
Теорія, методи і практичні аспекти інтродукції та селекції рослин

УДК 582.52:582.594.2:575.86

С.Л. МОСЯКІН¹, Л.І. БУЮН²

¹ Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
Україна, 01001 м. Київ, вул. Терещенківська, 2

² Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України
Україна, 01014 м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1

СУЧАСНІ ПОГЛЯДИ НА ФІЛОГЕНІЮ ТА ПОЛОЖЕННЯ РОДИНИ ORCHIDACEAE JUSS. У СИСТЕМІ ОДНОДОЛЬНИХ РОСЛИН

Наведено короткий огляд сучасних публікацій, присвячених філогенії і систематиці родини *Orchidaceae* Juss., з урахуванням даних молекулярної філогенетики. Сучасні методи молекулярної систематики і філогенетики є потужними засобами досліджень, які дали змогу з'ясувати багато проблем у філогенетичній систематиці орхідних. У нових філогенетичних системах (APG, APG II та ін.) *Orchidaceae* включено до розширеного порядку *Asparagales* (найвірогідніше, при основі цієї кладу) або поряд з ним. Останні оцінки віку основних груп покритонасінних рослин виявили досить несподівані результати, які свідчать про те, що філогенетична гілка орхідей може бути однією з найдревніших клад сучасних однодольних (за оцінкою методу "молекулярного годинника" — близько 110 млн років). Предки орхідних, ймовірно, були наземними рослинами, а епіфітизм виникав у родині неодноразово й незалежно в різних групах. Прийнята нині топологія філогенетичного дерева *Orchidaceae* вказує на існування п'яти основних клад, що відповідають підродинам *Apostasioideae*, *Vanilloideae*, *Cypripedioideae*, *Orchidoideae*, *Epidendroideae*. Багато традиційно визнаних родів виявилися поліфілетичними або парафілетичними групами, що зумовило необхідність численних таксономічних та номенклатурних змін. Для пояснення нової молекулярно-філогенетичної концепції в межах *Orchidaceae* потрібні спеціальні дослідження морфологічних, біогеографічних та інших особливостей критичних таксонів.

Надзвичайне видове та внутрішньовидове багатство і різноманіття родини *Orchidaceae* Juss., унікальні та різноманітні за формою і забарвленням структури квітки, епіфітність багатьох представників [16], мікосимбіотрофне живлення [54], унікальні способи запилення високоспеціалізованими запилювачами [55] (і не тільки комахами — у представників роду *Disa* P.J. Bergius нещодавно виявлено орнітофілію [46]), рідкісність або вузький ендемізм багатьох видів [4] та багато інших особливостей приваблюють дослідників і аматорів до вивчення цієї родини.

Метою цієї статті є огляд основних новітніх публікацій із систематики та філогенії орхідних і ознайомлення читачів із сучас-

ними тенденціями у філогенетичній класифікації орхідей, у тому числі з результатами молекулярно-філогенетичних досліджень. Обсяг літератури з молекулярної систематики зростає лавиноподібно, а тому багатьом вітчизняним дослідникам досить важко слідкувати за новинами макросистематики покритонасінних чи за змінами систем і філогенетичних схем стосовно конкретних груп квіткових рослин, які їх цікавлять, що зумовлено обмеженим доступом до джерел інформації та лінгвістичним бар'єром.

Щороку лише у суто наукових журналах друкуються сотні статей, присвячених представникам *Orchidaceae*, не кажучи вже про велику кількість книг, атласів, практичних публікацій з розмноження та культивування орхідей тощо. Тому у списку літератури ми наводимо лише основні, ключові для розуміння або оглядові публікації, за посилан-

нями в яких зацікавлений читач зможе знайти додаткові джерела. Багато інформації можна отримати також за допомогою Інтернету, зокрема, на сайтах наукових журналів розміщено більшість цитованих у нашому огляді статей (хоча й не усі вони вільно доступні без оплати).

Зазначимо, що далі у статті автори таксонів наводяться лише для родин, родів та видів, оскільки питання авторства таксонів з рангами вище роду є досить складними, завдяки чому у різних публікаціях вказівки на авторство одних і тих самих порядків, підродин, триб, підтриб тощо можуть відрізнятися. Найновіше узагальнене зведення з номенклатури надродових таксонів (Index Nominum Supragenericorum Plantarum Vascularium) доступне в Інтернеті [62], там же можна знайти і сучасний чекліст однодольних [64].

Положення *Orchidaceae* у філогенетичних системах наприкінці XX ст. та на початку XXI ст.

Найвідоміші наприкінці XX ст. філогенетичні системи квіткових рослин А.Л. Тахтаджяна [5, 73], А. Кронквіста [28], Р. Торна [75, 76], Р. Дальгрена [29, 30] та інші ґрунтувалися переважно на традиційних морфолого-анатомічних засадах, хоча використовували певною мірою й інші підходи (біохімічний, біогеографічний тощо). Спочатку коротко розглянемо положення орхідних у деяких недавніх системах, автори яких використовували переважно традиційні засади, а самі при розробці систем молекулярно-філогенетичних досліджень не проводили, після чого перейдемо до розгляду даних геносистематики.

А.Л. Тахтаджян у своїй системі 1987 р. відніс родину *Orchidaceae* до однородинного порядку *Orchidales*, надпорядку *Lilianaе*, підкласу *Liliidae* (у широкому розумінні, включаючи *Commelinidae* та *Zingiberidae*), класу *Liliopsida* [5]. У межах родини він визнав 6 підродин (*Apostasioideae*, *Cypripedioideae*, *Neottioideae*, *Orchidoideae*, *Epidendroideae*, *Vandoideae*). Через 10 років у

новій версії системи А.Л. Тахтаджяна [73] положення родини *Orchidaceae* у системі не змінилося.

Як і у системі А.Л. Тахтаджяна, у системі А. Кронквіста [28] родину *Orchidaceae* віднесено до порядку *Orchidales*, підкласу *Liliidae*, класу *Liliopsida*. Проте до *Orchidales* Кронквіст також включає родини *Geosiridaceae* Jonker, *Burmanniaceae* Blume, *Corsiaceae* Bess., а *Commelinidae* та *Zingiberidae* у його системі визнані окремими підкласами.

У системі Р. Дальгрена [29, 30] покритонасінні визнаються як клас, а не відділ, відповідно, усі однодольні визнаються лише у ранзі підкласу *Liliidae*. Орхідні розділено на чотири родини (*Newwiediaceae* R. Dahlgren ex Reveal & Hoogland, *Apostasiaceae* Lindl., *Cypripedioideae* Lindl. та *Orchidaceae* Juss. s. str.) і віднесено до порядку *Orchidales*. Три окремі родини (*Apostasiaceae*, *Cypripedioideae*, *Orchidaceae*) прийняті також в еkleктичній системі А.Б. Доуельда [2], де вони віднесені до порядку *Orchidales*, нового надпорядку *Orchidanae* Doweld, підкласу *Liliidae*.

