

# KLASYFIKACJA RZĘDU ORCHIDALES W ŚWIETLE ANALIZY FENETYCZNEJ

Piotr Rutkowski

*Katedra Taksonomii Roślin i Ochrony Przyrody, Uniwersytet Gdański, Gdańsk*

## 1 WPROWADZENIE – CEL BADAŃ

Rząd Orchidales jest największym taksonem tej rangi w królestwie roślin. Liczy około 900 rodzajów, ponad 35 tys. gatunków i stanowi szczytowe osiągnięcie ewolucji roślin zalążkowych. Wyróżnia się wieloma specyficznymi cechami, z których najważniejsze to:

- redukcja liczby płodnych pręcików; większość rodzajów storczyków posiada jeden płodny pręcik, sześć rodzajów ma dwa płodne pręciki, a tylko jeden - *Neuwiedia* - trzy;
- występowanie całkowitego lub częściowego zrostu szyjki słupka z nitką pręcika oraz staminodiami w strukturę zwaną pręciosłupem;
- przekształcenie części znamienia w rostellum, które pełni istotną rolę w procesie zapylania;
- agregacja ziaren pyłku w skupienia zwane polliniami;
- obecność u większości rodzajów grzbiecistych, skręconych kwiatów, zaopatrzonych w powabnię i lądowisko dla zwierząt, głównie owadów;
- występowanie zwykle licznych i bardzo drobnych, bezbielmowych nasion, których kiełkowanie odbywa się po uprzednim zainfekowaniu symbiotycznym grzybem.

Brak jasnych poglądów na pochodzenie Orchidales znajduje swoje przełożenie na system klasyfikacji tych roślin. Z uwagi na olbrzymią różnorodność rząd ten sprawia taksonomom wiele problemów, mimo iż prace nad systemem tej grupy prowadzone są od niemal 200 lat i do tej pory zaproponowano kilkanaście systemów klasyfikacji tych roślin (tab. 1). Współcześnie, oprócz podstawowych danych morfologicznych, systemy storczyków opierają się w coraz większym stopniu na badaniach cytologicznych, cytogenetycznych, biochemicznych oraz z zakresu biologii molekularnej. Wstępna analiza numeryczna rzędu Orchidales została przedstawiona przez Clifforda i Lavaracka [8] w oparciu o 93 wybrane rodzaje, po jednym z każdego, wyróżnianego wówczas, podplemienia. W ostatnich latach wykonano analizę numeryczną na poziomie gatunkowym rodzajów *Dactylorhiza*, *Orchis* i *Epipactis* [43] oraz *Apostasia* i *Neuwiedia* [21]. Do tej pory opracowano także dwie kompleksowe analizy kladystyczne storczyków. Dokonali tego Burns-Balogh & Funk w 1986 oraz Dressler w 1993. Wyniki tych prac, wyraźnie różniły się od siebie, jak również od pozostałych systemów klasyfikacyjnych grupy.

Tabela 1. Klasyfikacja storczyków jednoprzecikowych (Orchidaceae s.s.) w ujęciach różnych autorów.

Autor systemu	Nazwy jednostek								
Lindley 1840	Ophrydeae		Neottieae	Arethuseae	Malaxideae	Epidendreae		Vandae	
Endlicher 1840	Ophrydeae		Neottieae		Malaxideae	Epidendreae		Vandae	
Reichenbach 1852	Ophrydeae		Neottieae		Euoperculate				
Bentham 1881	Ophrydeae		Neottieae		Epidendreae			Vandae	
Pfitzer 1887	Basitonae		Acrotonae						
Rolfe 1909-1912	Ophrydeae		Neottieae		Epidendreae			Vandae	
Schlechter 1926	Ophrydoideae		Polychondreae		Kerosphaeraeae				
Mansfeld 1938			Polychondreae		Kerosphaeraeae				
Dressler, Dodson 1960	Orchideae		Neottieae		Epidendreae				
Vermeulen 1966	Orchidoideae		Epidendroideae						
Garay 1972	Orchidoideae		Neottioideae		Epidendroideae				
Rasmussen 1985	Orchidoideae		Neottioideae		Epidendroideae			Vandoideae	
Dressler 1979, 1981	Orchidoideae			Spiranthoideae		Epidendroideae		Vandoideae	
Dressler 1983	Orchidoideae			Spiranthoideae		Epidendroideae			
Burns-Balogh, Funk 1986	Orchidoideae		Neottioideae	Spiranthoideae		Epidendroideae			
Dressler 1993	Orchidoideae			Spiranthoideae		Epidendroideae			
Szlachetko 1995	Orchidoideae	Thelymitroideae	Neottioideae	Tropidoideae	Spiranthoideae	Vanilloideae	Epidendroideae	Vandoideae	

Pomimo licznych badań problem usystematyzowania tego bardzo zróżnicowanego rzędu pozostaje wciąż otwarty. Praca niniejsza miała zweryfikować opublikowane do tej pory systemy przy wykorzystaniu metod analizy fenetycznej oraz ustalić punkty styeczne i rozbieżności w poglądach na temat pozycji systematycznej jednostek różnej rangi zaliczanych do Orchidales. Podjęto również próbę wyjaśnienia ewentualnych rozbieżności w ujęciach taksonów w świetle danych morfologiczno-anatomicznych dotyczących budowy struktur generatywnych.

W obrębie rzędu Orchidales opisano wiele rodzajów i grup rodzajów (podplemion i plemion) o wciąż niejasnej pozycji systematycznej. Na ich temat istnieją duże rozbieżności nawet pomiędzy badaczami pracującymi na podobnym zestawie cech diagnostycznych, np. na strukturach generatywnych. Ponieważ taksonomia numeryczna jest z założenia metodą obiektywną, interesującym było poddanie anali-

zie taksonów krytycznych<sup>1</sup> oraz porównanie otrzymanych wyników z poglądami dotychczas opublikowanymi a odnoszącymi się do ich miejsca w systemie Orchidales.

Odrębnym problemem w taksonomii fenetycznej jest przydatność różnych metod analizy w klasyfikacji ponadrodzajowej przy wykorzystaniu różnej liczby cech. Ponieważ dotychczasowe poglądy na ten temat są dosyć zróżnicowane, praca niniejsza miała udzielić odpowiedzi na pytanie, czy obrazy graficzne podobieństwa struktur generatywnych rodzajów uzyskane różnymi metodami są do siebie zbliżone.

## 2 PROCEDURA BADAWCZA

Analizę fenetyczną rzędu Orchidales wykonałem na cechach opisujących struktury generatywne (prętosłupy, gynostemium) poszczególnych

<sup>1</sup> Takson krytyczny – takson o nieustalonej pozycji taksonomicznej.

rodzajów. Materiał do opisu gynostemiów stanowiły: okazy konserwowane w alkoholu lub w tzw. Kew Mixture (etanol zmieszany z gliceryną i formaldehydem); okazy zielnikowe oraz dane literaturowe.

Opierając się na powyższych materiałach uzyskałem informacje na temat budowy gynostemium 865 rodzajów, co dało podstawę do wykonania analizy fenetycznej rzędu na poziomie ponadrodzajowym. Wyniki analizy fenetycznej Orchidales przedstawiłem w formie hierarchicznych fenogramów, które ukazałem na tle historycznego zaklasyfikowania taksonów w poszczególnych rodzinach, podrodzinach, plemionach i podplemionach, z szerokim wykorzystaniem danych literaturowych. Uzyskane wyniki porównałem z zaproponowanymi dotychczas systemami rzędu (por tab. 1.).

Pojęcie „taksonomia fenetyczna” („fenetyka”, „taksonomia numeryczna”) zostało wprowadzone przez Caina i Harrisona [7], jako określenie obliczania podobieństwa między organizmami na podstawie wszystkich dostępnych cech, bez jakiegokolwiek wstępnego ich wartościowania. Prezentowane poniżej wyniki wykonałem w oparciu o zasady sformułowane przez Sneatha i Sokala [36]. Autorzy ci opracowali siedem głównych punktów taksonomii numerycznej bezpośrednio nawiązujących do założeń i metod francuskiego taksonoma Michel'a Adansona [2]. Z tego powodu są one często nazywane zasadami neoadansońskimi:

- 1 im większa ilość informacji o taksonach i im więcej cech użytych zostanie do tworzenia klasyfikacji, tym będzie ona lepsza – bardziej prognostyczna;
- 2 każda z cech *a priori* ma jednakową wartość przy tworzeniu naturalnych taksonów;
- 3 ogólne podobieństwo pomiędzy dwoma jednostkami jest funkcją ich indywidualnych podobieństw w każdej z wielu cech, na podstawie których dokonuje się ich porównania;
- 4 odrębne taksony mogą zostać wyróżnione, ponieważ w grupach badanych organizmów korelacje cech są różne;
- 5 klasyfikacje są oparte na fenetycznym podobieństwie rodzajów;
- 6 wnioski natury filogenetycznej można wyciągać na podstawie taksonomicznej struktury grupy i na podstawie korelacji cech, co daje pewne przypuszczenia odnośnie szlaków i mechanizmów ewolucyjnych

Dotychczas taksonomia fenetyczna w samej tylko botanice stosowana była dla grup systematycznych różnej rangi. Do badań używano nie tylko cech anatomiczno-morfologicznych – analizowano również skład chemiczny komórek roślinnych (głównie flawonoidy i monoterpenuoidy) oraz dane makromolekularne. W obecnym opracowaniu za OTU (roboczą jednostkę taksonomiczną) przyjąłem 865 rodzajów rzędu Orchidales. Fenogramy wykonałem trzema sposobami:

- 1 dla taksonów typowych dla poszczególnych podrodzin, plemion i podplemion;
- 2 dla wszystkich rodzajów danej jednostki systematycznej szczebla ponadrodzajowego, przy czym starałem się uwzględnić jej najszerszy zakres. Dla lepszego wyodrębnienia danej jednostki dodawałem także taksony charakterystyczne dla innych grup, zajmujących w publikowanych dotychczas systemach miejsca sąsiednie, a więc najbliższe z nią spokrewnione;
- 3 z uwagi na to, iż analiza fenetyczna nie ukazuje wpływu homoplazji<sup>2</sup> na strukturę fenogramu, a obiekty grupowane są pod względem podobieństwa, dodatkowo dokonałem także podziału taksonów na grupy politetyczne<sup>3</sup>, charakteryzujące się posiadaniem synapomorfii<sup>4</sup>. W rodzajach tak dobranych grup obserwowane struktury są homologiczne, nie powstałe w wyniku ewolucji równoległej, co zgodnie z zasadami kladystyki świadczy o naturalności danej grupy.

