



С.Л. МОСЯКІН, І.А. ТИМЧЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
Вул. Терещенківська, 2, Київ, МСП-1, 01601, Україна
syst@botany.kiev.ua

**ОГЛЯД НОВІТНІХ ТАКСОНОМІЧНИХ
І НОМЕНКЛАТУРНИХ ЗМІН,
ЩО СТОСУЮТЬСЯ ПРЕДСТАВНИКІВ
РОДИНИ *ORCHIDACEAE* ФЛОРИ УКРАЇНИ**

Ключові слова: Orchidaceae, Orchis, Anacamptis, Neotinea, Gymnadenia, Dactylorhiza, Himantoglossum, *систематика, філогенія, номенклатура*

Вступ

Представники *Orchidaceae* вважаються вразливими через низку причин, зокрема їх біологічні особливості (симбіомікотрофний спосіб живлення, складний життєвий цикл, специфічні способи запилення, дрібні насінини, вузькі еколого-ценотичні спектри тощо). Серед орхідей України представлені надзвичайно рідкісні (відомі на нашій території лише з одного або кількох локалітетів) і вразливі види. Всі види родини флори України занесені до «Червоної книги України» і підлягають охороні [9, 12, 13 тощо]. Хоча окремі види орхідних нині представлені в Україні досить чисельними популяціями, яким поки що не загрожує безпосередня небезпека (принаймні у деяких регіонах), очевидно, до нового видання «Червоної книги України» ввійдуть усі або майже всі види *Orchidaceae* нашої флори.

У процесі підготовки матеріалів для третього видання «Червоної книги України» стало очевидним, що номенклатура і систематичне положення багатьох видів зазнали значних змін, що й має бути відображено у новому виданні. Новітні таксономічні та номенклатурні зміни на рівні родів здебільшого зумовлені результатами недавніх молекулярно-філогенетичних досліджень. Дана стаття, не претендуючи на всеосяжність, містить коротке зведення цих змін, які не обійшли і представників *Orchidaceae* флори України, переважно у номенклатурному аспекті. Ми також намагаємося привернути увагу українських флористів та систематиків до деяких маловідомих та вартих уваги таксонів орхідних нашої флори.

Зазначимо, що завдяки прогресу молекулярно-філогенетичних досліджень загальна система родини *Orchidaceae* була значно вдосконалена, хоча до повної і несуперечливої картини на видовому та навіть родовому рівнях ще далеко. Зокрема, філогенетичні дослідження родини у цілому виявили картину загальної диференціації та еволюції представників основних клад у її межах, а також дали змогу запропонувати нову систему *Orchidaceae* на рівнях підродин, триб і підтриб [15, 20, 21 та ін.]. Детальніше різні аспекти загальної філогенії *Orchidaceae* та місце цієї родини у філогенетичній системі одноподольних розглядатимуться у статті С.Л. Мосякіна та Л.І. Буюн (у друці).

Поліфілія *Orchis* L. sensu lato та розділення комплексу на три монофілетичні роди

Дослідження нуклеотидних послідовностей внутрішнього транскрибованого спейсера (ITS — Internal Transcribed Spacer, nuclear rDNA) представників підтриби *Orchidinae*, а також роботи із застосуванням інших послідовностей ДНК та молекулярних маркерів [14—16, 40 та ін.] допомогли переконливо довести поліфілію *Orchis* L. у його традиційному розумінні. Інакше кажучи, у межах традиційного «роду» *Orchis* виявилися три філогенетичні гілки, більш відокремлені одна від одної, ніж від деяких інших визнаних родів. Частина видів, які раніше відносили до *Orchis*, виділилася в одній кладі разом з *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., друга частина видів опинилася поряд з родом *Neotinea* Rchb. f., а третя (до якої належить тип роду *Orchis militaris* L.) сформувала власне ту кладу, за якою залишається родова назва *Orchis sensu stricto*. Остання кладка є сестринською до кладки роду *Serapias* L., що підтверджується морфологічними ознаками та існуванням міжродових гібридів (\times *Serapicamptis* Godfrey, 1921. J. Bot., 59: 57; *Serapias* \times *Anacamptis* Rich.).

Морфологічні відміни родів *Orchis*, *Anacamptis* та *Neotinea* у їх новому розумінні досить нечіткі [14, 15, 50] і потребують уточнення, а тому актуальним є пошук додаткових синапоморфних ознак представників цих клад, до чого можуть долучитися й вітчизняні дослідники.

Наводимо номенклатурні цитації видів флори України, що були перенесені з *Orchis* s. l. до *Neotinea*:

Neotinea tridentata (Scop.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, 1997, Lindleyana, 12(3): 122. — *Orchis tridentata* Scop. 1772, Flora Carn., ed. 2, 2: 190.

Neotinea ustulata (L.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, 1997, *Lindleyana*, 12(3): 122. — *Orchis ustulata* L. 1753, Sp. Pl.: 941.

Оскільки деякі види нашої флори «перейшли» з *Orchis* до *Anacamptis*, нині визнані їхні назви та основна синоніміка наведені нижче:

Anacamptis coriophora (L.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, 1997, *Lindleyana*, 12(3): 120. — *Orchis coriophora* L. 1753, Sp. Pl.: 940.

Anacamptis fragrans (Pollini) R.M. Bateman, 2003, *Bot. J. Linn. Soc.* 142(1): 12. — *Orchis fragrans* Pollini, 1811, *Elém. Bot.* 2: 157. — *Anacamptis coriophora* subsp. *fragrans* (Pollini) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, 1997, *Lindleyana*, 12(3): 120. — *Orchis cassidea* M. Bieb. 1819, *Fl. Taur.-Cauc.* 3: 600.