А.Б. Шипунов [7] у короткому конспекті модифікованої ним системи покритонасінних (які він визнає лише у ранзі класу, а порядки розуміє дуже широко) відносить *Orchidaceae* до підпорядку *Iridineae*, порядку *Liliales*, підкласу *Liliidae*.

Положення *Orchidaceae* у філогенетичних системах, розроблених на основі переважно молекулярних даних

За останнє десятиліття філогенетична систематика зазнала значних змін завдяки широкому використанню молекулярно-філогенетичних методів [1, 3, 8, 9, 47]. Перші спроби застосувати методи та підходи порівняльної біохімії та геносистематики мають досить давню історію [13, 47], але ці спроби аж до початку 1990-х років майже не вплинули на практичну систематику, тим більше на системи рослинного світу загалом чи покритонасінних зокрема.

Справжній молекулярний переворот у систематиці квіткових рослин розпочався

по суті з 1993 р., з уже історичних спроб реконструювати філогенетичне дерево судинних рослин і філогенію окремих груп покритонасінних [24, 33] за допомогою кладистичного аналізу нуклеотидних послідовностей пластидного гена *rbcL*. Цей універсальний для фотосинтезуючого рослинного світу ген кодує велику субодиницю ключового фотосинтетичного ферменту рубіско (рибулозо-1,5-біфосфат карбоксилаза/оксигеназа) і тому є досить консервативним, що дозволяє використати його послідовності нуклеотидів для аналізу давніх філогенетичних зв'язків.

Цікаво, що саме у 1993 р. було опубліковано по суті останню узагальнюючу систему *Orchidaceae* — систему Р.Л. Дресслера [32], при побудові якої ще не було можливості широко використати молекулярно-філогенетичні дані. Усі наступні системи вже враховували такі дані або ж саме на цих даних ґрунтувалися, інколи використовуючи морфологічні ознаки переважно у пошуках морфологічних синапоморфій тих чи інших філогенетичних гілок, виділених за допомогою молекулярної кладистики.

Основними комплексними систематичними узагальненнями молекулярної філогенії покритонасінних на даний момент є два варіанти системи Групи з філогенії покритонасінних (Angiosperm Phylogeny Group — APG). Перший варіант з'явився у 1998 р. [11], а другий, значно уточнений, — у 2003 р. [12]. Для обох варіантів системи APG характерно уникання формального визнання таксонів з рангами вище порядку, широке використання неформальних назв для філогенетичних клад та град (basal angiosperms, eudicots, commelinoids, rosids, asterids тощо), дуже широке розуміння обсягів порядків. Серед однодольних визнано лише 10 "широких" порядків, а також дві родини, поки що не віднесені до формальних порядків [12]. Орхідні у цій системі належать до порядку *Asparagales* у широкому розумінні (включаючи *Amaryllidales*, *Iridales*, *Orchidales*, *Tecophilaeales*, *Xanthorrhoe-*

ales тощо). Детальніше положення *Orchidaceae* на філогенетичному дереві однодольних розглядається нижче.

Загальна філогенія однодольних та місце *Orchidaceae* на філогенетичному дереві

Донедавна загальновизнаний поділ квіткових рослин на два класи — однодольних (*Liliopsida* = *Monocotyledonae*) та дводольних (*Magnoliopsida* = *Dicotyledonae*) — критикувався ще до отримання даних молекулярної систематики. Навіть у багатьох "класичних" системах визнавалося, що однодольні філогенетично вкорінені серед дводольних, таким чином, дводольні виявляються парафілетичною групою. Пропонувалися й альтернативні системи, в яких визнавалися декілька класів покритонасінних (див. вище). Зокрема, Дж. Ревіл [61] у 1994 р. запропонував визнавати п'ять класів *Magnoliophyta*: *Magnoliopsida*, *Piperopsida*, *Liliopsida*, *Ranunculopsida* та *Rosopsida*. Недавно запропонована "поліфілетично-поліхронно-політопна" система китайських авторів [79] визнає у межах покритонасінних вісім класів, причому однодольні розглядаються лише як один з них.

Вже зараз очевидно, що запропоновані у згаданих системах класи та підкласи потребують значного перегляду з філогенетичних позицій. Це наочно свідчить про надзвичайно високі темпи накопичення та узагальнення даних у сучасній систематиці покритонасінних.

Як ми вже зазначали вище, у двох опублікованих варіантах системи, запропонованих Групою з філогенії покритонасінних (APG) [11, 12], формальне розділення на класи та підкласи взагалі не проводиться, а основну увагу сконцентровано на "розширених" порядках та родинах.

Узагальнені дані [71] аналізу трьох важливих генів покритонасінних (ядерного 18S rDNA, пластидних *rbcL* і *atpB*) свідчать про існування наступних основних філогенетичних гілок квіткових рослин (звичайно, серед нині існуючих груп). Очевидно, пер-

шими відділилися від загального філогенетичного "стовбура" покритонасінних представники *Amborellaceae* Pichon, *Nymphaeaceae* Salisb., *Austrobaileyaaceae* (Croizat) Croizat, *Illiciaceae* A.C. Sm. та *Schisandraceae* Blume. Інші покритонасінні, за винятком "справжніх дводольних" (eudicots), формують базальну магноліюїдну групу (eumagnoliids), яку можна розділити на приблизно шість гілок: (1) *Chloranthaceae* R. Br. ex Sims, (2) однодольні, (3) *Winteraceae* R. Br. ex Lindl. / *Canellaceae* Mart., (4) *Piperales*, (5) *Laurales* та (6) *Magnoliales*. Подальші дослідження загалом підтвердили цю картину, хоча і внесли до неї численні уточнення. Детальніше проблему філогенії базальних покритонасінних викладено у кількох ґрунтовних оглядах [12, 23, 47, 68, 72], до яких ми й відсилаємо читачів.

Проте неможливо не згадати і результати, які суперечать концепції базального положення *Amborella* Baill., *Nymphaeaceae* та інших згаданих груп. У публікаціях В.В. Горемікіна зі співавт. [41, 42] філогенетичний аналіз хлоропластного генома (а не окремих генів) несподівано продемонстрував базальне розділення (філогенетичну біфуркацію) однодольних та **всіх** дводольних, які, таким чином, виявилися монофілетичними сестринськими групами. Ці роботи викликали жваву дискусію, внаслідок якої більшість авторів прийшли до висновку, що на результати В.В. Горемікіна зі співавторами вплинули технічні проблеми аналізу, у тому числі феномен "тяжіння довгих філогенетичних гілок" (long-branch attraction) і недостатня репрезентативність проаналізованих таксонів [69, 70], зокрема те, що у ранніх версіях аналізу як представники однодольних були використані лише три види родини *Poaceae*. Отже, традиційна топологія філогенетичного дерева покритонасінних нині має більшу підтримку. Проте результати додаткового аналізу повного хлоропластного генома *Acorus calamus* L., опубліковані В.В. Горемікіним зі співавт. у 2005 р. [43], поки що не дозволили дійти пев-

ного висновку стосовно питання про базальні гілки покритонасінних.