Do przeprowadzenia analizy użyłem 146 cech opisujących wyłącznie struktury generatywne Orchidales. Ponadto dla rodzajów każdej podrodziny wykonałem analizę w oparciu o kilkadziesiąt wybranych cech, które są istotne dla systematyki danej podrodziny i mogą być traktowane jako synapomorfie. Do analizy wybrałem wyłącznie struktury generatywne, gdyż są one zdecydowanie bardziej konserwatywne od cech wegetatywnych oraz charakteryzują się najbardziej złożoną budową wśród roślin wyższych. Już

<sup>2</sup> Homoplazja – mechanizm powodujący powstanie tych samych cech u osobników niespokrewnionych. Obejmuje takie procesy jak konwergencję (niezależne podobieństwo), paralelizm (ewolucja równoległa) i rewersję (ewolucję wsteczną).

<sup>3</sup> Grupy politetyczne – grupy taksonów opisane za pomocą wielu cech, z których każda pojedynczo nie jest ani niezbędna, ani wystarczająca do opisanie danej grupy.

<sup>4</sup> Synapomorfia – wspólna dla danej grupy cecha apomorficzna – ewolucyjnie zmieniona

pierwsze, dziewiętnastowieczne opracowania taksonomiczne tej grupy [3, 28] oparto głównie na budowie części płciowych (pręcik i pollinia). Stanowią one podstawę w prawie każdym opisie taksonu, czy przy konstrukcji niemal każdego klucza. Niestety, pominięcie części wegetatywnych w analizie nie pozwoliło na zróżnicowanie tych rodzajów lub podplemion, które zostały opisane wyłącznie na ich podstawie, choćby różnicy w budowie liści. Poniżej przedstawiony został wykaz cech użytych do analizy fenetycznej Orchidales. Ich opis znajdzie czytelnik w przygotowywanym do druku czterotomowym opracowaniu pt. *Gynostemia Orchidaliaum* [42].

1. Gynostemium o symetrii promienistej 0 – tak, 1 – nie
2. Gynostemium połączone z warząką – typ *Corycium* 0 – nie, 1 – tak
3. Gynostemium połączone z warząką – typ *Epidendrum* 0 – nie, 1 – tak
4. Gynostemium połączone z warząką – typ *Palmorchis* 0 – nie, 1 – tak
5. Trzy pręciki płodne 0 – tak, 1 – nie
6. Dwa pręciki płodne 0 – nie, 1 – tak
7. Oba płodne pręciki zrosnięte krawędziami 0 – nie, 1 – tak
8. Jeden pręcik płodny 0 – nie, 1 – tak
9. Pręcik wyprostowany 0 – tak, 1 – nie
10. Pręcik zgięty 0 – nie, 1 – tak
11. Pręcik odgięty do tyłu 0 – nie, 1 – tak
12. Pręcik odpadający po dojrzewaniu 0 – nie, 1 – tak
13. Pręcik ruchomy 0 – tak, 1 – nie
14. Pręcik częściowo połączony ze szczytem kolumny 0 – tak, 1 – nie
15. Nasada pręcika przy podstawie znamienia 0 – tak, 1 – nie
16. Nasada pręcika przy szczycie znamienia 0 – nie, 1 – tak
17. Pręcik zwężony ku szczytowi 0 – nie, 1 – tak
18. Pręcik elipsoidalny 0 – tak, 1 – nie
19. Pręcik sterylny u szczytu - typ *Genoplesium* 0 – nie, 1 – tak
20. Nitka pręcikowa całkowicie zrosnięta z kolumną 0 – nie, 1 – tak
21. Łącznik 0 – wąski, 1 – szeroki
22. Łącznik gruby, mięsisty 0 – tak, 1 – nie
23. Łącznik pokrywa oba worki pyłkowe 0 – nie, 1 – tak
24. Nadłącznik typu *Obasatum* 0 – nie, 1 – tak
25. Worki pyłkowe ułożone równolegle 0 – tak, 1 – nie
26. Worki pyłkowe rozchodzą się u podstawy - typ *Habenaria* 0 – nie, 1 – tak
27. Worki pyłkowe tworzą anterofory 0 – nie, 1 – tak
28. Anterofory o długości przynajmniej równej płodnej części worków pyłkowych 0 – nie, 1 – tak
29. Anterofory nie zrosnięte z rostelloforami 0 – tak, 1 – nie
30. Płodna część worków pyłkowych krótka 0 – nie, 1 – tak
31. Sterylne przegrody między workami pyłkowymi 0 – tak, 1 – nie
32. Pręcik dwukomorowy 0 – nie, 1 – tak
33. Pręcik czterokomorowy 0 – tak, 1 – nie
34. Pręcik ośmiokomorowy 0 – nie, 1 – tak
35. Pollinia pudrowate 0 – tak, 1 – nie
36. Pollinia woskowate 0 – nie, 1 – tak
37. Pollinia pakietowe 0 – nie, 1 – tak
38. Pollinia zwarte 0 – nie, 1 – tak
39. Pollinia na przekroju okrągłe 0 – tak, 1 – nie
40. Pollinia bocznie spłaszczone 0 – nie, 1 – tak
41. Pollinia grzbietobrzusnie spłaszczone 0 – nie, 1 – tak
42. Ziarna pyłku w 0 – monadach, 1 – tetradach
43. Pollinia elipsoidalne lub podługowate 0 – tak, 1 – nie
44. Pollinia szerokie u nasady, wąskie u szczytu (maczugowate) 0 – nie, 1 – tak
45. Pollinia wąskie u nasady, szerokie u szczytu (jajowate) 0 – nie, 1 – tak
46. Pollinia okrągłe 0 – nie, 1 – tak
47. Pollinia posiadające szczelinę 0 – nie, 1 – tak
48. Pollinia posiadające otwór 0 – nie, 1 – tak
49. Cztery pollinia 0 – tak, 1 – nie
50. Dwa pollinia 0 – nie, 1 – tak
51. Ośiem pollinii 0 – nie, 1 – tak
52. Pollinia nierównej wielkości 0 – nie, 1 – tak
53. Caudicule intralokularne 0 – nie, 1 – tak
54. Caudicule interlokularne 0 – nie, 1 – tak
55. Caudicule nitkowate lub taśmowate 0 – nie, 1 – tak
56. Caudicule kleiste 0 – nie, 1 – tak
57. Caudicule zbudowane z ziaren pyłku 0 – nie, 1 – tak
58. Caudicule blaszkowate 0 – nie, 1 – tak
59. Liczba caudicul równa liczbie pollinii 0 – nie, 1 – tak
60. Caudicule dłuższe niż pollinia 0 – nie, 1 – tak
61. Caudicule krótsze niż pollinia 0 – nie, 1 – tak
62. Kolumna obecna 0 – nie, 1 – tak
63. Oś kolumny wygięta do tyłu 0 – nie, 1 – tak
64. Kolumna szeroko-oskrzydłona 0 – nie, 1 – tak
65. Kolumna wąsko-oskrzydłona 0 – nie, 1 – tak
66. Stopa kolumny obecna 0 – nie, 1 – tak
67. Stopa kolumny krótka 0 – nie, 1 – tak
68. Stopa kolumny długa 0 – nie, 1 – tak
69. Stopa kolumny zrosnięta z zalaznią 0 – nie, 1 – tak
70. Stopa kolumny zrosnięta z bazalną częścią warżki - typ *Cymbidium* 0 – nie, 1 – tak
71. Auricule 0 - brak, 1 – obecne
72. Staminodia 0 - obecne, 1 - zredukowane
73. Staminodia palczaste 0 – tak, 1 – nie
74. Staminodia skrzydłowate 0 – nie, 1 – tak
75. Staminodia siekierkowate - typ *Pterostylis* 0 – nie, 1 – tak
76. Staminodium pojedyncze 0 – nie, 1 – tak
77. Staminodium duże, łódkowate - typ *Cypripedium* 0 – nie, 1 – tak
78. Apikalne clinandrium 0 – nie, 1 – tak
79. Clinandrium wąskie - typ *Vanda* 0 – nie, 1 – tak
80. Clinandrium obszerne - typ *Macradenia* 0 – nie, 1 – tak
81. Clinandrium dorsalne 0 – nie, 1 – tak
82. Mitra 0 – brak, 1 – obecna
83. Znamię horyzontalne 0 – tak, 1 – nie
84. Znamię wentralne 0 – nie, 1 – tak
85. Znamię dorsalne 0 – nie, 1 – tak
86. Znamię wgłębione 0 – nie, 1 – tak
87. Znamię wyniesione 0 – nie, 1 – tak
88. Znamię wypukłe - typ *Corycium* 0 – nie, 1 – tak
89. Znamię płaskie 0 – tak, 1 – nie
90. Znamię o brzegach wywiniętych - typ *Coelogyne* 0 – nie, 1 – tak
91. Wszystkie trzy łatki znamienia płodne 0 – tak, 1 – nie
92. Boczne łatki znamienia płodne 0 – nie, 1 – tak
93. Środkowa łatka znamienia płodna - typ *Huttonaea* 0 – nie, 1 – tak
94. Boczne łatki znamienia wyciągnięte w stigmafory 0 – nie, 1 – tak
95. Boczne łatki znamienia oddzielone od siebie przez rostellum i wyrostki kolumny 0 – nie, 1 – tak
96. Znamię szczelinowe podłużne 0 – nie, 1 – tak
97. Znamię szczelinowe poprzeczne 0 – nie, 1 – tak
98. Rostellum 0 – brak, 1 – obecne