Anacamptis laxiflora (Lam.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, 1997, *Lindleyana*, 12(3): 120. — *Orchis laxiflora* Lam. 1778, *Fl. Fr.* 3: 504.

Anacamptis morio (L.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, 1997, *Lindleyana*, 12(3): 120. — *Orchis morio* L. 1753, Sp. Pl.: 940.

Anacamptis palustris (Jacq.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, 1997, *Lindleyana*, 12(3): 120. — *Orchis palustris* Jacq. 1786, *Collect. Bot.* 1: 75.

Anacamptis picta (Loisel.) R.M. Bateman, 2003, *Bot. J. Linn. Soc.*, 142(1): 12. — *Orchis picta* Loisel. 1827, *Mém. Soc. Linn. Paris.* 6(2): 431. — *Anacamptis morio* subsp. *picta* (Loisel.) Jacquet et Scappat. 2003, *Répartit. Orchid. Sauvages France*, 3e éd., 3e mise à jour 7.

Наводимо нову комбінацію для описаного з території України таксона, який ще не було переведено до роду *Anacamptis*:

Anacamptis coriophora (L.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase subsp. *nervulosa* (Sakalo) Mosyakin et Tymchenko, comb. nov.

Базіонім: *Orchis nervulosa* Sakalo, 1941, *Труди Ін-ту ботан. Харк. ун-ту*, 4: 194. — *Orchis coriophora* L. var. *nervulosa* (Sakalo) Bordz. 1950, *Фл. УРСР*, 3: 382. — *Orchis coriophora* L. subsp. *nervulosa* (Sakalo) Soó, 1969, *Ann. Univ. Sci. Budapest (Biol.)*, 11: 63.

Даний вид був описаний з околиць с. Козаровичі, що біля Димера Київської обл. [10] і наводився також для Чернігівської (Любеч) та Черкаської (Канів) областей [8—10, 12, 13]. Він, безперечно, дуже близький до *Anacamptis coriophora* s. str. і розглядався деякими авторами як підвид або різновидність *Orchis coriophora* [7, 11]. Ознаки *A. coriophora* subsp. *coriophora* та subsp. *nervulosa* значною мірою перекриваються. Проте для останнього таксона як діагностичні були вказані такі ознаки: квітки без виразного запаху або, можливо, з ледь чутним приємним запахом (квітки subsp. *coriophora* мають неприємний запах клопів), наявність трьох виразних темних жилок (а не одної) принаймні на нижніх приквітках, дещо більші за розмірами частини оцвітини (однак наведені автором виду та іншими авторами межі варіації перекриваються) та вужчі листки.

На жаль, типовий матеріал *Orchis nervulosa* знайти поки що не вдалося, а тому цей таксон потребує подальших досліджень та пошуків популяцій у природі. Проте, враховуючи традицію визнання «вузьких» видів і численних

внутрішньовидових категорій у європейській орхідології та природоохоронній практиці, а також те, що *O. nervulosa* був визнаний (у ранзі виду або підвиду) у кількох базових «флорах», визначниках та зведеннях [8, 11, 12], ми вважаємо за доцільне перевести його до *Anacamptis*. Очевидно, цей таксон не менш відокремлений, аніж численні визнані у європейських зведеннях «мікрОВИДИ» таких родів, як, наприклад, *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski або *Epipactis* Crantz.

Запропонована номенклатурна зміна також виправдана з погляду охорони біорізноманітності, оскільки даний таксон був визнаний за окремий вид у двох виданнях «Червоної книги України» [9, 13] і має бути принаймні згаданий у її третьому виданні. Визнання «вузьких» рас у практиці охорони рослинного світу є часто практично виправданим, оскільки слід зберігати як видову, так і внутрішньовидову різноманітність. Окрім того, ми вважаємо, що «закривати» таксономічно проблемні червонокнижні види або внутрішньовидові таксони можна лише за умови наявності чітких і незаперечних систематичних доказів на користь такого рішення [34].

***Himantoglossum* Spreng., *Comperia* K.Koch, *Steveniella* Schltr.: три, два чи один рід?**

За результатами як морфологічних, так і молекулярно-філогенетичних [15] досліджень, рід *Comperia* K. Koch нещодавно запропоновано приєднати до *Himantoglossum* Spreng. [15, 24], аналогічне рішення дискутувалося і для роду *Steveniella* Schltr. [15, 25]. Проте з наведених кладограм [15] видно, що у кладі *Steveniella* – *Comperia* – *Himantoglossum* (яка загалом є сестринською чи навіть базальною стосовно клади *Ophrys* – *Serapias* – *Anacamptis*) гілка *Steveniella* – базальна, а *Comperia* – сестринська група щодо *Himantoglossum sensu stricto* (включаючи сегрегатний рід *Barlia* Parl.). Отже, за бажання та вужчого розуміння обсягу родів родовий статус *Steveniella* та *Comperia* можна зберегти. При широкому ж розумінні роду *Himantoglossum* номенклатура *Comperia comperiana* і *Steveniella satyrioides* виглядатиме так:

Himantoglossum comperianum (Steven) P. Delforge, 1999, Nat. Belg., 80(3): 401. — *Comperia comperiana* (Steven) Asch. & Graebn. 1907, Syn. Mitteleur. Fl., 3: 620. — *Comperia taurica* K. Koch, 1849, Linnaea, 22: 287. — *Orchis comperiana* Steven, 1829, Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, 1: 259.