Філогенія однодольних привертала та привертає увагу дослідників. З цього питання нещодавно опубліковано кілька ґрунтовних оглядів [21, 63 та ін.]. За сучасними уявленнями, базальна гілка однодольних (нині існуючих груп) представлена родиною *Acoraceae* Martynov, яку було виділено зі складу *Araceae* Juss. sensu lato. Таким чином, родина *Acoraceae* є сестринською групою по відношенню до решти однодольних. Це, звичайно, зовсім не означає, що досить спеціалізовані представники *Acoraceae* були безпосередніми предками однодольних або що предкові однодольні мали більшість ознак *Acoraceae* [27]. Ці дані лише підтверджують гіпотезу про базальне відокремлення клади *Acorales* на ранніх стадіях еволюції однодольних (так звана "Acoranan Hypothesis" [33, 34]).

Після *Acoraceae* від філогенетичного стовбура однодольних послідовно відокремлюються *Alismatales* s.l., *Petrosaviales* (представлені однією родиною *Petrosaviaceae* Hutch.), клади *Pandanales* + *Dioscoreales*, *Asparagales* (до якого належать і *Orchidaceae*) та верхівкова (термінальна) комеліноїдна клада (яка включає окремі клади *Arecales*, *Zingiberales* + *Commelinales*, *Dasypogonaceae* Dumort., *Poales*) [12, 21, 74].

Положення орхідних саме у межах групи *Asparagales* s.l. виявилось досить несподіваним. Виникає запитання, де саме у цьому розширеному порядку слід розміщувати *Orchidaceae*. Різні варіанти молекулярно-філогенетичного аналізу переважно відводять *Orchidaceae* місце серед групи базальних родин порядку [12, 21]. Недавній аналіз японських авторів на основі вивчення нуклеотидних послідовностей пластидних генів *matK* та *rbcL* [74] взагалі вказує на базальне положення предкових *Orchidaceae* саме при основі *Asparagales*. У зв'язку з цим виникає запитання про те, чи можна довіряти цим даним. З погляду традиційної філогенетичної систематики, спеціалізовані групи мають розміщуватися здебільшого ближче

до кронавої, термінальної частини філогенетичного дерева. Отже, базальне відокремлення орхідних породжує ще одну серйозну проблему — визначення приблизного віку виникнення цієї родини.

Вік родини *Orchidaceae*

Дуже цікаві й несподівані дані отримано при спробах оцінити вік родин та деяких інших груп однодольних за допомогою підходу "молекулярного годинника". Принцип цього екстраполяційного підходу полягає в оцінці приблизного віку відокремлення певних сестринських клад за допомогою підрахунку кількості нуклеотидних заміни обраного гена (або генів), при цьому припускається, що у певній групі такі заміни відбуваються з більш-менш постійною швидкістю [52, 53, 67]. Звичайно, для калібрування "молекулярного годинника" потрібні так звані калібрувальні точки — палеонтологічно підтверджені датування розходження декількох модельних клад. Крім того, при застосуванні "молекулярного годинника", не завжди належним чином враховуються можливість реверсивних заміни нуклеотидів, коливання швидкості заміни у часі та різниця у швидкостях у різних філогенетичних гілках, "заборонені" комбінації нуклеотидів та інші істотні фактори. Саме тому молекулярні датування слід сприймати досить критично, усвідомлюючи, що отримані цифри є лише приблизними оцінками, які мають бути по можливості підтверджені іншими незалежними даними [52, 53, 67]. Оскільки орхідні у викопному стані практично невідомі, "молекулярний годинник" є по суті єдиним методом оцінки віку цієї групи або її окремих представників.

Orchidaceae цілком слушно вважається еволюційно просунутою і спеціалізованою родиною, на цій підставі зроблено досить логічний висновок про відносну "молодість" орхідей. Без сумніву, частково цей висновок є слушним, оскільки диференціація видового і навіть родового рівнів у багатьох групах *Orchidaceae* є досить недавнім феноменом

(здебільшого пізньотретинні часи). Разом з тим, оцінка віку основних клад однодольних різними молекулярно-філогенетичними методами за принципом "молекулярного годинника" показала, що рання диференціація та диверсифікація *Monocotyledonae* відбулася вже у ранній крейді [21, 39, 72], а більшість сучасних родин вже існували на межі мезозою і кайнозою, хоча й були тоді репрезентовані нині вимерлими представниками [22, 45, 78].

Несподіванкою стало те, що серед найдавніших з **нині існуючих** родин були названі *Araceae*, *Arecaceae* Schultz Sch. та *Orchidaceae* [45, 78], філогенетичні корені яких сягають часів ранньої крейди. Ці оцінки були нещодавно підтверджені для *Araceae* палеоботанічними даними: викопні залишки *Mayoa portugallica* Friis, Pedersen et Crane віком 110—120 млн років (рання крейда) було чітко інтерпретовано як рештки рослини з триби *Spathiphyllae* підродини *Monsteroideae* [38]. Вік родини *Orchidaceae*, за молекулярними даними, оцінюється приблизно у 110 млн років [45]. Зазначимо відразу, що ці оцінки стосуються саме віку філогенетичного відокремлення найдавніших представників групи від сестринської клади, а не віку виникнення її термінальних, сучасних клад. Крім того, найраніше відокремлені філогенетичні лінії зовсім не обов'язково зберігають анцестральні морфологічні ознаки (або, тим більше, комплекс таких ознак) [27] — це залежить від подальшої еволюційної долі клади.

Отже, висока спеціалізація представників родини не завжди означає, що родина є еволюційно молододу групою. Це пояснює і надзвичайне морфологічне різноманіття орхідних, і багато їх біогеографічних особливостей: ця група, завдяки своїм успішним еволюційним новаціям (ключовим ароморфозам) просто мала достатньо часу для дивергентної еволюції, спеціалізації, а також для майже всесвітнього розселення як за вікаріантними, так і за дисперсалістськими сценаріями.

Основні філогенетичні гілки та внутрішньородинні підрозділи *Orchidaceae*

Коротку історію таксономічних досліджень родини *Orchidaceae* детально висвітлено у відомих узагальнюючих джерелах [4, 6, 32 та ін.], тому немає потреби повторювати її тут. Наведемо лише дані про основні результати новітніх філогенетичних досліджень основних груп родини. Заслуговують на увагу результати філогенетичного клади-стичного аналізу на основі морфологічних ознак [18, 36, 65], але далі основну увагу ми приділимо саме молекулярно-філогенетичним публікаціям.