99. Rostellum wyprostowane 0 – tak, 1 – nie
100. Rostellum zgięte 0 – nie, 1 – tak
101. Rostellum krótkie, tępe lub zaokrąglone 0 – tak, 1 – nie
102. Rostellum w przekroju rynienkowate 0 – nie, 1 – tak
103. Rostellum wydłużone 0 – nie, 1 – tak
104. Rostellum wybrzuszone 0 – nie, 1 – tak
105. Rostellum jednołatkowe 0 – tak, 1 – nie
106. Rostellum dwułatkowe 0 – nie, 1 – tak
107. Rostellum produkujące rostellofony 0 – nie, 1 – tak
108. Rostellum trójłatkowe 0 – nie, 1 – tak
109. Rostellum mięsiste 0 – tak, 1 – nie
110. Rostellum blaszkowate 0 – nie, 1 – tak
111. Rostellum sprężyste 0 – nie, 1 – tak
112. Rostellum o sfałdowanej środkowej łatce 0 – nie, 1 – tak
113. Rostellum oddalone od płodnej części znamienia 0 – nie, 1 – tak
114. Trzecia łatka rostellum zrośnięta z nitką pręcika - typ *Disa* 0 – nie, 1 – tak
115. Boczne łatki rostellum połączone razem - typ *Orchis* 0 – nie, 1 – tak
116. Rostellum kieszeniowate - typ *Oncidium* 0 – nie, 1 – tak
117. Rostellum po usunięciu viscidium (remnant) 0 – brak, 1 – występuje
118. Rostellum rozwidłone 0 – nie, 1 – tak
119. Rostellum sztydłaste 0 – nie, 1 – tak
120. Rostellum trójzębowe 0 – nie, 1 – tak
121. Rostellum taśmowate 0 – nie, 1 – tak
122. Bursicule 0 – nie, 1 – tak
123. Viscidium 0 – brak, 1 – obecne
124. Viscidium pojedyncze 0 – nie, 1 – tak
125. Viscidium podwójne 0 – nie, 1 – tak
126. Viscidium występuje na odosiowej stronie rostellum 0 – nie, 1 – tak
127. Viscidium półpłynne 0 – nie, 1 – tak
128. Viscidium komórkowe 0 – nie, 1 – tak
129. Viscidium wielowarstwowe 0 – nie, 1 – tak
130. Viscidium jednowarstwowe 0 – nie, 1 – tak
131. Viscidium równoległe do teguli 0 – nie, 1 – tak
132. Viscidium prostopadłe do teguli 0 – nie, 1 – tak
133. Viscidium połączone z masą pyłkową u nasady (basitony) 0 – nie, 1 – tak
134. Viscidium połączone z masą pyłkową w części centralnej (mesotony) 0 – tak, 1 – nie
135. Viscidium połączone z masą pyłkową u szczytu (acrotony) 0 – nie, 1 – tak
136. Hamulus 0 – brak, 1 – obecny
137. Hamulus dwuwarstwowy - typ *Tropidia* 0 – brak, 1 – obecny
138. Tegula 0 – brak, 1 – obecna
139. Tegula pojedyncza 0 – nie, 1 – tak
140. Tegula V-kształtna 0 – nie, 1 – tak
141. Tegula podwójna 0 – nie, 1 – tak
142. Tegula wielowarstwowa 0 – nie, 1 – tak
143. Tegula jednowarstwowa 0 – nie, 1 – tak
144. Tegula równa długości viscidium 0 – nie, 1 – tak
145. Tegula wyraźnie dłuższa niż viscidium 0 – nie, 1 – tak
146. Załącznia 0 – trójkomorowa, 1 – jednokomorowa

Dla każdej z cech określiłem jej atrybut względem każdego analizowanego rodzaju (OTU). Zastosowałem binarny (zero-jedynkowy) system kodowania atrybutów, gdyż jest on jednoznaczny oraz najczęściej stosowany

w analizie fenetycznej. Starłem się tak dobierać cechy, aby nie było konieczne stosowanie uproszczeń związanych z transformacją cech jakościowo wielostanowych (np. pręcik lekko zgięty – pręcik mocno zgięty) lub ilościowo wielostanowych (np. pollinia dwa – pollinii więcej niż dwa) na cechy binarne. Każdemu plezjomorficznemu (ewolucyjnie staremu) stanowi danej cechy nadałem atrybut 0, natomiast każdemu apomorficznemu (ewolucyjnie nowemu) stanowi - 1. Taki system kodowania znajduje zastosowanie zarówno w pracach fenetycznych, jak i w kladystycznych. Po zdefiniowaniu każdego rodzaju względem każdej cechy uzyskałem macierz danych zawierającą 126.436 atrybutów.

Do utworzenia hierarchicznych fenogramów wykorzystałem moduł analizy skupień programu *STATISTICA* (StatSoft inc. 1997). Ideą analizy fenetycznej jest grupowanie OTU według ich ogólnego podobieństwa, czyli według liczby wspólnych atrybutów. Proces ten nosi nazwę analizy skupień (analizy grupującej, clusters analysis) i jest typową metodą analizy stosowaną w taksometrii. Tego typu analizę dokonuje się poprzez utworzenie macierzy dystansu odległości, zwanej także macierzą podobieństwa, ukazującej pomiar podobieństwa lub różnic wszystkich możliwych kombinacji par OTU. Można ją wyznaczać na wiele sposobów. Wybór odpowiedniej miary jest według Sneatha i Sokala [36] subiektywny i zależy bezpośrednio od badacza. Przy stosowaniu dwustanowych cech najczęściej wybierane są trzy typy odległości: euklidesowa, euklidesowa kwadratowa oraz miejska. W niniejszym opracowaniu do obliczania dystansów odległości użyłem miary odległości miejskiej, zwanej również odległością „Manhattan” lub „city-blok”. Jest to przeciętna różnica mierzona wzdłuż wymiarów, określona wzorem  $D = \sum_i |X_{ij} - X_{ik}|$ . Miara ta oprócz analizy fenetycznej znajduje szerokie zastosowanie także w badaniach kladystycznych [18, 26, 37]. Sneath i Sokal [36] faworyzują użycie miary odległości typu „Manhattan” przy danych kodowanych binarnie, gdyż macierz odległości jest jednocześnie zestawieniem sumy przeciwnych stanów cech pomiędzy każdą parą taksonów. Innymi słowy dystans odległości między dwoma taksonami ukazuje liczbę cech jakimi różni się jeden takson od drugiego.

Na pierwszym etapie, gdy każdy obiekt reprezentuje swoje własne skupienie, odległości między nimi definiuje się przy pomocy wybra-

nej miary dystansu. Aby określić dystans między nowymi skupieniami, powstającymi z kolejno powiązanych obiektów, konieczne staje się zastosowanie zasady wiązania lub amalgamacji, która określi, kiedy dwa skupienia są dostatecznie podobne, aby można je było połączyć. W obecnym opracowaniu za główną metodę przyjąłem metodę średnich połączeń (UPGMA) proponowaną przez Sneatha i Sokala [36], a wykorzystywaną następnie w wielu opracowaniach [8, 22, 29, 45, 46]. Metoda ta jest efektywna zarówno, gdy obiekty formują naturalnie oddzielone zwarte skupienia, jak i wtedy, gdy są ustawione łańcuchowo. Jest to najczęściej stosowana metoda, szeroko polecana do badań taksonomicznych przez Sneatha i Sokala [36] oraz Clifforda i Stephensona [9]. Według Abbotta i in. [1] jest to metoda pozwalająca na łatwe i szybkie zademonstrowanie wyników, tam gdzie autora nie interesuje kształt jaki przyjmuje skupienie. Dla porównania wykonałem również fenogramy grupując rodzaje metodą pełnego wiązania (CL). Wcześniej porównanie metod amalgamacji przeprowadził McNeill [25] grupując trzema metodami (pojedynczego i pełnego wiązania oraz metodą średnich połączeń) rodzaje rodziny Portulacaceae.

### 3 UZYSKANE WYNIKI

W obecnym opracowaniu klasyfikację badanego rzędu oparłem na systemie zaproponowanym przez Szlachetko [41]. System ten opiera się w znacznej mierze na podobieństwach i różnicach w budowie morfologicznej i anatomicznej gynostemium, uwzględnia również szerokie spektrum danych z zakresu budowy części wegetatywnych (liście, kwiatostan, struktura nasion, velamen<sup>5</sup>, mikromorfologia). Każdy ponadrodzajowy takson jest w tym systemie politetyczny, co oznacza, iż indywidualnie żadna z cech wyróżniających go nie jest niezbędna ani jednocześnie wystarczająca do zaklasyfikowania do niego jednostek niższej rangi. Jest to rozwiązanie odmienne od użytych w klasyfikacjach całkowicie lub częściowo opartych na zasadach kladystycznych, gdzie zaklasyfikowanie taksonu do danej grupy oparte jest na obecności zwykle pojedynczej cechy (synapo-

morfii). Szlachetko [41], za Vermeulenem [44] i Rasmussenem [30], zaproponował podział rzędu Orchidales na trzy rodziny: Apostasiaceae, Cyprapediaceae i Orchidaceae. Tą ostatnią, grupującą 97 % gatunków storczyków, autor podzielił na osiem podrodzin (por tab. 1.)

Zależnie od liczby cech użytych do analizy, otrzymałem nieco odmienne rezultaty. Przy analizie wykorzystującej wszystkie 146 cech uzyskane skupienia taksonów odbiegały niekiedy znacznie od dotychczasowych klasyfikacji. Jak się wydaje w ten sposób można zlokalizować najwięcej konwergencji. Nieco odmienne rezultaty otrzymałem używając do analizy wyboru taksonomicznie istotnych cech oraz analizując jednostki politetyczne. Zwłaszcza te ostatnie były w wielu punktach zbieżne z dotychczasowymi klasyfikacjami. Wyniki uzyskane przy zastosowaniu dwóch odmiennych metod amalgamacji są generalnie podobne. Różnice pomiędzy metodą średnich połączeń a metodą pełnego wiązania dotyczyły głównie pojedynczych taksonów leżących „na skraju” skupień. Generalnie, były one większe wszędzie tam, gdzie rodzaje nie tworzyły wyraźnie odizolowanych skupień. Jeśli przy zastosowaniu metody średnich połączeń rodzaje zostały pogrupowane w wyraźne skupienia to metoda pełnego wiązania ukazywała z reguły identyczny, lub prawie identyczny ich rozkład.

