. Sci.* 282 (1814).
- Holcomb K. W. (2023): *Pleurothallis perfusa*. Pleurothallidinae (2.9). <https://pleurothallidinae.com/volume-2-9>. Navštíveno: 8. prosince 2023.
- Johnson S. D., Edwards T. J. (2000): The structure and function of orchid pollinaria. *Plant Syst. Evol.* 222: 234–269.
- Karremans A. P. (2010): Phylogenetics of *Stelis* and closely related genera. [Diplomová práce: Wageningen University, Wageningen].
- Karremans A. P. (2014): *Lankesteriana*, a new genus in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Lankesteriana* 13(3): 319–332.
- Karremans A. P. (2016): Genera Pleurothallidarum: An updated phylogenetic overview of Pleurothallidinae. *Lankesteriana* 16(2): 219–241.
- Karremans A. P. (2019): To be or not to be *Stelis*. *Lankesteriana* 19(3): 281–343.
- Karremans A. P., Albertazzi F. J., Bakker F. T., Bogarín D., Eurlings M. C. M., Pridgeon A., Pupulin F., Gravendeel B. (2016a): Phylogenetic reassessment of *Specklinia* and its allied genera in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Phytotaxa* 272(1): 1–36.
- Karremans A. P., Bakker F. T., Pupulin F., Solano-Goméz, Smulders M. J. M. (2013): Phylogenetics of *Stelis* and closely related genera (Orchidaceae: Pleurothallidinae). *Plant Syst. Evol.* 299: 151–176.
- Karremans A. P., Pupulin F., Gravendeel B. (2015): *Specklinia dunstervillei*, a new species long confused with *Specklinia endotrachys* (Orchidaceae: Pleurothallidinae). *PLOS ONE* 10(7): 1–16.
- Karremans A. P., Bogarín D., Diaz-Morales M., Fernández M. Oses L., Pupulin F. (2016b): Phylogenetic reassessment of *Acianthera* (Orchidaceae: Pleurothallidinae). *Harv. Pap. Bot.* 21(2): 171–187.
- Karremans A. P., Rincón-González M. (2015): Nomenclatural notes in the Pleurothallidinae (Orchidaceae): *Apoda-prorepentia*. *Phytotaxa* 238(2): 174–182.
- Karremans A. P., Vieira-Uribe S. (2020): Pleurothallids Neotropical Jewels – Volume 1. Imprenta Mariscal, Quito, Ekvádor.
- Lindley J. (1859): *Pleurothallis*. *Folia Orchidacea*: 1–46. J. Mathews, Londýn.

- Luer C. A. (1976):** Miscellaneous species of *Pleurothallis*. *Selbyana* 3(1–2): 146–147.
- Luer C. A. (1977):** Icones Pleurothallidarum (Orchidaceae) miscellaneous species in the Pleurothallidinae. *Selbyana* 3(3–4): 378–379.
- Luer C. A. (1978):** Icones Pleurothallidarum: *Andreettaea*, a new genus in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Selbyana* 2 (2/3): 183–184.
- Luer C. A. (1980):** Miscellaneous new species. *Phytologia* 46 (1): 369.
- Luer C. A. (1981):** A Re-evaluation of the genus *Physosiphon* (Orchidaceae). *Selbyana* 5 (3/4): 388.
- Luer C. A. (1986a):** Icones Pleurothallidarum I: Systematics of Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot.* 15. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Luer C. A. (1986b):** Icones Pleurothallidarum III: Systematics of *Pleurothallis*. *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard.* 20. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Luer C. A. (1989):** Icones Pleurothallidarum VI: Systematics of *Pleurothallis* subgenus *Ancipitia*, subgenus *Scopula* and *Triesetella*. *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard.* 31. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Luer C. A. (1994):** Icones Pleurothallidarum XI: Systematics of *Lepanthes* subgenus *Brachycladium* and *Pleurothallis* subgenus *Aenigma*, subgenus *Elongatia*, subgenus *Kraenzlinella*. *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard.* 52. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Luer C. A. (1995):** Icones Pleurothallidarum XII: Systematics of *Brachionidium*. *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard.* 57. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Luer C. A. (1998a):** Icones Pleurothallidarum XVI: Systematics of *Pleurothallis* subgenera *Crocodeilanthe*, *Rhynchopera*, *Talpinaria*. *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard.* 65. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Luer C. A. (1998b):** Icones Pleurothallidarum XVII: Systematics of subgen. *Pleurothallis* sect. *Abortivae*, sect. *Truncatae*, sect. *Pleurothallis* subsect. *Acronia*, subsect. *Pleurothallis*, subgen. *Dracontia*, subgen. *Unciferia*. *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard.* 72. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Luer C. A. (1999a):** Icones Pleurothallidarum XVIII: Systematics of *Pleurothallis* subgen. *Pleurothallis* sect. *Pleurothallis* subsect. *Antenniferae*, subsect. *Logiracemosae*, subsect. *Macrophyllae-Racemosae*, subsect. *Perplexae*, subgen. *Pseudostelis*, subgen. *Acuminatia*. *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard. Vol.* 76. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Luer C. A. (1999b):** New species of *Pleurothallis* from Colombia. *Orquideología; Revista Soc. Colomb. Orquideol.* 21 (2): 115–134.