Підродина *Apostasioideae* складається лише з двох родів: *Apostasia* Blume та *Neuwiedia* Blume, причому ці роди відповідають двом чітко виділеним монофілетичним клатам у межах підродини [48]. Тобто ці роди є природними філогенетичними групами, але виділяти обидва роди в окрему родину *Apostasiaceae* (або навіть виділяти кожен з цих родів у окрему однородову родину — *Apostasiaceae* та *Neuwiediaceae*) недоцільно з огляду на близьку спорідненість і значну подібність цих рослин з "типовими" орхідеями. Недавні дослідження показали, що рід *Neuwiedia* з підродини *Apostasioideae* має протокорм орхідного типу [51]. Представники *Apostasioideae* характеризуються також й іншими типовими для *Orchidaceae* рисами, а тому більшість авторів нині приймає родину орхідних у широкому обсязі, включаючи *Apostasioideae*.

Заслуговують на увагу результати клади-стичного філогенетичного аналізу [36], що ґрунтується на 71 морфологічних апоморфних ознаках 98 родів орхідних, результати якого опубліковано у 1999 р. (тобто тоді ж, коли і результати першого широкомасштабного молекулярно-філогенетичного аналізу родини в цілому [20]). Цей аналіз дав змогу вийти на консенсусну кладограму, в якій підродини *Apostasioideae*, *Cypripedioideae*, *Spiranθοideae* та *Epidendroideae* визнано як природні монофілетич-

ні гілки, а підродина *Orchidoideae* виявилася парафілетичною, оскільки у ній були вкорінені представники *Spiranθοideae*. Логічний вихід з цієї ситуації полягав у розширенні об'єму підродини *Orchidoideae* за рахунок включення групи "спірантоїдних" орхідей. Цікаво, що "ванілоїдні" орхідеї виявилися у цьому аналізі сестринською групою по відношенню до *Epidendroideae*, але Дж. Фройденштайн та Ф. Расмуссен [36] зазначають, що деякі ознаки або стани ознак "ванілоїдних" притаманні тільки для філогенетично базальних груп, зокрема *Apostasioideae*. Подальші дослідження не підтвердили близьку спорідненість *Vanilloideae* з *Epidendroideae*, але продемонстрували тісніший зв'язок цієї підродини саме з *Apostasioideae*.

Отже, раніше визнана підродина *Spiranθοideae* виявилася штучною поліфілетичною групою [66]. Більшість родів, які відносили до цієї підродини, ввійшли у сучасній системі до складу розширеної підродини *Orchidoideae* (переважно триби *Cranichideae*). Деяких інших представників *Spiranθοideae* (триба *Tropidieae*) було віднесено до *Epidendroideae* (див. рисунок). Значення морфологічних ознак вегетативних органів та квітки у систематиці орхідей було наочно продемонстровано на прикладі роду *Tropidia* Lindl. [36]. Це означає серед іншого, що верхівковий пиляк є не дуже надійною ознакою для систематики орхідних на рівні підродин чи навіть триб [37].

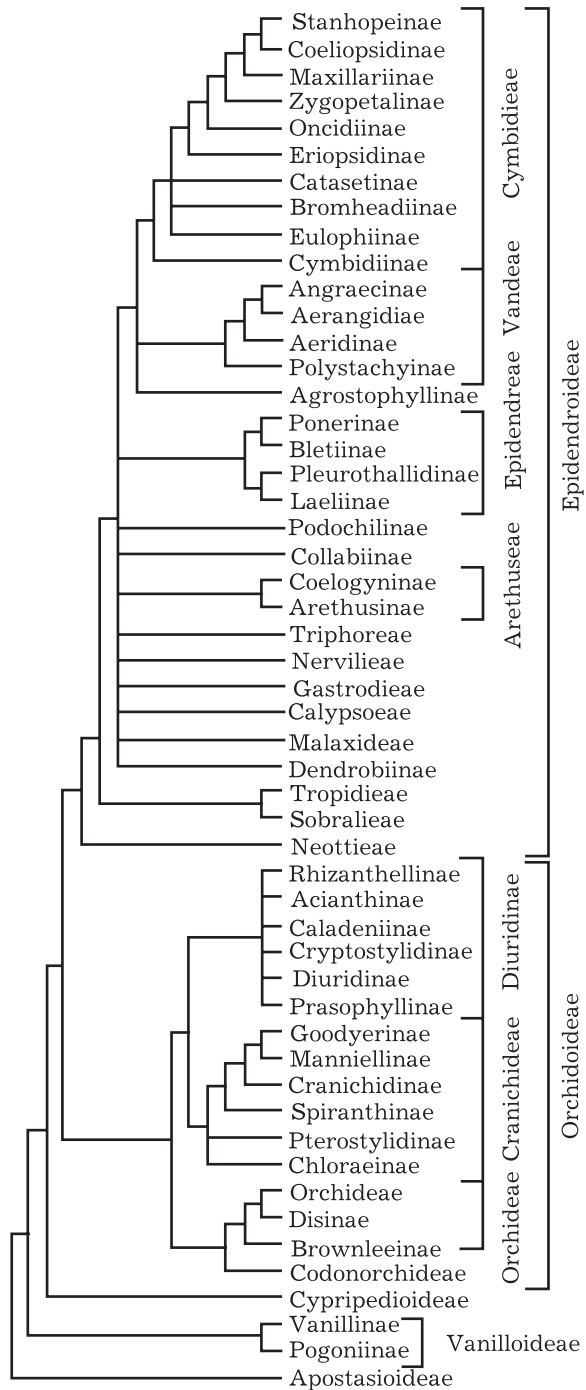
Виявилася поліфілетичною і триба *Diurideae* sensu Dressler [25], з якої довелося виключити кілька груп: дві підтриби, два роди тощо. Монофілетична триба *Diurideae* sensu restr. збереглася у звуженому обсязі у складі 13 клад, різні з яких відповідають підтрибам або окремим філогенетично ізольованим родам. Це лише два типові приклади того, що деякі виділені на основі морфологічних ознак надродові таксони (триби, підтриби тощо) при застосуванні молекулярно-філогенетичних методів виявилися досить штучними, філогенетично необґрунтованими групами.

Основний результат сучасних досліджень орхідних — виділення п'яти основних філогенетичних гілок, які запропоновано таксономічно співвідносити з підродинами (див. рисунок). Монофілію згаданих п'яти гілок добре підтверджено.