Himantoglossum satyrioides Spreng. 1826, Syst. Veget., 3: 694. — *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr., 1918, Fedde, Repert. Spec. Nov. Regni Veget. 15: 295. — *Orchis satyrioides* Steven, 1809, Mém. Soc. Imp. Nat. Moscou, 2: 176, nom. illeg., non L. 1789, Amoen. Acad. 6: 109.

Базіонімом назв *Steveniella satyrioides* та *Himantoglossum satyrioides* часто помилково вважають *Orchis satyrioides* Steven [8, 9, 11, 13], проте, як видно з наведеного цитування, остання назва є пізнішим омонімом *O. satyrioides* L., а тому К.П.Й. Шпренгель у цитованій вище праці не створив нову комбінацію на основі незаконної назви Х. Стевена, а валідизував нову назву для цього

таксона. Відповідно, автором назви *Himantoglossum satyrioides* є Шпренгель, а комбінація *Steveniella satyrioides* має цитуватися з авторством (Spreng.) Schltr., а не (Steven) Schltr.

Зауважимо, що навіть з кладистичної точки зору визнання самостійності *Steveniella* та/або *Comperia* є справою вибору, а назви для наших видів у роді *Himantoglossum*, власне, альтернативні до звичних назв *Steveniella satyrioides* та *Comperia comperiana*.

***Gymnadenia* R.Br. та *Nigritella* Rich.**

Каріологічні, морфологічні та хорологічні дослідження європейських представників *Nigritella* засвідчили, що вони формують складний еволюційний комплекс, у якому представлені як диплоїдні ($2n = 40$) статеві популяції, так і апоміктичні триплоїди ($2n = 60$), тетраплоїди ($2n = 80$) і навіть пентаплоїди ($2n = 100$) [47—49]. Очевидно, рослина, описана К. Ліннеєм під назвою *Satyrium nigrum* L. (базіонім *N. Nigra* (L.) Rchb. f.), є апоміктичним триплоїдом, поширеним у Швеції та Норвегії. Рослини Українських Карпат і прилеглих регіонів Румунії належать до *Nigritella carpatica* (Zapał.) Teppner, E. Klein et M. Zagulski [49], реліктового диплоїдного виду з червонуватими квітками, для якого характерне саме статеве розмноження.

Дані молекулярно-філогенетичних досліджень вказують на близьку спорідненість видів орхідей, котрих зазвичай відносили до родів *Gymnadenia* та *Nigritella* [15, 16, 40]. Тому пропонується об'єднати ці два роди під пріоритетною родовою назвою *Gymnadenia*. Цю точку зору нещодавно прийняли і монографи групи Х. Теппнер та Е. Кляйн [48], які запропонували нові номенклатурні комбінації, у тому числі й для українського виду. Нижче наводимо відповідну номенклатурну цитацію.

Gymnadenia carpatica (Zapał.) Teppner et E. Klein, 1998, *Phyton* (Austria), 38(1): 221. — *Nigritella carpatica* (Zapał.) Teppner, E. Klein et M. Zagulski, 1994, *Phyton* (Austria), 34(2): 171. — *Nigritella angustifolia* Rich. var. *carpatica* Zapał. 1908, *Consp. fl. Galic. crit.* 1: 215. — *Nigritella nigra* auct. non (L.) Rchb. f. — *Satyrium nigrum* auct. non L.

Як молекулярні [15], так і морфологічні [33] дослідження довели, що *Gymnadenia densiflora* (Wahlenb.) A. Dietr. насправді є цілком самостійним видом, філогенетично більш віддаленим від *G. conopsea* (L.) R. Br., аніж *G. odoratissima* (L.) Rich. Для Українських Карпат і для рівнинної частини України *G. densiflora* вже наводили, але здебільшого як підвид або різновидність, під назвами *G. conopsea* subsp. *densiflora* (Wahlenb.) K. Richt. 1890 (з авторством «(Wahlenb.) Camus» [11]) чи *G. conopsea* var. *densiflora* (Wahlenb.) Lindl. 1835 (з авторством «(Wahlenb.) Fries» [7] або ж як *G. conopsea* var. *densiflora* (Wahlenb.) Aver., comb. superfl. [6]). Отже, якщо навіть дотримуватися дуже широкої концепції виду, то є більше підстав приєднувати до *G. conopsea* саме *G. odoratissima*, але ніяк не *G. densiflora*. Останній вид, очевидно, набагато тісніше споріднений з групою видів, що розглядалися рані-

ше як рід *Nigritella*. Проте різні автори часто хибно розуміли *G. densiflora* і наводили під цією назвою (або як підвид чи різновидність) здебільшого великі рослини *G. conopsea*. Зокрема, сумнівними є вказівки *G. conopsea* var. *densiflora* для Київської обл. [7]. Таким чином, поширення *G. densiflora* в Україні потребує уточнення, стан популяції — детальних досліджень, а сам вид заслуговує на включення до нового видання «Червоної книги України». Крім того, вимагає ревізії весь родовий комплекс *Gymnadenia*, оскільки він виявився таксономічно складнішим, аніж здавалося раніше [23, 28, 33, 46]. Зокрема, потребують уточнення статус *G. alpina* (Rchb. f.) Czer. (*G. conopsea* subsp. *alpina* (Rchb. f.) Janch.) та ймовірне поширення цієї раси в Україні.