- Luer C. A. (2000):** Icones Pleurothallidarum XX: Systematics of *Jositia*, *Andinia*, *Barbosella*, *Barbrodria*, *Pleurothallis* subgen. *Antilla*, subgen. *Effusia* & subgen. *Restrepioidia*. *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard.* 79. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Luer C. A. (2002):** A Systematic method of classification of the Pleurothallidinae versus a strictly phylogenetic method. *Selbyana* 23 (1): 57–110.
- Luer C. A. (2004):** Icones Pleurothallidarum XXVI: *Pleurothallis* subgenus *Acianthera* and three allied genera. A second century of new species of *Stelis* of Ecuador. *Epibator*, *Ophidion* & *Zootrophion*. *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard.* 95. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Luer C. A. (2005):** Icones Pleurothallidarum XXVII: *Dryadella* and *Acronia* section *Macrophyllae-Fasciculatae*. *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard.* 103. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Luer C. A. (2006):** Icones Pleurothallidarum XXVIII: A Reconsideration of *Masdevallia*, Systematics of *Specklinia* and vegetatively similar taxa (Orchidaceae). *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard.* 105. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Luer C. A. (2007):** Icones Pleurothallidarum XXIX: A Third Century of *Stelis* of Ecuador, Systematics of *Apoda-Prorepentia*. Systematics of Miscellaneous Small Genera (Orchidaceae). *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard.* 112. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Neyland R., Urbatsch L. E., Pridgeon A. M. (1995):** A phylogenetic analysis of subtribe Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of Linnean Society* 117(1): 13–28.
- Ocupa-Horna L., Vieira-Urbe S., Ward R., Brose C., Wilson M. (2022):** A new species of *Andinia* (Pleurothallidinae) from Peru and an update phylogenetic analysis of the genus with emphasis on subgenus *Aenigma*. *Lankesteriana* 22(3): 241–262.
- Pérez-Escobar O. A., Chomicki G., Condamine F. L., Karremans A. P., Bogarín D., Matzke N. J., Silvestro D., Antonelli A. (2017):** Recent origin and rapid speciation of Neotropical orchids in the world's richest plant biodiversity hotspot. *New Phytol.* 215: 891–905.
- Ponert J., Chumová Z., Trávníček P. (nepublikováno):** Genome-wide study traits and multilocus phylogeny as a tool for grasping highly radiated plant groups – a case study of Pleurothallidinae orchids.
- POWO (2023):** Plants of the World Online. Královské botanické zahrady, Kew. Dostupné z: <http://www.plantsoftheworldonline.org/>. Navštíveno: 8. prosince 2023.
- Pridgeon A. M., Chase W. M. (2001):** A phylogenetic reclassification of Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Lindleyana* 16(4): 235–271.

- Pridgeon A. M., Chase W. M. (2002):** Nomenclatural notes on Pleurothallidinae. *Lindleyana* 17(2): 98–101.
- Pupulin F., Karremans A. P., Gravendeel B. (2012):** A reconsideration of the empusellous species of *Specklinia* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) in Costa Rica. *Phytotaxa* 63: 1–20.
- Pupulin F., Belfort-Oconitrillo N., Karremans A. P., Bogarín D. (2020):** *Flora costaricensis subtrubui pleurothallidinis prodromus*—Systematics of *Echinosepala* (Orchidaceae). *Harv. Pap. Bot* 25(2): 155–190.