Як вже зазначалося вище, топологія філогенетичного дерева орхідних (*Apostasioideae* (*Vanilloideae* (*Cypripedioideae* (*Orchidoideae* (*Epidendroideae*)))) є на даний час добре підтвердженою, чому сприяли сучасні широкомасштабні філогенетичні дослідження. За останні роки такі дослідження було здійснено для багатьох груп орхідей, переважно на рівнях підродин, триб та підтриб. Більшість сучасних філогенетичних робіт характеризуються комплексним підходом: враховуються і комплексно аналізуються не лише результати молекулярних досліджень, а й морфологічні, біогеографічні та інші дані.

Як приклад наведемо роботу, в якій зроблено комплексний філогенетичний аналіз підтриби *Pogoniinae* (підродина *Vanilloideae*) на основі нуклеотидних послідовностей пластидного гена *rbcL*, спейсеру ядерної рибосомальної ДНК (ITS), морфологічних та біогеографічних даних [19]. Серед іншого, у цій роботі дається філогенетичне та історично-біогеографічне пояснення диз'юнктивного поширення тропічних південноамериканських та помірнширотних північноамериканських таксонів, а також класичної моделі диз'юнкції "схід Північної Америки — Східна Азія" у роді *Pogonia* Juss. Така картина поширення пояснюється міграцією на далекі відстані з півдня на північ, а також наступною міграцією у північно-західному напрямку через Берингію у третій (тертинному періоді).

Загальній філогенії орхідних присвячена низка ґрунтовних праць [20, 22, 35, 36]. У молекулярно-філогенетичному аспекті детально досліджені представники підродин *Apostasioideae* [48], *Vanilloideae* [19], *Cypripedioideae* [10, 26], *Orchidoideae* (у тому числі *Orchidinae* [14, 15, 44, 49, 58], *Cranichideae* [66], *Habenariinae* [14], *Diurideae* [25,



Загальна схема філогенетичних зв'язків у родині *Orchidaceae* за комбінованими молекулярними та морфологічними даними ([22])

50], *Diseae* [31] тощо), ***Epidendroideae*** (у тому числі *Arethuseae* [40], *Dendrobiinae* [80], *Laeliinae* [17], *Maxillarieae* [77], *Pleurothallidinae* [59, 60], *Vandeae* [37]).

Серед іншого, молекулярно-еволюційні дослідження довели, що епіфітність у орхідей виникла незалежно кілька разів і у різних групах, а походження родини пов'язано з наземними, а не епіфітними предками [56, 57].

Філогенетична систематика та номенклатура орхідей: деякі висновки і перспективи на майбутнє

Навіть побіжний погляд на кладограми у кількох цитованих публікаціях, присвячених переважно тропічним групам орхідей, свідчить про те, що у систематиці й номенклатурі певних груп драматичні зміни тільки починаються. Наприклад, нещодавно при молекулярно-філогенетичному дослідженні підтриби *Laeliinae* у комплексі з деякими модельними представниками інших підтриб (*Pleurothallidinae*, *Coeliinae*, *Meiracylliinae*, *Bletiinae*) підродини *Epidendroideae* було показано [17], що такі широковідомі та часто вирощувані у культурі роди, як *Cattleya* Lindl., *Epidendrum* L. та *Laelia* Lindl. є поліфілетичними. Очевидно, доведеться ці збірні роди розділяти на природніші монофілетичні групи родового рангу, а деякі види переносити до інших родів, що призведе до численних нових номенклатурних комбінацій.

Наступний приклад є ще більш вражаючим, оскільки у цьому випадку молекулярно-філогенетичний аналіз був поєднаний в одній статті з номенклатурними новаціями [59]. Філогенетичний аналіз комплексу нуклеотидних послідовностей (ITS, *trnL*, *trnL-F*, *matK*) більше ніж 180 таксонів підтриби *Pleurothallidinae* чітко продемонстрував, що рід *Pleurothallis* R. Br. у традиційному розумінні є надзвичайно поліфілетичним і має бути розділений на кілька природніших таксонів, а номенклатурне оформлення нової класифікації вимагає кількох **сотень** нових комбінацій у різних родах підтриби (*Acianthera* Scheidw., *Anathallis* Barb.

Rodr., *Andinia* (Luer) Luer, *Anthereon* Pridgeon & M.W. Chase, *Diodonopsis* Pridgeon & M.W. Chase, *Phloeophila* Hoehne & Schltr., *Specklinia* Lindl., *Stelis* Sw. та ін.) [59].

Враховуючи величезну кількість описаних у родині *Orchidaceae* природних та штучних гібридів (у тому числі й міжродових), навіть важко уявити, для скількох з них знадобляться нові комбінації та нові назви. Перенесення хоча б одного батьківського виду певного гібрида до іншого роду вимагатиме відповідної номенклатурної корекції назви самого гібрида. Зміни на родовому та видовому рівнях зумовлюють зміни у номенклатурі численних внутрішньовидових таксонів (підвидів, різновидностей, форм) і нототаксонів, що, без сумніву, зачепить і номенклатуру численних економічно важливих і ширококультивованих орхідей.

З вищенаведених прикладів можна зробити кілька висновків. По-перше, широке розповсюдження морфологічних паралелізмів серед орхідних не завжди дає змогу створити стабільну та надійну філогенетичну класифікацію на основі лише морфологічних ознак. По-друге, морфологічна відокремленість або унікальність тієї чи іншої групи не завжди корелює з її філогенетичною відокремленістю. Це означає, що молекулярно-філогенетичні методи у даній групі особливо важливі, оскільки часто дозволяють вийти на "приховані" філогенетичні закономірності.

З огляду на наведені приклади і кладограму (див. рисунок) стає очевидним, що потрібні подальші дослідження, сфокусовані на особливо проблемних таксонах, які ще не було спеціально вивчено, особливо увагу слід приділити тим групам, для яких чіткого філогенетичного рішення поки що не існує (тобто там, де на сучасних філогенетичних схемах чи консенсусних кладограмах здебільшого відмічається політомія, або якщо певні клади мають низьку підтримку).

Немає сумніву у тому, що орхідні й надалі залишатимуться популярними й надзвичайно цікавими об'єктами філогенетич-

ної систематики. У зв'язку з цим виникає запитання: чи можуть вітчизняні дослідники долучитися до цих студій, з очевидних причин не маючи змоги використовувати молекулярно-філогенетичні методи. Нині існують широкі можливості застосовувати результати вивчення морфологічних ознак для еволюційно-морфологічного обґрунтування тих клад і груп, які вже було виділено на основі молекулярно-філогенетичних досліджень. Актуальним лишаються такі напрями, як пошук морфологічних синапоморфій для даних клад, інтерпретація сучасного поширення орхідних з урахуванням даних філогенії та історичної біогеографії. Це дозволить виявити закономірності і шляхи еволюції та розселення у межах цієї надзвичайно цікавої родини.