#### 3.1 *Storczyki o więcej niż jednym płodnym pręciku – Rodziny Apostasiaceae Lindl. i Cyprapediaceae Lindl.*

Rodzina **Apostasiaceae** obejmuje tylko dwa australazjatyckie rodzaje *Apostasia* i *Neuwiedia*. Charakteryzuje ją niewyróżnicowana, petaloidalna<sup>6</sup> warzka oraz brak velamenu korzeniowego. Rodzaje te posiadają promienisty okwiat, bardzo słabo zaznaczoną kolumnę, o szyjce słupka i nitkach pręcików wolnych na znacznym odcinku. U *Neuwiedia* występują trzy płodne pręciki, zaś u *Apostasia* zwykle dwa, przy czym są one zrosnięte krawędziami w rodzaj daszka ponad szyjką słupka. Znamię u obu rodzajów zbudowane jest z trzech podobnych do siebie łatek. U *Apostasia* i *Neuwiedia* ziarna pyłku są sypkie i nie tworzą pollinii. Brak także caudicul,

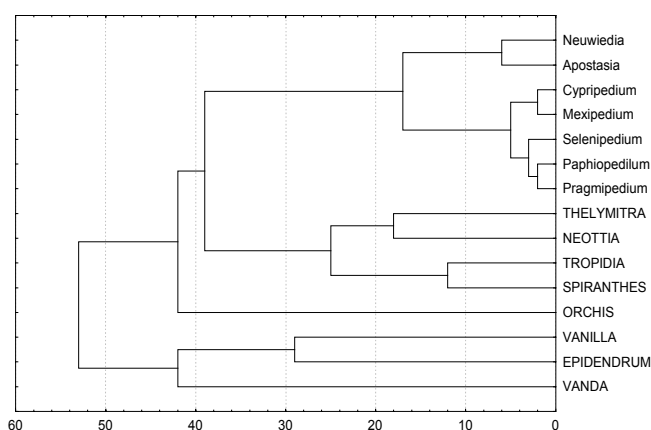
<sup>6</sup> Warzka petaloidalna – warzka o kształcie zbliżonym do innych płatków okwiatu

<sup>5</sup> Velamen – warstwa martwych komórek występująca na korzeniach storczyków epifitycznych, służąca m. in. do pobierania pary wodnej z otoczenia.

rostellum i viscidium<sup>7</sup> – struktur powszechnie występujących u Orchidaceae.

**Cypripediaceae** są również grupą niewielką. Obejmują pięć rodzajów występujących na całej kuli ziemskiej poza Afryką i Australią. Kluczową cechą tej rodziny jest obecność dwóch płodnych pręcików (boczne okółka wewnętrznego). Trzeci pręcik (środkowy okółka zewnętrznego) ulega przekształceniu w zwykle duże, tarczowate, łódkowate lub czasami palczaste staminodium. Kolumna jest tu wyraźna, znamię duże, o trzech zróżnicowanych pod względem wielkości i kształtu łatkach, pełniących jednak tą samą funkcję. Ważną cechą Cypripediaceae jest „trzewikowata” warzka. Rodzina ta jest często uważana za prymitywną, mimo iż jej rodzaje posiadają wiele wyspecjalizowanych cech [41].

Analizę fenetyczną Apostasiaceae i Cypripediaceae przeprowadziłem razem z rodzajami typowymi dla wszystkich podrodziny Orchidaceae. Przedstawiony fenogram (rys. 1) niezależnie od zastosowanej metody amalgamacji ukazał podział rzędu na dwa skupienia. Jedno obejmuje Vandoideae, Epidendroideae i Vanilloideae, drugie Orchidoideae, Spiranthoideae, Tropidioideae, Neottioideae i Thelymitroideae, wraz z rodzajami Apostasiaceae i Cypripediaceae, które tworzą dobrze izolowaną podgrupę. Taki układ fenogramu sugeruje podobieństwo pod względem budowy struktur generatywnych Apostasiaceae, Cypripediaceae i prymitywnych Orchidaceae, na co wskazywał m. in. Dressler [11].



Rys. 1. Fenogram Apostasiaceae i Cypripediaceae na tle rodzajów typowych dla podrodziny Orchidaceae.

<sup>7</sup> Caudiculae – trzoneczki, płonna część pollinii. Łączą się one z viscidium – czyli uczepek, strukturą przytwierdzającą pollinia do ciała zwierzęcia. Uczepek wywarzany jest przez rostellum – płonną łatkę znamienia.

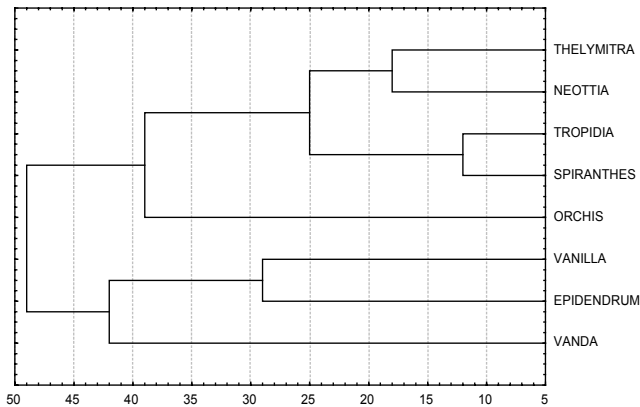
Biorąc pod uwagę pewne podobieństwa między Cypripediaceae i Apostasiaceae a Neottioideae i Tropidioideae, na przykład w budowie liści, nie można wykluczyć ich pokrewieństwa. Umieszczenie *Cypripedium* i *Apostasia* oraz *Thelymitra*, *Neottia*, *Tropidia*, *Spiranthes* i *Orchis* we wspólnym skupieniu wynika z faktu, iż storczyki o więcej niż jednym płodnym pręciku (*Cypripedium* i *Apostasia*) różnią się od pozostałych nielicznymi, aczkolwiek istotnymi cechami generatywnymi, których znaczenie zostało zminimalizowane dużą ilością cech użytych do analizy. *Neuwiedia* i *Apostasia* tworzą odrębną podgrupę w porównaniu z pozostałymi storczykami, co zdaje się uzasadniać wydzielenie ich w randze osobnej rodziny. Z uwagi na to, iż Cypripediaceae podzielono na mniejsze taksony głównie ze względu na różną budowę części wegetatywnych, niniejsza analiza numeryczna oparta wyłącznie na cechach generatywnych daje odmienne wyniki. Badane rodzaje zostały podzielone na dwa skupienia ze względu na rodzaj ziaren pyłku. Skupienie pierwsze grupuje *Cypripedium* i *Mexipedium*, charakteryzujące się tetradami, oraz jednokomorową zalążnią. Taka zalążnia występuje również i u *Paphiopedilum*, jednak posiada on ziarna pyłku w monadach i z tego powodu został umieszczony w skupieniu drugim, wraz z *Selenipedium* i *Phragmipedium*, u których z kolei występuje trójkomorowa zalążnia. Ponadto, *Paphiopedilum* różni się od *Phragmipedium* obecnością palczastych staminodiów, a *Selenipedium* wyróżnia się wyprostowanym pręcikiem. Rodzaje te należałoby poddać analizie fenetycznej opartej na szerszym spektrum cech z wegetatywnymi włącznie.

### 3.2 Storczyki o jednym płodnym pręciku – Rodzina Orchidaceae Juss.

Efektom analizy fenetycznej rodziny Orchidaceae – bez względu na metodę – jest jasne i jednoznaczne wyodrębnienie dwóch podrodziny storczyków Orchidoideae i Vandoideae (rys. 2). Za cechy diagnostyczne pierwszej z nich można uznać pręcik sztywno połączony z gynostemium, brak staminodiów, występowanie auricul<sup>8</sup>, pakietowate pollinia, wydłużone

<sup>8</sup> Auricule – drobne wyrostki, wytworzone przez nasadę pręcika; cecha uważana za synapomorficzną w podrodzynie Orchidoideae.

caudicule i podwójne viscidium. Cechami diagnostycznymi Vandoideae są: pręcik zgięty na początku ontogenezy, grzbietobrzusnie spłaszczone pollinia leżące w workach pyłkowych jedno za drugim, zredukowane przegrody między workami pyłkowymi, półpłynne caudicule oraz blaszkowata tegula<sup>9</sup>.



Rys. 2. Fenogram rodzajów typowych dla podrodziny Orchidaceae.

Znamiennym rezultatem tej analizy jest zestawienie konwergencji w ogólnym planie budowy prętosłupów podrodziny Spiranthoideae, Tropidioideae, Thelymitroideae i częściowo Neottioideae. Grupa ta charakteryzuje się następującą kombinacją cech; wyprostowanym pręcikiem oraz wyprostowanym rostellum (jeśli występuje), pollinia pudrowate lub zlepione visciną, ale i wtedy łatwo rozpadające się na pojedyncze ziarna pyłku, staminodia palczaste lub skrzydełkowate, zwykle pojedyncze viscidium. O tym, iż w tym wypadku mamy do czynienia z konwergencją, świadczy budowa części wegetatywnych, a szczególnie organizacja kwiatów tych roślin, a więc struktur nie uwzględnionych w niniejszej analizie. Pomimo pewnych cech wspólnych, wymienione grupy storczyków różni także kilka ważnych szczegółów w budowie gynostemiów, w szczególności hamulus<sup>10</sup>, caudicule i tegula. Jednak ze względu na liczbę analizowanych cech, nie miały one wpływu na otrzymane rezultaty.

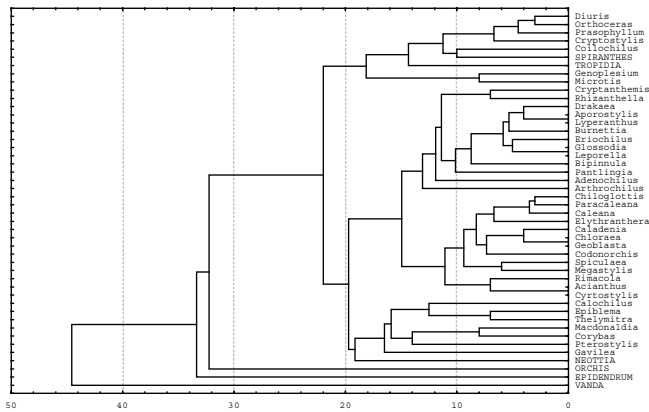
Podrodzina **Thelymitroideae** (Lindl.) Szlach. została wyodrębniona przez Szlachetko w 1991 roku, a jej klasyfikacja nieco zmodyfikowana później [41]. Cechami wyróżniającymi tą pod-