- Rasmussen F. N., Johansen B. (2006):** Carpology of orchids. *Selbyana* 27(1): 44–53.
- Rodrigues V. T., Smidr E. de C., de Barros F. (2015):** Revisão taxonômica de *Acianthera* sect. *Pleurobotryae* (Orchidaceae, Pleurothallidinae). *Hoehnea* 42(4): 615–627.
- Rodrigues T. V., Smidr E. de C., Bolson M., Barros de F. (2017):** Phylogeny of *Acianthera* sect. *Pleurobotryae* (Orchidaceae: Pleurothallidinae), an endemic group of the Atlantic Forest. *Braz. J. Bot* 40: 811–817.
- Rodríguez-Martínez L., Rincón-Useche C., Karremans A. P. (2015):** A new *Pleurothallis* from Colombia, with a note on *Ancipitia* and *Colombiana*. *Syst. Bot.* 40(1): 75–78.
- Rojas-Alvarado G., Blanco M. A., Karremans A. P. (2021):** A taxonomic synopsis and morphological characterization of *Myoxanthus* (Orchidaceae: Pleurothallidinae). *Phytotaxa* 507(3): 211–258.
- Rosas-Guerrero V., Aguilar R., Martén-Rodríguez S., Ashworth L., Lopezaraiza-Mikel M., Bastida J. M., Quesada M. (2014)** A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecol. Lett.* 17(3): 388–400.
- Rudall P. J., Bateman R. (2002):** Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: The gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots. *Biol. rev. biol. proc. Camb. Philos. Soc.* 77(3): 403–441.
- Stenzel, H. (2004):** Systematics and evolution of the genus *Pleurothallis* R. Br. (Orchidaceae) in the Greater Antilles [Dizertační práce: Humboldt-Universität, Berlín].
- Stenzel, H. (2010):** Pollen morphology of the subtribe Pleurothallidinae Lindl. (Orchidaceae). *Grana* 39(2–3): 108–125.
- Stern W. L., Pridgeon A. M. (1984):** Ramicaul, a better term for pleurothallid “secondary stem”. *AOS Bulletin* 53: 397–401.
- Stern W. L., Pridgeon A. M., Luer C. A. (1985):** Stem structure and its bearing on the systematics of Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of Linnean Society* 91: 457–471.
- Szlachetko D. L., Dudek M., Naczka A., Kolanowska M. (2022):** Taxonomy and biogeography of *Andinia*-complex (Orchidaceae). *Diversity* 14(5), 372.
- Szlachetko D. L., Margońska H. B. (2001):** Genera et species orchidaliium. 3. *Pol. Bot. J.* 46(2): 113–121.
- Tsai W. C., Chen H. H. (2006):** The orchid MADS-Box genes controlling floral morphogenesis. *Sci. World J.* 6: 1933–1944.
- van den Berg C., Goldman D. H., Freudenstein J. V., Pridgeon A. M., Cameron K. M., Chase M. W. (2005):** An overview of the phylogenetic relationships within Epidendroideae inferred from multiple DNA regions and recircumscription of Epidendreae and Arethuseae (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 92(4): 613–624.
- Viveros P., Higgins W. E. (2007):** Checklist of Pleurothallidinae of Colombia. *Selbyana* 28(1): 13–90.
- Wilson M., Belle C., Dang A., Hannan P. Kellogg, Kenyon C., Low H., Nguyen A. A., Sheade N., Shan L., Shum A., Stayton T., Volz C., Vosburgh B., Wellman H., Woolley M. (2013):** A preliminary phylogenetic analysis of *Pleurothallis sensu lato* based upon nuclear and plastid sequences. *Lankesteriana* 13(1–2): [Poster: Systematics].
- Wilson M., Baquero R. L. E., Driessen W., Dupree K., Gil K., Portilla J., Guerrero M. S. (2017a):** A clarification of the distinctions between *Pleurothallis talpinaria*, *Pleurothallis trimeroglossa* and an allied new species from Ecuador. *Lankesteriana* 17(2): 133–151.
- Wilson M., Frank G. S., Jost L., Pridgeon A. M., Vieira-Urbe S., Karremans A. P. (2017b):** Phylogenetic analysis of *Andinia* (Pleurothallidiane; Orchidaceae) and a systematic re-circumscription of the genus. *Phytotaxa* 295(2): 101–131.