1. Антонов А.С. Основы геносистематики высших растений. — М.: МАИК "Наука/Интерпериодика", 2000. — 135 с.
2. Доуэльд А.Б. Prosyllabus Tracheophytorum. Опыт системы сосудистых растений (Tracheophyta). — М.: ГЕОС, 2001. — lxxx + 110 с.
3. Ней М., Кумар С. Молекулярная эволюция и филогенетика / Пер. с англ. — К.: КВЦ, 2004. — 418 с.
4. Собко В.Г. Орхідеї України. — К.: Наук. думка, 1989. — 192 с.
5. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
6. Черевченко Т.М., Кушнір Г.П. Орхідеї в культурі. — К.: Наук. думка, 1986. — 198 с.
7. Шипунов А.Б. Система цветковых растений: синтез традиционных и молекулярно-генетических подходов // Журн. общ. биол. — 2003. — 64, № 6. — С. 501—509.
8. Шнеер В.С. Краткий очерк способов получения, обработки и трактовки данных по последовательностям ДНК в систематике растений. I. Выделение и секвенирование ДНК; выравнивание последовательностей // Ботан. журн. — 2005. — 90, № 1. — С. 3—18.
9. Шнеер В.С. Краткий очерк способов получения, обработки и трактовки данных по последовательностям ДНК в систематике растений. II. Методы построения филогенетических деревьев и оценки их достоверности; о выборе таксонов и последовательностей ДНК для анализа // Ботан. журн. — 2005. — 90, № 3. — С. 304—332.

10. Albert V. Cladistic relationships of the slipper orchids (Cypripedoideae: Orchidaceae) from congruent morphological and molecular data // Lindleyana. — 1994. — Vol. 9. — P. 115—132.
11. Angiosperm Phylogeny Group (APG). An ordinal classification for the families of flowering plants // Ann. Missouri Bot. Garden. — 1998. — Vol. 85. — P. 531—553.
12. Angiosperm Phylogeny Group II (APG II). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linnean Soc. — 2003. — Vol. 141. — P. 399—436.
13. Antonov A.S. Genosystematics: from E. Chargaff and A.N. Belozersky to the present // Molecular Biology (Transl. of: Molekulyarnaya Biologiya). — 2005. — Vol. 39. — P. 581—589.
14. Bateman R.M., Hollingsworth P.M., Preston J. et al. Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae) // Bot. J. Linnean Soc. — 2003. — Vol. 142. — P. 1—40.
15. Bateman R.M., Pridgeon A.M., Chase M.W. Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and taxonomic revision to achieve monophyly of *Orchis* sensu stricto // Lindleyana. — 1997. — Vol. 12. — P. 113—141.
16. Benzing D.H. Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity // Ann. Missouri Bot. Garden. — 1987. — Vol. 74. — P. 182—204.
17. Van den Berg C., Higgins W.E., Dressler R.L. et al. A phylogenetic analysis of Laeliinae (Orchidaceae) based on sequence data from internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA // Lindleyana. — 2000. — Vol. 15. — P. 96—114.
18. Burns-Balogh P., Funk V.A. A phylogenetic analysis of the Orchidaceae // Smithsonian Contributions to Botany. — 1986. — Vol. 61. — P. 1—79.
19. Cameron K.M., Chase M.W. Phylogenetic relationships of Pogoniinae (Vanilloideae, Orchidaceae): an herbaceous example of the eastern North America-eastern Asia phytogeographic disjunction // J. Plant Res. — 1999. — Vol. 112. — P. 317—329.
20. Cameron K.M., Chase M.W., Whitten W.M. et al. A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: evidence from *rbcL* nucleotide sequences // Amer. J. Bot. — 1999. — Vol. 86. — P. 208—224.
21. Chase M.W. Monocot relationships: an overview // Amer. J. Bot. — 2004. — Vol. 91. — P. 1645—1655.
22. Chase M.W. Classification of Orchidaceae in the age of DNA data // Curtis's Bot. Mag. — 2005. — Vol. 22. — P. 2—7.
23. Chase M.W., Fay M.F., Savolainen V. Higher-level classification in the angiosperms: new insights

from the perspective of DNA sequence data // *Taxon*. — 2000. — Vol. 49. — P. 685—704.

24. Chase M.W., Soltis D.E., Olmstead R.G. et al. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL* // *Ann. Missouri Bot. Garden*. — 1993. — Vol. 80. — P. 528—580.

25. Clements M.A., Jones D.L., Sharma I.K. et al. Phylogenetics of Diurideae (Orchidaceae) based on the internal transcribed spacer (ITS) regions of nuclear ribosomal DNA // *Lindleyana*. — 2002. — Vol. 17. — P. 135—171.

26. Cox A.V., Pridgeon A.M., Albert V.A., Chase M.W. Phylogenetics of the slipper orchids (Cypripedioideae, Orchidaceae): nuclear rDNA ITS sequences // *Plant Syst. Evol.* — 1997. — Vol. 208. — P. 197—223.

27. Crisp M.D., Cook L.G. Do early branching lineages signify ancestral traits? // *Trends in Ecology and Evolution*. — 2005. — Vol. 20. — P. 122—128.

28. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. — 2nd edition. — Bronx, New York: New York Botanical Garden, 1988. — viii + 555 p.

29. Dahlgren R. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics // *Nordic J. Bot.* — 1983. — Vol. 3. — P. 119—149.

30. Dahlgren G. An updated angiosperm classification // *Bot. J. Linnean Soc.* — 1989. — Vol. 100. — P. 197—203.

31. Douzery E.J.P., Pridgeon A.M., Kores P. et al. Molecular phylogenetics of Diurideae (Orchidaceae): a contribution from nuclear ribosomal ITS sequences // *Amer. J. Bot.* — 1999. — Vol. 86. — P. 887—899.

32. Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. — Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. — 278 p.

33. Duvall M.R., Clegg M.T., Chase M.W. et al. Phylogenetic hypotheses for the monocotyledons constructed from *rbcL* sequences // *Ann. Missouri Bot. Garden*. — 1993. — Vol. 80. — P. 607—619.

34. Duvall M.R., Learn G.H., Eguiarte L.E., Clegg M.T. Phylogenetic analysis of *rbcL* sequences identifies *Acorus calamus* as the primal extant monocotyledon // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* — 1993. — Vol. 90. — P. 4641—4644.

35. Freudenstein J.V., van den Berg C., Goldman D.H. et al. An expanded plastid DNA phylogeny of Orchidaceae and analysis of jackknife branch support strategy // *Amer. J. Bot.* — 2004. — Vol. 91. — P. 149—157.

36. Freudenstein J.V., Rasmussen F.N. What does morphology tell us about orchid relationships? — A cladistic analysis // *Amer. J. Bot.* — 1999. — Vol. 86. — P. 225—248.