rodzinę są: obecność specyficznych korzeniowo-lodygowych bulw, zrolowane liście, ruchomy lub zrosły pręcik, skrzydłowate staminodia, wolne albo zrosłe z kolumną w różnokształtne wyrostki, pollinia często sklezione visciną, brak caudicul i auricul oraz pojedyncze viscidium (u części rodzajów). Występuje tu również mitra<sup>11</sup>. W poprzednich systemach rodzaje zaliczane obecnie do Thelymitroideae były zwykle rozdzielane pomiędzy różnej rangi wyższe jednostki, zwykle w sąsiedztwie Neottiinae lub Craniichidinae. Analizę fenetyczną Thelymitroideae z uwzględnieniem rodzajów typowych dla innych podrodziny (*Orchis*, *Tropidia*, *Spiranthes*, *Neottia*, *Epidendrum*, *Vanda*) wykonałem dla pełnego zestawu cech (rys. 3), natomiast analizie przy użyciu wybranych 58 cech poddałem wyłącznie Thelymitroideae (rys. 4). W wykonanych fenogramach rodzaje omawianej podrodziny zostały pogrupowane w skupienia odpowiadające klasyfikacji Szlachetko [41]. Jedynie podział Geoblasteae odbiega od wszystkich proponowanych dotąd systemów. Wynika to z faktu nie uwzględnienia w niniejszych badaniach cech wegetatywnych, w oparciu o które proponowano system tego plemienia. Rodzaj *Prasophyllum* pod względem budowy części generatywnych znajduje się blisko Diurideae, co jest zgodnie z sugestiami Rasmussena [30] i Szlachetko [40]. Również *Cryptostylis* pod względem budowy gynostemium jest podobny do Spiranthoideae, co sugerował wcześniej Dressler [11]. Jednak wspólne cechy wegetatywne *Cryptostylis* i Thelymitroideae uzasadniają jego klasyfikację w tej podrodziny. Wynik analizy fenetycznej nie daje jednoznacznej odpowiedzi, co do miejsca Thelymitroideae w systemie Orchidales. Z analizy wyłącznie struktur płciowych wynika, iż wyróżnianie tej podrodziny nie jest zasadne i rodzaje tu zaliczane powinny zostać rozdzielone pomiędzy inne podrodziny Orchidaceae, co byłoby zgodne z kladystyczną analizą, zaproponowaną przez Burns-Balogh i Funk [6].

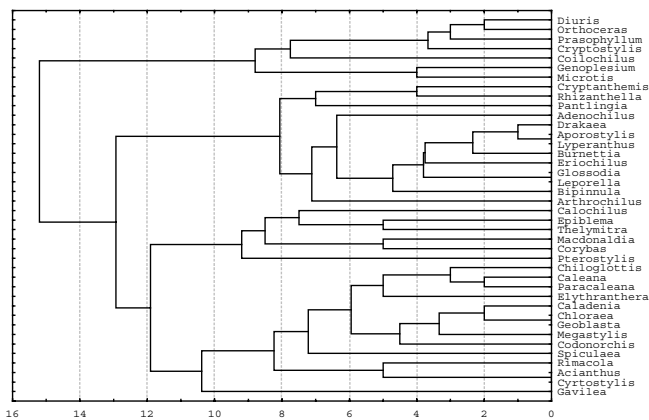
<sup>11</sup> Mitra – struktura będąca połączeniem nitki płodnego pręcika i staminodiów, ale niemal niezrosnięta z szyjką słupka.

<sup>9</sup> Tegula – wytwór zewnętrznej skórki rostellum, zbudowana z komórek higroskopijnych.

<sup>10</sup> Hamulus – wyrostek stanowiący zakrzywiony w kierunku pręcika szczyt rostellum.



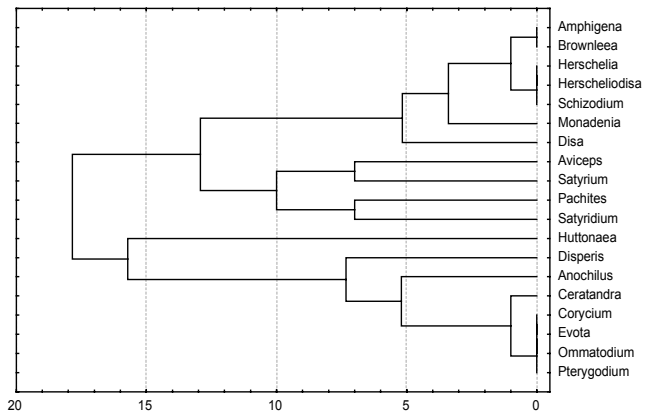
Rys. 3. Fenogram Thelymitroideae oraz rodzajów typowych dla innych podrodziny.



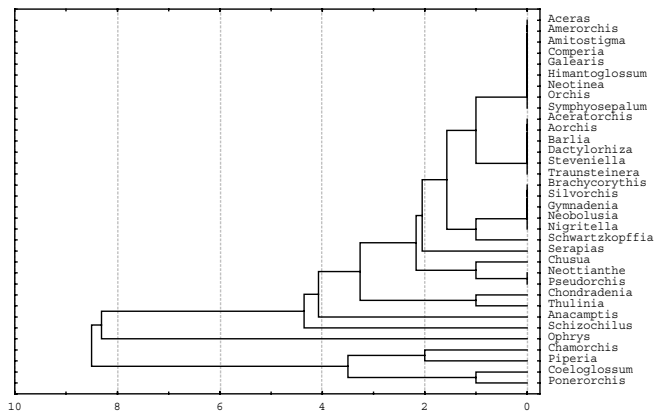
Rys. 4. Fenogram Thelymitroideae.

W ujęciu Szlachetko [41] do podrodziny **Orchidoideae** zostało zaklasyfikowanych 78 rodzajów w 11 podplemionach i pięciu plemionach. Wykonana analiza fenetyczna ukazuje rodzaje tej podrodziny jako dobrze zdefiniowaną grupę, która zwykle tworzy wyraźnie oddzielone skupienie. Analiza potwierdziła zasadność wyizolowania w monotypowym plemieniu rodzaju *Huttonaea* [22, 40] (rys. 5), natomiast w przeciwieństwie do dotychczasowych klasyfikacji, wykazała odmienność rodzajów *Ophrys* oraz *Chamorchis*, *Coeloglossum*, i *Ponerorchis* (rys. 6). Wyłączenie pierwszego z nich spośród Orchidinae potwierdza propozycję utworzenia monotypowego podplemienia Ophrydine [27]. Wydaje się, że również *Chamorchis*, *Coeloglossum*, i *Ponerorchis*, zasługują w pełni na wydzielenie ich w randze podplemienia. Za ich cechy diagnostyczne uznać można wąski łącznik i równoległe leżące worki pyłkowe. Ponadto uzyskane wyniki potwierdzają wyraźne podobieństwo pomiędzy Platantherineae i Habenariinae (rys. 7), co prawdopodobnie jest

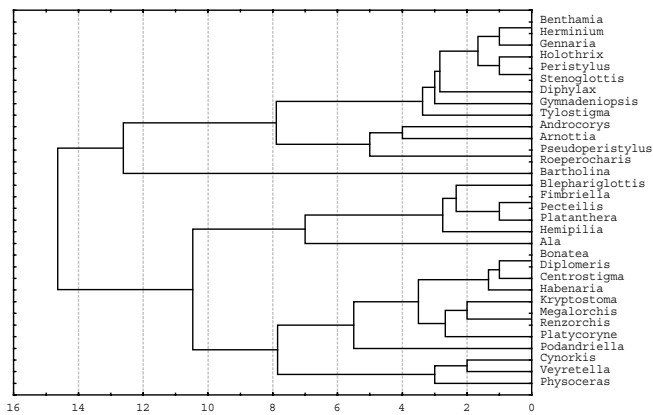
wyrazem pokrewieństwa tych dwóch grup. Rodzaj *Tylostigma* był do tej pory błędnie umieszczany w podplemieniu Platantherineae, tymczasem szczegóły budowy struktur generatywnych jednoznacznie wskazują na jego podobieństwo do Herminiinae. Natomiast do Habenariinae budową gynostemium nawiązuje rodzaj *Androcorys* dotychczas klasyfikowany w monotypowe podplemie Androcorytinae na podstawie bardzo szerokiego łącznika i rozszerzonych u podstawy, maczugowatych worków pyłkowych. Pozycja systematyczna *Androcorys* nie jest więc do końca wyjaśniona i wymaga dalszych badań.



Rys. 5. Fenogram Diseae, Huttonaeae, Coryciaceae i Satyriaceae (Orchidoideae).



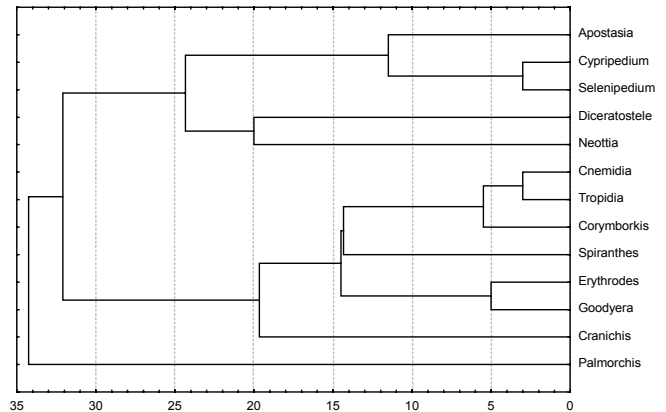
Rys. 6. Fenogram podplemienia Orchidinae (Orchidoideae).



Rys. 7. Fenogram plemienia Orchideae z wyłączeniem Orchidoideae (Orchidoideae).