Об'єднання *Dactylorhiza* Necker ex Nevski та *Coeloglossum* Hartm.: філогенетична і номенклатурна проблема

Номенклатурна історія прийнятої тепер наукової назви пальчатокорінників є досить заплутаною (див. [42]). Нещодавні молекулярні дослідження засвідчили, що *Coeloglossum viride* (L.) Hartm. філогенетично глибоко вкорінений серед видів роду *Dactylorhiza* [15, 16, 22, 40]. Отже, визнання *Coeloglossum* Hartm. як окремого роду робить рід *Dactylorhiza* парафілетичним. Але це не є основною проблемою, особливо для практичних систематиків та флористів, які не завжди додержуються кладистичної методології та часто визнають парафілетичні таксони, щодо чого точилася жвава дискусія (див. [17—19, 36, 37]).

Ми також вважаємо, що у флористичній і таксономічній практиці визнання парафілетичних таксонів є часто неминучим, хоча б з прагматичного погляду, на чому вже переконливо наголошували Р. Брамміт [17, 18], Дж. Дігте і Б. Ліпскомб [27] та багато інших авторів. Разом з тим, збірні, поліфілетичні таксони (на зразок *Orchis* s. l. до його «переділу» на три роди) права на існування не мають. Єдиною логічною альтернативою у випадку з *Orchis* може бути хіба що розширення меж роду і включення до *Orchis* таких загальноновизнаних і морфологічно відокремлених родів, як *Ophrys* L., *Himantoglossum* s. l., *Serapias* L. та ще кількох інших, з чим більшість систематиків і флористів навряд чи погодиться.

Проте з морфологічного погляду *Coeloglossum* відрізняється від *Dactylorhiza* лише зеленуватими або буруватими квітками та відсутністю розвиненого шпорця. Водночас відомі гібриди між *Coeloglossum viride* та видами *Dactylorhiza* (× *Dactyloglossum* P.F. Hunt et Summerh. 1965, *Watsonia*, 6: 132). Усе це засвідчує, що *Coeloglossum* є морфологічно ухильною спеціалізованою гілкою *Dactylorhiza*. Номенклатурна ж проблема полягає в тому, що родова назва *Coeloglossum* була опублікована раніше і має пріоритет над *Dactylorhiza*. Отже, без номенклатурної консервації родової назви *Dactylorhiza* проти *Coeloglossum* при об'єднанні цих таксонів в один довелося б перевести до *Coeloglossum* абсолютну більшість видів та внутрішньовидових таксонів пальчатокорінників, що мало б результатом численні нові номенклатурні комбінації. Для запобігання цій ситуації зроблена відповідна формальна пропозиція щодо

консервації [22], яка й була прийнята на XVII Міжнародному ботанічному конгресі у Відні у липні 2005 р. Звичайно ж, номенклатурна консервація родової назви *Dactylorhiza* жодним чином не унеможливило подальше використання назви *Coeloglossum* у вузькому розумінні за умови визнання самостійності цих двох родів. У разі ж їх об'єднання (для чого є всі філогенетичні підстави) правильною назвою для розширеного роду є *Dactylorhiza*. Наводимо номенклатурну цитацію назви для виду, який у виданнях з флори України розглядався як *Coeloglossum viride*:

Dactylorhiza viridis (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase, 1997, *Lindleyana*, 12(3): 129. — *Coeloglossum viride* (L.) Hartm. 1820, *Handb. Skand. Fl.* (ed. 1): 329. — *Satyrium viride* L. 1753, *Sp. Pl.*: 944.

Систематика і номенклатура «мікротидів» поліплоїдного комплексу *Dactylorhiza incarnata*— *D. maculata*: проблема поки що без вирішення?

Недавні дослідження із застосуванням цілого комплексу морфологічних, популяційно-генетичних, морфометричних та молекулярних методів (у тому числі молекулярних маркерів й аналіз ITS-последовностей ДНК) [15, 26, 29—32, 38, 43—45] чітко продемонстрували і довели те, про що вже здогадували дослідники роду *Dactylorhiza*: види *D. maculata* (L.) Soó s. l. та *D. incarnata* (L.) Soó s. l. формують дуже складний поліплоїдний комплекс з великою кількістю гібридів, у межах якого в Європі описано багато видів і внутрішньовидових таксонів усіх рангів. Щоб уявити собі складність систематики і номенклатури європейських видів цього комплексу, досить ознайомитися з надзвичайно складною синонімікою, наприклад, у монографічному опрацюванні роду *Dactylorhiza* Л.В. Авер'янова [1—5], або з недавньою номенклатурною розвідкою стосовно типіфікації внутрішньовидових таксонів лише одного виду роду, описаних А. Клінге [41], не кажучи вже про величезні масиви іншої спеціальної таксономічної літератури.

Нині зрозуміло, що надзвичайна різноманітність європейських пальчатокорінників сформувалася на основі лише кількох «базових» диплоїдних ($2n = 40$) видів, до яких належать *D. fuchsii* (Druce) Soó та *D. incarnata*, а також деякі інші менш поширені види. Наприклад, диплоїдами є *D. foliosa* (Soland.) Soó зі спорідненості *D. fuchsii* та *D. euxina* (Nevski) Czer. з групи *D. incarnata*. У межах *D. fuchsii* (або якогось близько спорідненого предкового виду) шляхом автополіплоїдії виник автотетраплоїд *D. maculata*. Гібридизація між видами груп *D. incarnata* і *D. maculata* (за якої останній вид майже завжди виступав як материнська рослина, на що вказують пластидні маркери) призвела до формування численних більш чи менш стабілізованих і морфологічно різноманітних алотетраплоїдних форм, котрі часто визнавалися як окремі види. До таких гібридогенних таксонів належать *D. majalis* (Rchb.) P.F. Hunt et Summerhayes, *D. traunsteineri* (Saut.) Soó, *D. baltica* (Klinge) Orlova (у праці Л.В. Авер'янова [3] синонімізується з *D. longifolia* (Neuman) Aver.), *D. elata* (Poir.) Soó, *D. sphagnicola* (Höppn. ex Soó) Soó, *D. praetermissa* (E.G. Camus) Soó

(Л.В. Авер'янов [3] розглядає як синонім *D. integrata* (E.G. Camus) Aver.) та багато інших, що й пояснює надзвичайну складність їх систематизації та визначення, особливо не у природі, а на розрізненому гербарному матеріалі.