37. Freudenstein J.V., Harris E.M., Rasmussen F.N. The evolution of anther morphology in

orchids — incumbent anthers, superposed pollinia, and the vandoid complex // *Amer. J. Bot.* — 2002. — Vol. 89. — P. 1747—1755.

38. Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: Evidence on the emergence of monocotyledons // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* — 2004. — Vol. 101. — P. 16565—16570.

39. Gandolfo M.A., Nixon K.C., Crepet W.L. et al. Oldest known fossils of monocotyledons // *Nature*. — 1998. — Vol. 394. — P. 532—533.

40. Goldman D., Freudenstein J., Kores P. et al. Phylogenetics of Arethuseae (Orchidaceae) based on plastid *matK* and *rbcL* sequences // *Syst. Bot.* — 2001. — Vol. 26. — P. 670—695.

41. Goremykin V.V., Hirsch-Ernst K.I., Wölfl S., Hellwig F.H. Analysis of the *Amborella trichopoda* chloroplast genome sequence suggests that *Amborella* is not a basal angiosperm // *Mol. Biol. Evol.* — 2003. — Vol. 20. — P. 1499—1505.

42. Goremykin V.V., Hirsch-Ernst K.I., Wölfl S., Hellwig F.H. The chloroplast genome of *Nymphaea alba*: whole-genome analyses and the problem of identifying the most basal angiosperm // *Mol. Biol. Evol.* — 2004. — Vol. 21. — P. 1445—1454.

43. Goremykin V.V., Holland B., Hirsch-Ernst K.I., Hellwig F.H. Analysis of *Acorus calamus* chloroplast genome and its phylogenetic implications // *Mol. Biol. Evol.* — 2005. — Vol. 22. — P. 1813—1822.

44. Hedrén M., Fay M.F., Chase M.W. Amplified fragment length polymorphisms (AFLP) reveal details of polyploid evolution in *Dactylorhiza* (Orchidaceae) // *Amer. J. Bot.* — 2001. — Vol. 88. — P. 1868—1880.

45. Janssen T., Bremer K. The age of major monocot groups inferred from 800+ *rbcL* sequences // *Bot. J. Linnean Soc.* — 2004. — Vol. 146. — P. 385—398.

46. Johnson S.D., Brown M. Transfer of pollinaria on birds' feet: a new pollination system in orchids // *Plant Syst. Evol.* — 2004. — Vol. 244. — P. 181—188.

47. Judd W.S., Campbell C.S., Kellogg E.A. et al. *Plant systematics: a phylogenetic approach*. — 2nd ed. — Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, Inc., 2002. — xvi + 576 p.

48. Kocyan A., Qiu Y.-L., Endress P. K., Conti E. A phylogenetic analysis of Apostasioideae (Orchidaceae) based on ITS, *trnL-F* and *matK* sequences // *Plant Syst. Evol.* — 2004. — Vol. 247. — P. 203—213.

49. Kores P.J., Cameron K.M., Molvray M., Chase M.W. The phylogenetic relationships of Orchidoideae and Spiranthoideae (Orchidaceae) as inferred from *rbcL* plastid sequences // *Lindleyana*. — 1997. — Vol. 12. — P. 1—11.

50. Kores P.J., Molvray M., Weston P.H. et al. A phylogenetic analysis of Diurideae (Orchidaceae)

based on plastid DNA sequence data // Amer. J. Bot. — 2001. — Vol. 88. — P. 1903—1914.

51. Kristiansen K.A., Rasmussen F.N., Rasmussen H.N. Seedlings of *Neuwiedia* (Orchidaceae subfamily Apostasioideae) have typical orchidaceous mycotrophic protocorms // Amer. J. Bot. — 2001. — Vol. 88. — P. 956—959.

52. Magallón S.A., Sanderson M. J. Absolute diversification rates in angiosperm clades // Evolution. — 2001. — Vol. 55. — P. 1762—1780.

53. Magallón S.A., Sanderson M. J. Angiosperm divergence times: the effect of genes, codon positions, and time constraints // Evolution. — 2005. — Vol. 59. — P. 1653—1670.

54. McCormick M.K., Whigham D.F., O'Neill J. Mycorrhizal diversity in photosynthetic terrestrial orchids // New Phytol. — 2004. — Vol. 163. — P. 425—438.

55. Nazarov V.V., Gerlach G. The potential seed productivity of orchid flowers and peculiarities of their pollination systems // Lindleyana. — 1997. — Vol. 12. — P. 188—204.

56. Neyland R., Urbatsch L.E. A terrestrial origin for the Orchidaceae suggested by a phylogeny inferred from *ndhF* chloroplast gene sequences // Lindleyana. — 1995. — Vol. 10. — P. 244—251.

57. Neyland R., Urbatsch L.E. Phylogeny of subfamily Epidendroideae (Orchidaceae) inferred from *ndhF* chloroplast gene sequences // Amer. J. Bot. — 1996. — Vol. 83. — P. 1195—1206.

58. Pridgeon A.M., Bateman R.M., Cox A.V. et al. Phylogenetic of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato // Lindleyana. — 1997. — Vol. 12. — P. 89—109.

59. Pridgeon A.M., Chase M.W. A phylogenetic reclassification of Pleurothallidinae (Orchidaceae) // Lindleyana. — 2001. — Vol. 16. — P. 235—271.

60. Pridgeon A.M., Solano R., Chase M.W. Phylogenetic relationships in Pleurothallidinae (Orchidaceae): combined evidence from nuclear and plastid DNA sequences // Amer. J. Bot. — 2001. — Vol. 88. — P. 2286—2308.

61. Reveal J.L. New supraordinal names and recognition of five classes in Magnoliophyta // Phytologia. — 1994. — Vol. 76. — P. 1—7.

62. Reveal J.L. Index Nominum Supragenerorum Plantarum Vascularium / International Association for Plant Taxonomy & Norton-Brown Herbarium at the University of Maryland. 1995 — onward. — <http://www.life.umd.edu/emeritus/reveal/pbio/WWW/supragen.html>

63. Reveal J.L., Pires J.C. Phylogeny and classification of the monocotyledons: an update // Flora of

North America north of Mexico / Ed. by FNA Editorial Committee. — New York & Oxford: Oxford University Press, 2002. — Vol. 26. Magnoliophyta: Liliales: Liliales and Orchidales. — P. 3—36.

64. Royal Botanic Gardens, Kew. Monocot Checklist. 2004-onwards. Published on the Internet. — <http://www.rbgekew.org.uk/data/monocots>

65. Rudall P.J. Unique floral structures and iterative evolutionary themes in Asparagales: Insights from a morphological cladistic analysis // Bot. Review. — 2002. — Vol. 68. — P. 488—509.