Podrodzina **Tropidioideae** (Pfitz.) Szlach. została wyodrębniona przez Szlachetko [41] i obejmuje trzy pantropikalne rodzaje *Cnemidia*, *Corymborkis* i *Tropidia*. Były one dotychczas łączone z Neottieae, Neottioideae lub Spiranthoideae i charakteryzują się obecnością dużych, pofałdowanych liści, nasionami typu *Goodyera*, wyprostowanym pręcikiem, wydłużonym rostellum oraz obecnością specyficznego hamulusa, zbudowanego z dwóch rodzajów komórek, tworzących dwie wyraźnie różniące się warstwy. Warstwę dolną tworzą komórki niewielkie i silnie upakowane, podczas gdy górną - luźno ułożone, duże komórki z licznymi wypustkami. Ten typ hamulusa nie występuje u żadnych innych storczyków i jest niewątpliwie ewolucyjną zdobyczą tych roślin. Analizę fenetyczną tej podrodziny przeprowadziłem razem z taksonami charakterystycznymi dla podrodziny z którymi w przeszłości Tropidioideae były łączone - Spiranthoideae (*Goodyera*, *Erythrodes*, *Spiranthes* i *Cranichis*), Neottioideae (*Neottia*, *Diceratostele*), Vanilloideae (*Palmorchis*), jak również z Apostasiaceae i Cyprapediaceae (*Apostasia*, *Cypripedium* i *Selenipedium*). W otrzymanych fenogramach rodzaje podrodziny Tropidioideae budują małe skupienie stanowiące część asocjacji Spiranthoideae (rys. 8). Wynika to, jak się zdaje z dwóch powodów. Tropidioideae różnią się od Spiranthoideae nielicznymi cechami w budowie gnostemium (spośród których najistotniejszy jest typ hamulusa). Drugi powód to istotne różnice w budowie części wegetatywnych pomiędzy Spiranthoideae i Tropidioideae nie uwzględnione w niniejszej analizie. Wykonane fenogramy potwierdzają bliskie podobieństwo Spiranthoideae i Tropidioideae, natomiast wykluczają włączenie rodzajów *Cnemidia*, *Tro-*

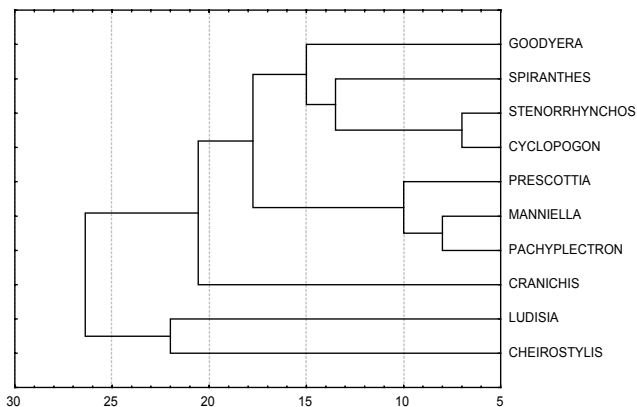
*pidia* i *Corymborkis* do plemienia Cranichideae, co postulowali Dressler [10] i Burns-Balogh i Funk [6]. Również propozycja połączenia *Corymborkis* z *Palmorchis* i *Diceratostele* [15] wydaje się być zdecydowanie błędna w świetle otrzymanych wyników.



Rys. 8. Fenogram rodzajów Tropidioideae.

Pozycja taksonomiczna oraz zakres rodzajowy podrodziny **Spiranthoideae** Dressl. były dyskutowane przez wielu taksonomów. Podrodzinę tę opisał Dressler w 1979 roku, za cechy diagnostyczne uznając wyprostowany, lecz silnie odgięty do tyłu pręcik oraz pollinia połączone apikalnie z viscidium. Do podrodziny tej Dressler [10, 11] włączył dwa plemiona, Cranichideae i Erythrodeae, w roku 1983 dodając do nich Tropidieae. We wcześniejszych systemach Cranichideae i Erythrodeae zaliczano - zależnie od ujęcia - do „Neottieae” (Lindley [23], Bentham [3], Pfitzer [28], Mansfeld [24]) lub Neottioideae (Schlechter [33] - jako podrodzina „Polychondreae”, Garay [19], Brieger [4]). W większości systemów powstałych po 1979 roku (Dressler [11, 12, 15]; Burns-Balogh & Funk [6], Szlachetko [41]) zaakceptowano rozdzielenie Spiranthoideae od Neottioideae. W pracach z 1990 i 1993 Dressler twierdził, iż Spiranthoideae to izolowana grupa, powstała niezależnie, prawdopodobnie z Apostasioideae, stanowiąca grupę siostrzaną Orchidoideae. Jednakże wyraźnie odmienna budowa prętosłupa rodzajów Spiranthoideae i Orchidoideae wyklucza tezę o pokrewieństwie Spiranthoideae i Orchidoideae. Również wykonana analiza nie potwierdziła podobieństw (pokrewieństw) między Spiranthoideae, a storczykami wielopręcikowymi, zwłaszcza *Apostasia* (por. rys. 1). W obrębie Spiranthoideae umieszczone są bardzo zróżnicowane pod względem budowy gyno-

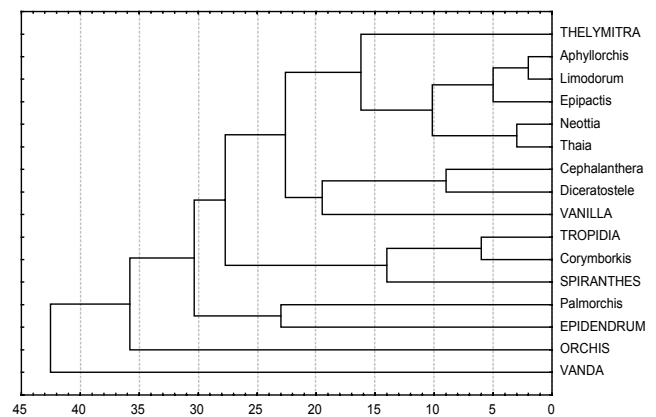
stemium i prawdopodobnie szybko ewoluujące grupy - Goodyerinae i Spiranthinae. U obu, a zwłaszcza u Spiranthinae, powszechnie występuje zjawisko konwergencji. Konieczne są zatem dalsze badania taksonomiczne tych podplemion. Analiza fenetyczna Cranichideae potwierdziła słuszność jego wąskiego ujęcia [41], z równoczesnym przesunięciem klasyfikowanych tu wcześniej Prescotttiinae [11] do Spiranthae. Również wyniki analizy nie potwierdziły sugestii Dresslera [11, 12, 15] oraz Burns-Balogh i Funk [6] o włączeniu *Manniella* i *Pachyplectron* do Cranichideae (rys. 9).



Rys. 9. Fenogram rodzajów typowych podplemion Spiranthoideae.

Podrodzina **Neottioideae** Lindl. w ujęciu Szlachetko [41] obejmuje najstarszą, reliktową linię ewolucyjną storczyków jednoprzęcikowych, o stosunkowo prostej organizacji gynostemium. Prętosłup składa się tu z wyprostowanego, ruchomego przęcika, w którym znajdują się syplkie pollinia, zbudowane zwykle z monad, obecne jest prymitywne rostellum, często nie różniące się morfologicznie od płodnych łatek znamienia, nie wytwarzające zwykle viscidium. Jeśli viscidium jest produkowane, charakteryzuje się strukturą półpłynną, bezkomórkową, nie znaną u innych rodzajów storczyków. Staminodia u Neottioideae mogą być wydłużone, nitkowate, przypominające budową nitki płodnych przęcików. Często zresztą ulegają redukcji. Zakres rodzajowy Neottioideae ulegał na przestrzeni czasów daleko idącym zmianom. Dla przykładu Garay [20] podzielił Neottioideae na trzy plemiona Neottieae, Epipogieae i Cranichideae. Podział ten nie został zaaprobowany przez Dresslera [10, 11], który włączył Neottieae (podzielone na dwa podplemiona Limodorinae i Listerinae) do Orchidoideae, podczas gdy

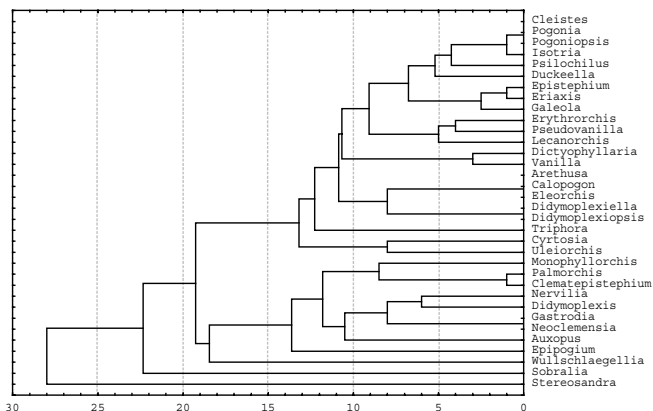
Brieger [4] restytuował Neottioideae klasyfikując do nich cztery plemiona Tropicidae, Spiranthae, Diurideae i Neottieae. Ostatnio Szlachetko [41] pozostawił w Neottioideae jedynie dwa plemiona Diceratostelee i Neottieae, włączając do nich najprymitywniejsze storczyki jednoprzęcikowe, o stosunkowo prostej organizacji gynostemium. Z analizy fenetycznej omawianej podrodziny wynika (rys. 10), iż jej rodzaje wykazują podobieństwo w budowie gynostemium do Thelymitroideae. Połączenie obu tych grup, proponowane było wcześniej w wielu systemach (Schlechter [33], Dressler i Dodson [16], Garay [20]), a ostatnio przez Burns-Balogh i Funk [6]. Duże różnice w budowie gynostemium, zdają się wykluczać natomiast pokrewieństwo, między Orchidoideae a Neottioideae, podważając tym samym sugestie Dresslera [11, 12, 13, 14]. Podobieństwo Neottioideae do Vanilloideae oparte jest prawdopodobnie na wspólnym pochodzeniu, co jest z kolei zgodne z opinią Briegera [5] i Szlachetko [41]. Sugierowane przez Sterna i innych [39] oraz Dresslera [14, 15] „taksony siostrzane”, *Corymborkis*, *Palmorchis* i *Tropidia*, różnią się w znacznym stopniu zarówno od *Cephalanthera*, *Diceratostelee*, jak i od *Neottia*, co jest wbrew opinii tych autorów.



Rys. 10. Fenogram podrodziny Neottioideae na tle innych taksonów.

Cechami charakterystycznymi podrodziny **Vanilloideae** (Lindl.) Szlach. są obecność apikalnego clinandrium, czyli kieszeni powstałej ze zrośnięcia się krawędzi szyjki słupka z krawędzią staminodiów i nitką zgiętego na szczycie przęcika. Szeroka podstawa przęcika osadzona jest zwykle wysoko ponad szczytem rostellum. Łącznik przęcika jest gruby i mięsisty, tworząc okrywą ponad workami pyłkowymi.