Тепер зрозуміло, що морфологічна різноманітність не досить чітко корелює з історією виникнення та мікроеволюції алотетраплоїдів у межах комплексу *D. incarnata* / *maculata*. Доведено, що деякі «мікровиди» фактично складаються з груп популяцій, які в різних географічних регіонах мають незалежне походження. Тобто у цій групі певний визнаний «вид» може виявитися, власне, поліфілетичним комплексом, складові якого можуть і не мати спільного походження. Отже, видовий статус багатьох «мікровидів» цього комплексу є принаймні сумнівним, а то й зовсім втрачає сенс.

Найрадикальнішим рішенням було б об'єднання різноманітних гібридів та стабілізованих алотетраплоїдів, які походять від схрещування *D. incarnata* s. l. і *D. maculata* s. l. в один вид. У його межах можна було б виділяти численні внутрішньовидові таксони за критеріями спільного походження, морфологічної подібності та географічного ареалу. Однак у такому разі виникає проблема стабільної визнаної назви для такого збірного алотетраплоїдного виду. Якщо додержуватися принципу пріоритету, то першими у ранзі виду були описані такі види даного комплексу, як *Orchis elata* Poir. (1789), *O. vestita* Lag. et Rodr. (1803), *O. sesquipedalis* Willd. (1805) [38, 39], хоча цілком можливо, що знайдеться ще якась раніше валідизована видова назва. Така ситуація закладає «міну уповільненої дії» під номенклатуру і може призвести до нестабільності і справжнього хаосу у назвах. Окрім того, згадані вище середземноморські або південноєвропейські алотетраплоїдні раси морфологічно відмінні від молодших за віком центрально- та північноєвропейських рас. Проте саме останні були відомішими; їх назви широко використовувалися у ботанічній літературі. Тому і була зроблена номенклатурна пропозиція законсервувати назву *Orchis majalis* Rchb. (базіонім *Dactylorhiza majalis*) на противагу раніше опублікованим назвам *Orchis elata*, *O. vestita* та *O. sesquipedalis* [39]. Таким чином, законною назвою для всього алотетраплоїдного комплексу, компоненти якого виникли внаслідок гібридизації *D. incarnata* s. l. і *D. maculata* s. l., стає назва *D. majalis*. Запропоноване рішення діє лише за умови таксономічного розуміння комплексу як одного «широкого» виду і не виключає опції визнання певних рас як окремих видів. Однак питання відносно того, які саме «мікровиди» комплексу *D. majalis* s. l. трапляються в Україні і де вони поширені, лишається спірним.

Л.В. Авер'янов у таксономічному огляді роду *Dactylorhiza* [1–5] для території України наводить такі видові агрегати та «вузькі» види з їх складу: ***D. aggr. incarnata***: *D. incarnata* (L.) Soó, *D. ochroleuca* (Wüsten. ex Boll.) Holub (вказано для Карпат, під сумнівом); ***D. aggr. fuchsii***: *D. fuchsii* (Druce) Soó, *D. hebridensis* (Wilmott.) Aver.; ***D. aggr. maculata***: *D. maculata* (L.) Soó, *D. elodes* (Griseb.) Aver., *D. schurii* (Klinge) Aver., *D. transsilvanica* (Schur) Aver.; ***D. aggr. majalis***: *D. majalis* (Rchb.) P.F. Hunt et Summerhayes, *D. alpestris* (Pugsley) Aver.;

D. aggr. cordigera: *D. cordigera* (Fries) Soó; *D. aggr. traunsteineri*: *D. russowii* (Klinge) Holub; *D. aggr. sambucina*: *D. sambucina* (L.) Soó; *D. aggr. sulphurea*: *D. romana* (Seb.) Soó, а також представник секції *Iberanthus* (Schltr.) Smoljjan. *D. iberica* (M. Bieb. ex Willd.) Soó. Зазначимо, що три останні види є представниками ізольованих та морфологічно добре відокремлених філогенетичних клад [15, 29—31, 43 та ін.], а тому подальше наше обговорення їх не стосується. Крім того, було описано багато десятків міжвидових гібридів (див. огляд Л.В. Авер'янова [4]); гібридне походження деяких з них не завжди підтверджене експериментальними дослідженнями.

Згодом Л.В. Авер'янов перевів кілька з раніше визнаних ним видів у синоніми [6]. Наприклад, *D. elodes* віднесено до синонімів *D. maculata* var. *elodes* (Griseb.) Aver., *D. hebridensis* визнано синонімом *D. fuchsii* var. *meyeri* (Rchb. f.) Soó, *D. baltica* — самостійним видом, а *D. russowii* розглядається як синонім *D. traunsteineri* var. *russowii* (Klinge) Aver.

Новими дослідженнями не підтверджується видова самостійність *D. cruenta* (O.F. Muell.) Soó: очевидно, об'єднані у цей «вид» рослини є лише формами *D. incarnata* з плямистими листками [29, 43].