66. Salazar G.A., Chase M.W., Soto Arenas M.A., Ingrouille M. Phylogenetics of Cranichideae with emphasis on Spiranthinae (Orchidaceae, Orchidoideae): evidence from plastid and nuclear DNA sequences // Amer. J. Bot. — 2003. — Vol. 90. — P. 777—795.

67. Sanderson M.J., Doyle J.A. Sources of error and confidence intervals in estimating the age of angiosperms from *rbcL* and 18S rDNA data // Amer. J. Bot. — 2001. — Vol. 88. — P. 1499—1516.

68. Savolainen V., Chase M.W. A decade of progress in plant molecular phylogenetics // Trends in Genetics. — 2003. — Vol. 19. — P. 717—724.

69. Soltis D.E., Albert V.A., Savolainen V. et al. Genome-scale data, angiosperm relationships, and ending incongruence: a cautionary tale in phylogenetics // Trends in Plant Science. — 2004. — Vol. 9. — P. 477—483.

70. Soltis D.E., Soltis P.S. Amborella NOT a "basal angiosperm"? Not so fast // Amer. J. Bot. — 2004. — Vol. 91. — P. 997—1001.

71. Soltis D.E., Soltis P.S., Chase M.W. et al. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences // Bot. J. Linnaean Soc. — 2000. — Vol. 133. — P. 381—461.

72. Soltis P.S., Soltis D.E. The origin and diversification of angiosperms // Amer. J. Bot. — 2004. — Vol. 91. — P. 1614—1626.

73. Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. — New York: Columbia Univ. Press, 1997. — 663 p.

74. Tamura M.N., Yamashita J., Fuse Sh., Hara-guchi M. Molecular phylogeny of monocotyledons inferred from combined analysis of plastid *matK* and *rbcL* gene sequences // J. Plant Res. — 2004. — Vol. 117. — P. 109—120.

75. Thorne R.F. Classification and geography of the flowering plants // Bot. Review. — 1992a. — Vol. 58. — P. 225—348.

76. Thorne R.F. An updated phylogenetic classification of the flowering plants // Aliso. — 1992b. — Vol. 13. — P. 365—389.

77. Whitten W.M., Williams N.H., Chase M.W. Subtribal and generic relationships of Maxillarieae (Orchidaceae) with emphasis on Stanhopeinae: com-

bined molecular evidence // Amer. J. Bot. — 2000. — Vol. 87. — P. 1842—1856.

78. Wikström N., Savolainen V., Chase M.W. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree // Proc. Royal Soc. London, ser. B, Biol. Sciences. — 2001. — Vol. 268. — P. 2211—2220.

79. Wu Zheng-Yi, Lu An-Ming, Tang Yan-Cheng et al. Synopsis of a new "polyphyletic-polychronic-polytopic" system of the angiosperms // Acta Phytotaxonomica Sinica. — 2002. — Vol. 40. — P. 289—322.

80. Yukawa T., Ohba H., Cameron K.M., Chase M.W. Chloroplast DNA phylogeny of subtribe Dendrobiinae (Orchidaceae): Insights from a combined analysis based on *rbcL* sequences and restriction site variation // J. Plant Res. — 1996. — Vol. 109. — P. 169—176.

Рекомендував до друку
В.Г. Собко

С.Л. Мосякин¹, Л.И. Буюн²

¹ Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
НАН Украины, Украина, г. Киев

² Национальный ботанический сад
им. Н.Н. Гришко НАН Украины,
Украина, г. Киев

СОВРЕМЕННЫЕ ВЗГЛЯДЫ НА ФИЛОГЕНИЮ И ПОЛОЖЕНИЕ СЕМЕЙСТВА ORCHIDACEAE JUSS. В СИСТЕМЕ ОДНОДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

Представлен краткий обзор современных публикаций, посвященных филогении и систематике семейства *Orchidaceae* Juss., с учетом данных молекулярной филогенетики. Современные методы молекулярной систематики и филогенетики являются мощными методами исследований, которые позволили прояснить многие проблемы в филогенетической систематике орхидей. В новых филогенетических системах (APG, APG II и др.) *Orchidaceae* включены в расширенный порядок *Asparagales* (наиболее вероятно, в основании этой клады) или рядом с ним. Последние оценки возраста основных групп покрытосеменных растений выявили довольно неожиданные результаты, свидетельствующие о том, что филогенетическая ветвь орхидей может быть одной из древнейших клад современных однодольных (по оценке метода "молекулярных часов" — около 110 млн лет). Предки орхидей, вероятно, были наземными растениями, а эпифитизм возникал в семействе многократно и независимо в разных группах. Принятая в настоящее время топология филогенетического дерева *Or-*

chidaceae указывает на существование пяти основных клад, соответствующих подсемействам *Apostasioideae*, *Vanilloideae*, *Cypripedioideae*, *Orchidoideae*, *Epidendroideae*. Многие традиционно признанные роды оказались полифилетическими или парафилетическими группами, что обусловило необходимость многочисленных таксономических и номенклатурных изменений. Для объяснения новой молекулярно-филогенетической концепции в пределах *Orchidaceae* необходимы специальные исследования морфологических, биогеографических и других особенностей критических таксонов.

S.L. Mosyakin¹, L.I. Buyun²

¹ M.G. Kholodny Institute of Botany,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

² M.M. Gryshko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

MODERN VIEWS ON PHYLOGENY OF ORCHIDACEAE JUSS. AND THE POSITION OF THE FAMILY IN THE SYSTEMS OF MONOCOTS

The article provides an overview of recent publications devoted to phylogeny and taxonomy of the family *Orchidaceae* Juss., with a special reference to molecular phylogenetics. Modern methods of molecular taxonomy and phylogenetics are powerful tools that clarified many long-debated problems in phylogenetic systematics of orchids. In the recent phylogenetic systems (APG, APG II and others) *Orchidaceae* are placed in or near the extended order *Asparagales*, most probably at the base of the asparagalean clade. Recent age estimations for major angiosperm groups yielded rather unexpected results indicating that the orchid clade might be among the most ancient clades of extant monocots (molecular clock estimations at ca. 110 millions years). Ancestral orchids were probably terrestrial plants, and the epiphytic habit developed in the family many times and independently in different groups. The currently accepted topology of the phylogenetic tree of *Orchidaceae* indicates five major clades corresponding to subfamilies *Apostasioideae*, *Vanilloideae*, *Cypripedioideae*, *Orchidoideae*, *Epidendroideae*. Many traditionally accepted genera proved to be polyphyletic or paraphyletic, which will result in many taxonomic and nomenclatural changes. Special studies of morphological, biogeographical and other peculiarities of critical taxa are needed to explain the newly discovered molecular phylogenetic patterns in orchids.