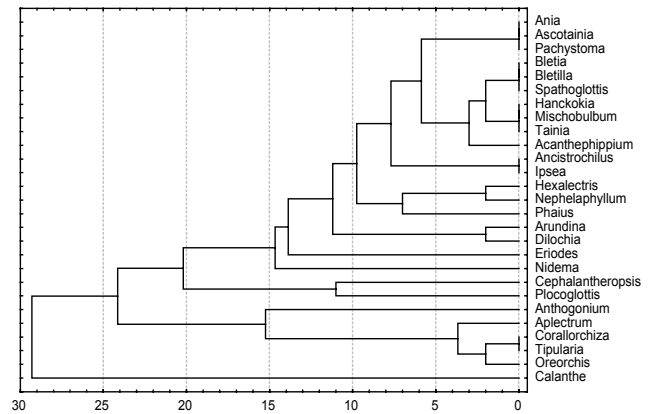
Pollinia są sypkie, przeważnie zbudowane z monad. Według klasyfikacji zaproponowanej przez Szlachetko [41] podrodzina ta tworzy sześć plemion, których rodzaje we wcześniejszych systemach były najczęściej klasyfikowane pomiędzy Epidendroideae. Fenogramy tej podrodziny są bardzo zróżnicowane, a wzajemny rozkład rodzajów nie pokrywa się z żadną dotychczasową klasyfikacją tej grupy. Wynika to jak się zdaje, z faktu, iż Vanilloideae to ewolucyjnie stara grupa, ewoluująca niezależnie w kilku kierunkach. Specjacja zaczynała się tu prawdopodobnie na poziomie cech wegetatywnych a dopiero w drugiej kolejności dotyczyła modyfikacji gynostemium. Stąd zapewne, tak liczne konwergencje w tej grupie. Po drugie, Vanilloideae zostały wydzielone w oparciu o kombinację cech i dotychczasowe badania nie pozwoliły ustalić żadnej synapomorfii dla tej podrodziny. Być może więc, jej zakres jest zbyt szeroki i niektóre rodzaje (*Wulschlaegellia* czy *Sobralia*) należałoby z niej usunąć. Wynik analizy fenetycznej ukazał wyraźną różnicę między *Sobralia* a pozostałymi Arethuseae (rys. 11).



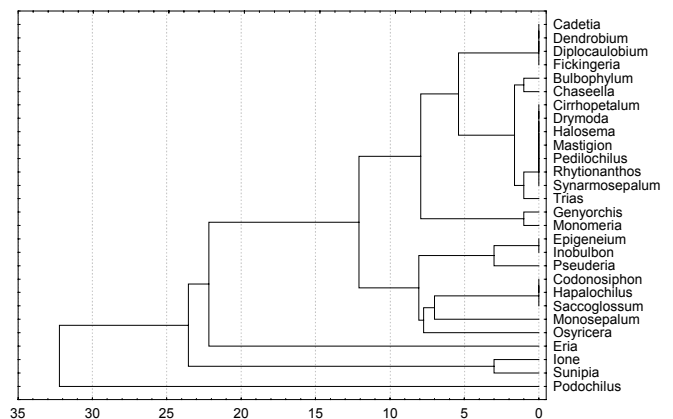
Rys. 11. Fenogram podrodziny Vanilloideae.

Analiza fenetyczna podrodziny **Epidendroideae** Lindl. nie dostarczyła jednoznacznych wyników. Zakres rodzajowy Epidendroideae zmieniał się wraz z podejściem badaczy do problemu klasyfikacji Orchidaceae. Czasami był bardzo wąski, innym razem szeroki i obejmował około 70 % wszystkich rodzajów storczyków. Wykonane fenogramy są bardzo zróżnicowane, a rodzaje nie zostały pogrupowane w wyraźne skupienia. Uzyskane wyniki sugerują zaklasyfikowanie rodzaju *Calanthe* w randze monotypowego podplemienia (rys. 12), podniesienie rangi Sunipiinae i wydzielenia ich spośród Dendrobieae (rys. 13). Analiza potwierdza zasadność

wydzielenia *Meiracyllium* w monotypowym podplemieniu, natomiast brak jest przesłanek do nadania takiej rangi rodzajowi *Ridleyella*, jak to proponował Dressler (1993) oraz *Chilopogon* – co sugerował Szlachetko (1995). Ranga systematyczna *Meiracyllium* wymaga dalszych badań.



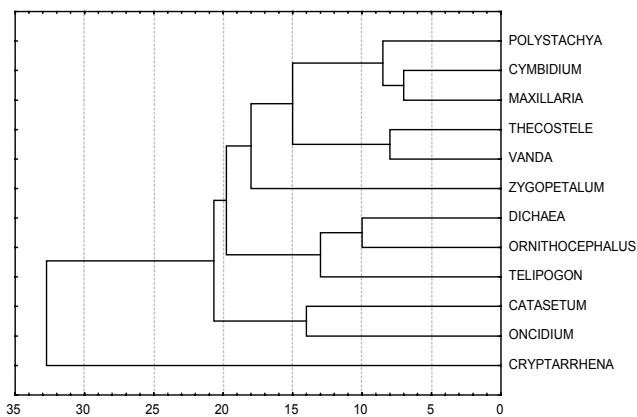
Rys. 12. Fenogram plemienia Bletieae (Epidendroideae).



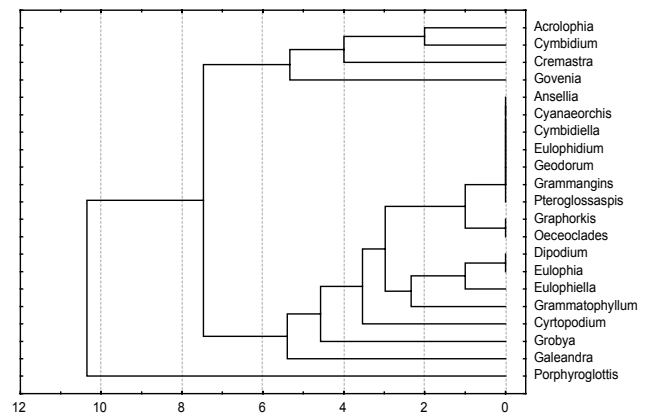
Rys. 13. Fenogram rodzajów plemienia Dendrobieae (Epidendrobieae).

Podobnie jak Orchidoideae, podrodzina **Vandroideae** Endl. stanowi pod względem budowy gynostemium grupę dobrze wyizolowaną i odróżniającą się od pozostałych Orchidales. Podrodzina ta obejmuje - zależnie od ujęcia - około 335 rodzajów oraz prawie 50 % gatunków storczyków. Jest ona uważana za najbardziej ewolucyjnie zaawansowaną podrodzina Orchidaceae. Pręcik ulega tu zgięciu w początkowych stadiach ontogenezy i odpada przy zapylaniu. Zanikają też przegrody między workami pyłkowymi. Pollinia są cztery lub dwa zaopatrzone w lepkie, bezkomórkowe caudicule oraz tegułę. Pollinia wraz z tegułą, viscidium i rostellum tworzą pollinarium. Uzyskane skupienia

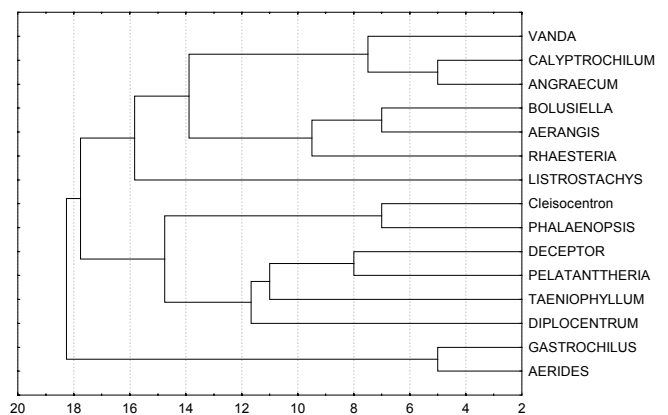
w większości odpowiadają klasyfikacji Vandoideae zaproponowanej przez Szlachetko [41]. W niektórych przypadkach (szczególnie plemiona Cymbidieae, Zygopetaleae i Vandaeae) rodzaje grupowane są w skupienia głównie pod względem liczby pollinii, a niekiedy składają się z rodzajów nie różniących się pod względem budowy gnostemium. Uzyskane wyniki potwierdzają zasadność wyłączenia niektórych taksonów z dotychczasowych jednostek ponadrodzajowych. Są to: *Claderia* i *Bromhaedia* (obecnie Polystachyeae), *Eriopsis* (Maxillarieae) i *Determania* (Oncidieae). Również zasadne jest nadanie rangi plemienia rodzajowi *Cryptarrhena* (rys. 14). Jednocześnie wynik analizy fenetycznej sugeruje zmiany pozycji systematycznej niektórych rodzajów: *Cleisocentron* (obecnie Deceptorinae, Vandaeae –), *Ypsilopus* (Calyptrochilinae, Vandaeae), *Polyotidium* (Macradeniinae, Oncidieae) lub wydzielenie ich w nowe jednostki - *Porphyroglottis* (Cymbidiinae, Cymbidieae - rys. 15). Rodzaj *Polyotidium* obecnie [41] włączany do Macradeniinae (Oncidieae) wykazuje większe podobieństwo do Leochilinae, natomiast *Cleisocentron* klasyfikowany w Deceptorinae (Vandaeae) budową gnostemium bardziej przypomina Phalaenopsidinae (rys. 16).



Rys. 14. Fenogram rodzajów typowych dla plemion Vandoideae.



Rys. 15. Fenogram rodzajów plemienia Cymbidieae (Vandoideae).



Rys. 16. Przykładowy fenogram rodzaju *Cleisocentron* na tle podplemion Vandaeae (Vandoideae).

#### 4 WNIOSKI KOŃCOWE

Uzyskane wyniki analizy numerycznej rzędu Orchidales są najbliższe systemowi zaproponowanemu przez Szlachetko [41] mimo, iż autor ten wykorzystywał przy konstrukcji systemu, poza strukturami generatywnymi, szerokie spektrum danych z różnych dziedzin. Pozostałe systemy w znacznym stopniu różnią się od rezultatów niniejszej analizy, chociaż w wielu wypadkach znaleźć można pewne punkty styeczne. Do nich należy np. zakres rodzajowy podrodzin Orchidoideae (Garay [20], Senghas [34], Burns-Balogh & Funk [6]) i Vandoideae (Garay [20], Sengas [35]). Rzeczą znaną jest, iż system Burns-Balogh i Funk [6] oparty wyłącznie na cechach generatywnych, w większości nie przystaje do otrzymanych wyników. Jak się wydaje, jest to spowodowane zbyt skąpyimi danymi morfo-anatomicznymi (360 przebadanych ro-

dzajów), na których opierały się obie autorki przy konstruowaniu swojego systemu.