У визначнику судинних рослин України [8] та другому виданні «Червоної книги України» [9], крім *D. sambucina*, *D. romana* та *D. iberica*, наводяться такі представники комплексу *D. incarnata* / *maculata*: *D. cordigera*, *D. fuchsii*, *D. incarnata*, *D. maculata*, *D. majalis*, *D. traunsteineri*. У номенклатурному списку [35] прийнято вищезгадані види, а також у межах видових агрегатів розглянуто «мікровиди», які вказував для України Л.В. Авер'янов. Як бачимо, між наведеними списками є значні розбіжності у розумінні видів.

У зв'язку з цим варто поширити на територію України поточні молекулярні та популяційні дослідження, які вже охопили значні території зарубіжної Європи [15, 29—32, 43—45 та ін.]. Зауважимо, що у дослідженнях *Dactylorhiza* європейської частини Росії добре зарекомендували себе популяційно-морфометричний метод [43] та комбінація морфологічних і молекулярних підходів [44, 45]. Без ретельних комплексних досліджень прогрес у розумінні складної диференціації та поширення алотетраплоїдного комплексу *Dactylorhiza* навряд чи можливий.

Деякі висновки

Отже, у систематиці та номенклатурі *Orchidaceae* (у тому числі видів, поширених в Україні) відбулися значні зміни. Вони сталися здебільшого за рахунок використання новітніх комплексних методів досліджень, зокрема молекулярно-філогенетичних. У цьому аспекті орхідні є яскравим прикладом загальної тенденції у сучасній систематиці — переходу від погляду на систематику як «майже мистецтво», засноване переважно на досвіді та інтуїції кваліфікованого систематика, до експериментальної перевірки, підтвердження або спростування філогенетичних гіпотез. Щоправда, з погляду практичної систематики тут виникають певні колізії на етапі інтерпретації і таксономі-

чно-номенклатурного оформлення отриманих результатів. Особливо це помітно при спробах втілення суто кладистичних принципів у номенклатурі та розумінні обсягу таксонів; ці питання заслуговують детальнішого окремого розгляду.

Можна констатувати, що, попри пильний інтерес до орхідних з боку систематиків, флористів та природоохоронців, у систематиці, номенклатурі, хорології та екології *Orchidaceae* в Україні лишається ще багато нез'ясованих питань. У подальшому можна очікувати знахідок нових для флори України видів (або «мікровидів»), особливо у межах таксономічно складних родів (*Dactylorhiza*, *Epipactis* тощо). Настав час для детальніших досліджень орхідей України, для комплексного підходу, у межах якого, сподіваємося, знайдеться місце для популяційних, морфологічних, екологічних, хорологічних та різноманітних експериментальних методів.

1. Аверьянов Л.В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*), 1 // Нов. системат. высш. раст. — Л.: Наука, 1988. — 25. — С. 48—67.
2. Аверьянов Л.В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*), 2 // Нов. системат. высш. раст. — Л.: Наука, 1989. — 26. — С. 47—56.
3. Аверьянов Л.В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*), 3 // Нов. системат. высш. раст. — Л.: Наука, 1990. — 27. — С. 32—62.
4. Аверьянов Л.В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*), 4 // Нов. системат. высш. раст. — Л.: Наука, 1991. — 28. — С. 33—42.
5. Аверьянов Л.В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*), 5 // Нов. системат. высш. раст. — Л.: Наука, 1992. — 29. — С. 14—25.
6. Аверьянов Л.В. Орхидные (*Orchidaceae*) Средней России // Turczaninowia. — 2000. — Т. 3(1). — С. 30—53.
7. Бордзіловський Є.І. Родина Зозулинцеві— *Orchidaceae* Lindl. // Флора УРСР. — К.: Вид-во АН УРСР, 1950. — Т.3. — С. 312—401.
8. Протопопова В.В. Семейство Ятрышниковые, Орхидные (Зозулинцеві) — *Orchidaceae* // Опред. высш. раст. Украины / Ред. Ю.Н. Прокудин и др. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 405—412.
9. Протопопова В.В., Тимченко І.А. Родина Зозулинцеві— *Orchidaceae* // Червона книга України. Рослинний світ / Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко та ін. — Київ: Вид-во УЕ, 1996. — С. 338—403.
10. Сакало Д.І. Два нові види з флори луків р. Дніпра // Тр. НДІ ботаніки Харк. ун-ту. — 1941. — 4. — С. 191—194.
11. Смольянинова Л.А. Сем. *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые // Фл. европ. ч. СССР. — Л.: Наука, 1976. — Т. 2. — С. 10—59.
12. Собко В.Г. Орхідеї України. — К.: Наук. думка, 1989. — 192 с.
13. Червона книга Української РСР / Відп. ред. К.М. Ситник. — К.: Наук. думка, 1980. — 504 с.
14. Bateman R.M., Hollingsworth P.M. Morphological and molecular investigation of the parentage and maternity of *Anacamptis* × *albuferensis* (*A. fragrans* × *A. robusta*), a new hybrid orchid from Mallorca, Spain // Taxon. — 2004. — 53. — P. 43—54.
15. 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. — 142. — P. 1—40.
16. 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. — 12. — P. 113—141.