Wyniki niniejszej analizy numerycznej dają przesłanki do:

- podniesienia do rangi plemienia Sunipiinae (Epidendroideae);
- wyodrębnienia 3 nowych podplemion z następującymi rodzajami:
  - Ophrydinae - *Ophrys*
  - Ponerorchidinae - *Chamorchis*, *Coeloglossum*, *Ponerorchis*
  - Porphyroglottidinae - *Porphyroglottis*
- zmiany pozycji taksonomicznej rodzajów *Androcorys*, *Tylostigma* (Orchidoideae), *Cleisocentron*, *Polyotidium*, *Ypsilopus* (Vandoideae)
- utrzymania sugerowanej przez Szlachetko [41] pozycji taksonomicznej taksonów krytycznych - *Huttonaea* (Orchidoideae), Cranichideae, *Pachyplectron* (Spiranthoideae), *Cephalanthera*, *Diceratostele* (Neottioideae), *Bromhaedia*, *Claderia*, *Cryptarrhena*, *Determannia*, *Eriopsis*, (Vandoideae).

W świetle niniejszej analizy numerycznej niemożliwe jest zajęcie jednoznacznego stanowiska odnośnie pozycji taksonomicznej takich grup jak: Geoblasteae (Thelymitroideae), Goodyerinae, Spiranthinae (Spiranthoideae), Vanilloideae, Blettiinae, Epidendreae, a zwłaszcza *Meiracyllium* (Epidendroideae), Thecosteleae, *Cirrhaea*, *Coryanthes* (Vandoideae). Ani wyniki badań morfo-anatomicznych, ani embriologicznych nie dostarczają rozstrzygających danych na ten temat. Być może badania molekularne będą w tym zakresie pomocne.

Stosując dwie podstawowe w taksonomii fenetycznej metody amalgamacji, to jest średnich połączeń (UPGMA) oraz pełnego wiązania (CL), otrzymałem zbliżone wyniki. Pewne rozbieżności dotyczyły jedynie rodzajów leżących „na skraju” skupień oraz taksonów bardzo zmiennych, wymagających rewizji taksonomicznych lub słabo poznanych. Odmienne rezultaty otrzymywałem wykorzystując do analizy komplet 146 cech oraz wybór cech diagnostycznych dla poszczególnych jednostek systematycznych. W tym ostatnim przypadku fenogramy były zwykle zbieżne z niektórymi z dotychczasowych klasyfikacji. Jednakże budowa fenogramu w oparciu o jedną grupę cech prowadzić może do pewnych zafałszowań. Często zdarza się, iż rodzaje oddalone od siebie filogenetycznie, a zbliżone pod względem planu budowy prętosłupa klasyfikowane są razem. Podobna

budowa gynostemium u tych rodzajów może być wynikiem przystosowania do tej samej strategii zapylania. Łączenie filogenetycznie oddalonych taksonów to znany w analizie fenetycznej problem nazwany przez Sneatha i Sokala [36] „brakiem odzwierciedlenia osi czasu”.

## BIBLIOGRAFIA

- 1) Abbott L. A., Bisby F. A., Rogers D. J. 1985. Taxonomic Analysis in Biology. Computers, Models and Databases. 311 ss. Columbia Univ. Press, New York.
- 2) Adanson M. 1763. Familles des Plantes. 266 ss. Paris.
- 3) Bentham G. 1881. Ordo CLXIX. Orchideae. - W: G. Bentham, J. D. Hooker (red.), Genera plantarum. s. 460-636. Kew Herbarium, London.
- 4) Brieger F. G. 1974-1975. 3. Unterfamilie: Neottioideae. - W: F. G. Brieger, R. Maatsch, K. Senghas (red.), Die Orchideen. R. Schlechter, Paul Parey Verlag, Berlin - Hamburg, s. 284-358
- 5) Brieger F. G. 1975-1981. 4. Unterfamilie: Epidendroideae. - W: F. G. Brieger, R. Maatsch, K. Senghas (red.), Die Orchideen. R. Schlechter, s. 359-752. Paul Parey Verlag, Berlin - Hamburg.
- 6) Burns-Balogh P., Funk V. A. 1986. A phylogenetic analysis of the Orchidaceae. - Smiths. Contr. Bot. 611: 1-79.
- 7) Cain A. J., Harrison G. A. 1960. Phyletic weighting. - Proc. Zool. Soc. 135: 85-98.
- 8) Clifford H. T., Lavarack P. S. 1974. The role of vegetative and reproductive attributes in the classification of the Orchidaceae. - Biol. J. Linn. Soc. 6: 97-110.
- 9) Clifford H. T., Stephenson W. 1975. An introduction to numerical classification. 224 ss. Academic Press, New York.
- 10) Dressler R. L. 1979. The subfamilies of the Orchidaceae. - Selbyana 5(2): 197-206.
- 11) Dressler R. L. 1981. The orchids, natural history and classification. 332 ss. Harvard University Press, Cambridge.
- 12) Dressler R. L. 1983. Classification of the Orchidaceae and their probable origin. - Telopea 2(4): 413-424.
- 13) Dressler R. L. 1987. Cladistic analysis of the Orchidaceae. A commentary. - Lindleyana 2(2): 66-71.
- 14) Dressler R. L. 1990a. The Neottieae in orchid classification. - Lindleyana 5(2): 102-109.
- 15) Dressler R. L. 1993. Phylogeny and classification of the orchid family. 314 ss. Dioscorides Press, Portland.
- 16) Dressler R. L., Dodson C. H. 1960. Classification and phylogeny in the Orchidaceae. - Ann. Miss. Bot. Gard. 47: 25-67.
- 17) Endlicher S. 1840. Gynandrae, Apostasiae. - W: S. Endlicher, Genera Plantarum. Ordines Naturales, Apud F. Beck Universitatis Bibliopolam, Vindobonae, s. 185-221.
- 18) Farris J. S. 1970. Methods for computing Wagner trees. - Syst. Zool. 19: 83-92.
- 19) Garay L. A. 1960. On the origin of the Orchidaceae. - Bot. Mus. Leaflet, Harvard Univ. 19(3): 57-96.
- 20) Garay L. A. 1972. On the origin of the Orchidaceae. II. - J. Arnold Arbor. 53: 202-215.
- 21) Judd W. S., Stern W. L., Cheadle V. I. 1993. Phylogenetic position of *Apostasia* and *Neuwiedia* (Orchidaceae). - Bot. J. Linn. Soc. 113: 87-94.
- 22) Lavarack P. S. 1976. The taxonomic affinities of the Australian Neottioideae. - Taxon 25(2/3): 289-296.

- 23) Lindley J. 1840. The genera and species of Orchidaceous plants. 553 ss. Ridgways, London.
- 24) Mansfeld R. 1938. Über das System der Orchidaceae-Monandreae. - Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 13: 666-676.
- 25) McNeill J. 1975. A generic revision of Portulacaceae tribe Montieae using techniques of numerical taxonomy. - Can. J. Bot. 53: 789-809.
- 26) Nelson C. H., Horn G. S. van. 1975. A simplified method for constructing Wagner networks and the cladistics of Pentachaeta (Compositae, Astereae). - Brittonia 27: 362-372.
- 27) Quentin P. 1995. Synopsis des Orchidees Europeennes. Cahiers, Soc. Franc. d'Orchid. No.2: 1-141.
- 28) Pfitzer E. 1887. Entwurf einer Natürlichen Anordnung der Orchideen. 108 ss. Carl Winter's Universitaetbuchhandlung, Heidelberg.
- 29) Pridgeon A. M. 1982. Numerical analyses in the classification of the Pleurothallidinae (Orchidaceae). - J. Linn. Soc. Bot. 85: 103-131.
- 30) Rasmussen F. N. 1985. Orchids. - W: R. Dahlgren, H. T. Clifford, P. F. Yeo. (red.) The families of the monocotyledones - structure, evolution and taxonomy. ss.249-274. Springer Verlag, Berlin.
- 31) Reichenbach H. G. 1852. Orchidaceae. - W: W. G. Walpers (red.) Annales botanices systematicae III. Leipzig.
- 32) Rolfe R. A. 1909-1912. The evolution of the Orchidaceae. - Orchid Rev. 21: 17-20.
- 33) Schlechter R. 1926. Das System der Orchidaceen. - Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 9(88): 563-591.
- 34) Senghas K. 1973. 2. Unterfamilie: Orchidoideae. W: F. G. Brieger, R. Maatsch & K. Sengas (red.), die Orchideen. R. Schlechter. s. 199-284. Paul Parey Verlag, Berlin-Hamburg.
- 35) Senghas K. 1986-1989. 15. Tribus: Vandae. W: F. G. Brieger, R. Maatsch & K. Sengas (red.), die Orchideen. R. Schlechter. s. 973-1392. Paul Parey Verlag, Berlin-Hamburg.
- 36) Sneath P. H. A., Sokal R. R. 1973. Numerical Taxonomy: the principles and Practice of Numerical Classification. 533 ss. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- 37) Stace C.A. 1989. Plant Taxonomy and Biosystematic. 264 ss. Arnold, London.
- 38) StatSoft, Inc. 1997. *STATISTICA* for Windows [Computer program manual]. Tulsa.
- 39) Stern W. L., Morris M. W., Judd W. S., Pridgedon A. M., Dressler R. L. 1993. Comparative vegetative anatomy and systematic of Spiranthoideae (Orchidaceae). - J. Linn. Soc., Bot. 113: 161-197.
- 40) Szlachetko D. L. 1991c. Thelymitroideae, a new subfamily within Orchidaceae. - Fragm. Flor. Geobot. 36(1): 33-49.
- 41) Szlachetko D. L. 1995. Systema Orchidalinum. - Fragm. Flor. Geobot, Supl. 3: 1-137.
- 42) Szlachetko D. L., Rutkowski P. 1998 (w druku). Gynostemium Orchidalium Vol. 1. Apostasiaceae, Cypridiaceae, Orchidaceae - Thelymitroideae, Orchidoideae, Tropicidioideae, Spiranthoideae, Neottioideae, Vanilloideae. Ann.Bot. Fenn.
- 43) Tyteca D., Dufrene M. 1993. On the use of distances in the taxonomic study of the critical plant groups - case studies of western European Orchidaceae. - Ann. Bot. 71: 257-277.
- 44) Vermeulen P. 1966. The system of the Orchidales. - Acta Bot. Neerl. 15: 224-253.
- 45) Watson L., Clifford H. T., Dallwitz M. J. 1985. The Classification of Poaceae. Subfamilies and Supertribes. - Aust. J. Bot. 33: 433-484.
- 46) Watson L., Dallwitz M. J., Johnston C. R. 1986. Grass genera of the World: 728 Detailed Descriptions from an Automated Database. - Aust. J. Bot. 34: 223-230.