17. Brummitt R.K. How to chop up a tree // *Taxon*. — 2002. — 51. — P. 31—41.
18. Brummitt R.K. Further dogged defense of paraphyletic taxa // *Taxon*. — 2003. — 52. — P. 803—804.
19. Brummitt R.K., Sosef M.S.M. Paraphyletic taxa are inherent in Linnæan classification — a reply to Freudenstein // *Taxon*. — 1998. — 47. — P. 411—412.
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. — 86. — P. 208—224.
21. Chase M.W. Classification of *Orchidaceae* in the age of DNA data // *Curtis's Botanical Magazine*. — 2005. — 22(1). — P. 2—7.
22. Cribb P.J., Chase M.W. (1481). Proposal to conserve the name *Dactylorhiza* Necker ex Nevski over *Coeloglossum* Hartm. (*Orchidaceae*) // *Taxon*. — 2001. — 50. — P. 581—582.
23. Delforge P. Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Gymnadenia* (*Orchidaceae*) // *Naturalistes Belges*. — 1998. — 79. — P. 251—256.
24. Delforge P. Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Himantoglossum* (*Orchidaceae*) // *Naturalistes Belges*. — 1999. — 80. — P. 387—408.
25. Delforge P. Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Orchis* L. 1753: remarques sur la validité du genre *Steveniella* Schlechter 1918 // *Naturalistes Belges*. — 2000. — 81. — P. 176—190.
26. Devos N., Tyteca D., Raspé O. et al. Patterns of chloroplast diversity among western European *Dactylorhiza* species (*Orchidaceae*) // *Plant Syst. Evol.* — 2003. — 243. — P. 85—97.
27. Diggs G.M., Lipscomb B.L. What is the writer of a Flora to do? Evolutionary taxonomy or phylogenetic systematics? // *Sida*. — 2002. — 20. — P. 647—674.
28. Dworschak W. Gliederung der verschiedenen Erscheinungsformen der Mücken-Händelwurz in Südbayern mit zum Teil neu beschriebenen *Gymnadenia*-Arten // *Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal*. — 2002. — 55. — S. 27—45. — <http://www.ahobayern.de/gymnadeniatext.pdf>
29. Hedrén M. Systematics of the *Dactylorhiza euxina/incarnata/maculata* polyploid complex (*Orchidaceae*) in Turkey: evidence from allozyme data // *Plant Syst. Evol.* — 2001. — 229. — P. 23—44.
30. Hedrén M. Speciation patterns in the *Dactylorhiza incarnata/maculata* polyploid complex (*Orchidaceae*): evidence from molecular markers // *J. Europ. Orch.* — 2002. — 34. — P. 707—731.
31. Hedrén M. Plastid DNA variation in the *Dactylorhiza incarnata/maculata* polyploid complex and the origin of allotetraploid *D. sphagnicola* (*Orchidaceae*) // *Molecular Ecology*. — 2003. — 12. — P. 2669—2680.
32. 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. — 88. — P. 1868—1880.
33. Marhold K., Jongepierová I., Krahulcová A., Kučera J. Morphological and karyological differentiation of *Gymnadenia densiflora* and *G. conopsea* in the Czech Republic and Slovakia // *Preslia*. — 2005. — 77. — P. 159—176.
34. Mosyakin S.L. «Battles over taxonomy» and conservation of taxa of vascular plants in Ukraine // *Planta Europa: Proceedings of the Second European Conference on the Conservation of Wild Plants (9–14 June 1998, Uppsala, Sweden)*. — P. 119—120.
35. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine: A nomenclatural checklist. — Kiev, 1999. — xxiv + 346 pp.
36. Nelson G., Murphy D.J., Ladiges P.Y. Brummitt on paraphyly: a response // *Taxon*. — 2003. — 52. — P. 295—298.
37. Nordal I., Stedje B. Paraphyletic taxa should be accepted // *Australian Syst. Bot. Soc. Newsletter*. — 2004. — 120. — P. 18—19.
38. Pedersen H.Æ. On the status and synonymy of the names *Dactylorhiza majalis* and *D. incarnata* (*Orchidaceae*) and their typification // *Taxon*. — 2000. — 49. — P. 539—544.

39. Pedersen H.Æ., Hedrén M., Bateman R.M. (1600.) Proposal to conserve the name *Orchis majalis* against *O. elata*, *O. vestita*, and *O. sesquipedalis* (*Dactylorhiza*: *Orchidinae*: *Orchidaceae*) // *Taxon*. — 2003. — 52. — P. 633–634.
40. Pridgeon A.M., Bateman R.M., Cox A.V. et al. Phylogenetics of the subtribe *Orchidinae* (*Orchidoideae*, *Orchidaceae*) based on nuclear ITS sequences. I. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis sensu lato* // *Lindleyana*. — 1997. — 12. — P. 89–109.
41. Ryla M., Gudžinskas Z., Sennikov A.N. Lectotypification of names of infraspecific taxa of *Orchis angustifolia* described by Johannes Klinge // *Komarovia* (St. Petersburg). — 2002. — 2. — P. 65–84.
42. Sennikov A.N. Miscellaneous nomenclatural notes (1) // *Komarovia* (St. Petersburg). — 2002. — 2. — P. 85–96.
43. Shipunov A.B., Bateman R.M. Geometric morphometrics as a tool for understanding *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) diversity in European Russia // *Biol. J. Linnean Soc.* — 2005. — 85. — P. 257–274.
44. Shipunov A.B., Fay M.F., Chase M.W. Evolution of *Dactylorhiza baltica* (*Orchidaceae*) in European Russia: evidence from molecular markers and morphology // *Bot. J. Linnean Soc.* — 2005. — 147. — P. 257–274.
45. Shipunov A.B., Fay M.F., Pillon Y. et al. *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) in European Russia: combined molecular and morphological analysis // *Amer. J. Bot.* — 2004. — 91. — P. 1419–1426.
46. Soliva M., Widmer A. Genetic and floral divergence among sympatric populations of *Gymnadenia conopsea* s. l. (*Orchideaceae*) with different flowering phenology // *Intl. J. Pl. Sci.* — 1999. — 160. — P. 897–905.
47. Teppner H., Klein E. Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (*Orchidaceae* — *Orchideae*), inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. und zweier Neukombinationen // *Phyton* (Austria). — 1985. — 25(1). — P. 147–176.
48. Teppner H., Klein E. Etiam atque etiam: *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationen und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (*Orchidaceae* — *Orchideae*) // *Phyton* (Austria). — 1998. — 38(1). — P. 220–225.
49. Teppner H., Klein E., Drescher A., Zagulskij M. *Nigritella carpatica* (*Orchidaceae* — *Orchideae*) — ein Reliktendemit der Ost-Karpaten. Taxonomie, Verbreitung, Karyologie und Embryologie // *Phyton* (Austria). — 1994. — 34(2). — P. 169–187.
50. Viško J., Ditě D., Kolník M. *Vstavačovité Slovenska / Orchids of Slovakia*. — Zvolen: ZO SZOPK Orchidea, 2003. — 120 p.

Рекомендує до друку
В.В. Протопопова

Надійшла 22.11.2005

С.Л. Мосякин, И.А. Тимченко

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

ОБЗОР НЕДАВНИХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ И НОМЕНКЛАТУРНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ, КАСАЮЩИХСЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *ORCHIDACEAE* ФЛОРЫ УКРАИНЫ

Представлен обзор недавних таксономических и номенклатурных изменений, которые касаются таксонов семейства *Orchidaceae*, встречающихся на территории Украины. В частности, в контексте подготовки третьего издания «Красной книги Украины» рассмотрены и разъяснены следующие изменения: (1) полифилия *Orchis* L. s. l. и перенос некоторых видов в *Anacamptis* Rich. и *Neotinea* Rchb. f. et Poll.; (2) предложенное объединение родов *Gymnadenia* R. Br. и *Nigritella* Rich., номенклатурный статус приводимого для Украинских Карпат вида (*G. carpatica* (Zapat.) Teppner et E. Klein), видовой статус *G. densiflora*

(Wahlenb.) A. Dietr.; (3) систематика и номенклатура группы *Himantoglossum* Spreng. — *Comperia* K. Koch — *Steveniella* Schltr.; (4) предложенное объединение родов *Dactylorhiza* Necker ex Nevski и *Coeloglossum* Hartm. и нерешенные проблемы систематики в группе *D. incarnata/maculata*. Показано, что с точки зрения филогенетической систематики разделение полифилетической группы *Orchis* s.l. на монофилетические естественные роды является неминуемым, в то время как для филогенетической ветви *Himantoglossum* — *Comperia* — *Steveniella* приемлемы три альтернативные варианта (включение в состав *Himantoglossum* двух упомянутых родов или только *Comperia*; признание самостоятельности всех трех родов). Для обсуждаемых таксонов приведены номенклатурные цитации. Предложена новая комбинация *Anacamptis coriophora* (L.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase subsp. *nervulosa* (Sakalo) Mosyakin et Tymchenko, comb. nov.

Ключевые слова: Orchidaceae, *Orchis*, *Anacamptis*, *Neotinea*, *Gymnadenia*, *Dactylorhiza*, *Himantoglossum*, систематика, филогения, номенклатура

S.L. Mosyakin, I.A. Tymchenko

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

AN OVERVIEW OF RECENT TAXONOMIC AND NOMENCLATURAL CHANGES AFFECTING TAXA OF ORCHIDACEAE OCCURRING IN UKRAINE

Recent taxonomic and nomenclatural changes affecting taxa of Orchidaceae that occur in Ukraine are summarized. In particular, the following changes are discussed and explained in view of the ongoing work toward the third edition of the *Red Data Book of Ukraine*: (1) polyphyly of *Orchis* L. s. l. and transfers of some species to *Anacamptis* Rich. and *Neotinea* Rchb. f. et Poll.; (2) proposed merger of *Gymnadenia* R. Br. and *Nigritella* Rich., the identity of the species reported for the Ukrainian Carpathians (*G. carpatica* (Zapat.) Teppner et E. Klein), and the species status for *G. densiflora* (Wahlenb.) A. Dietr.; (3) current taxonomy and nomenclature of the group *Himantoglossum* Spreng. — *Comperia* K. Koch — *Steveniella* Schltr.; (4) proposed merger of *Dactylorhiza* Necker ex Nevski and *Coeloglossum* Hartm. and current unresolved problems in taxonomy of the *D. incarnata/maculata* group. From the viewpoint of phylogenetic taxonomy, the rearrangement of taxa in a polyphyletic group *Orchis* s. l. to form monophyletic natural genera is unavoidable, whereas in the clade *Himantoglossum* — *Comperia* — *Steveniella* three alternatives are acceptable (recognition of three separate genera; inclusion of the two genera, or only *Comperia*, in *Himantoglossum* s. l.). Relevant nomenclatural citations are provided for the taxa discussed. One new combination is proposed: *Anacamptis coriophora* (L.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase subsp. *nervulosa* (Sakalo) Mosyakin et Tymchenko, comb. nov.

Key words: Orchidaceae, *Orchis*, *Anacamptis*, *Neotinea*, *Gymnadenia*, *Dactylorhiza*, *Himantoglossum*, systematics, phylogeny, nomenclature