

На правах рукописи



ЕФИМОВ  
ПЕТР ГЕННАДЬЕВИЧ

РОД *PLATANThERA* Rich. (*ORCHIDACEAE* Juss.) И БЛИЗКИЕ РОДЫ  
ВО ФЛОРЕ РОССИИ

03.00.05. – «Ботаника»

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

2007

Работа выполнена в Отделе Гербарий высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

Научный руководитель:

доктор биологических наук

**Аверьянов Леонид Владимирович**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук

**Шамров Иван Иванович,**

кандидат биологических наук

**Смекалова Тамара Николаевна**

**Ведущая организация** – Санкт-Петербургский государственный университет.

Защита состоится 10 октября 2007 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета К 002.211.01 при Ботаническом институте им. В. Л. Комарова по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. Факс: (812) 234-45-12.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

Автореферат разослан « 17 » августа 2007 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,

кандидат биологических наук



О. С. Юдина

# 1 Введение

## 1.1 Актуальность темы

Род *Platanthera* Rich. s. l. – одна из групп орхидных, нуждающаяся в настоящее время в полной таксономической ревизии. Это определяется несколькими причинами. Одной из них является то, что до сих пор не сложилось единого научно обоснованного взгляда в вопросе разделения рода *Platanthera* на мелкие роды, описанные как *Tulotis* Raf., *Limnorchis* Rydb., *Pseudodiphryllum* Nevski, *Lysiella* Rydb. и другие. Критическая обработка рода *Platanthera* в мировом масштабе не проводилась с 1901 года (Kraenzlin, 1901). основополагающим этапом в изучении этой группы в России явилась таксономическая обработка С. А. Невского во «Флоре СССР» (1935). К настоящему времени обе работы устарели и требуют существенных изменений и дополнений, поскольку за прошедший период накопилось много новых, и зачастую противоречивых сведений по таксономии, географическому распространению видов, а также описано множество новых таксонов с сопредельных территорий. Обработка во «Флоре СССР» устарела также в номенклатурном отношении, придя в несоответствие с правилами последнего «Международного Кодекса ботанической номенклатуры» (McNeill et al., 2006). Последующие обработки этой группы, сделанные для таких изданий, как «Флора Сибири» (Иванова, 1987), «Флора Сосудистых растений Дальнего Востока» (Вышин, 1996), «Flora Reipublicae Popularis Sinicae» (Lang, 1999) и «Flora of North America North of Mexico» (Sheviak, 2003) существенно отличаются друг от друга и от «Флоры СССР» объемом принятых в них таксонов. В них имеются существенные несоответствия в указании географического распространения и взглядах на родство таксонов внутри рассматриваемой группы. Это все определяет необходимость современной критической таксономической ревизии рода *Platanthera* и близких родов.

## 1.2 Цели и задачи исследования

Целью исследования является проведение критической таксономической ревизии родов *Platanthera*, *Tulotis* и *Limnorchis* на территории России.

Для выполнения этой цели были поставлены следующие задачи:

- ❖ Определить таксономический состав рассматриваемой группы на территории России путем критического изучения гербарного материала крупнейших гербарных хранилищ нашей страны;
- ❖ Обосновать решение о разделении рода *Platanthera* на самостоятельные роды, из которых для территории России приводились *Tulotis*, *Limnorchis*, *Lysiella* и *Pseudodiphryllum*;
- ❖ Изучить номенклатуру всех таксонов, описанных с территории России, при необходимости провести их типификацию и выбрать приоритетные названия;
- ❖ Изучить диагностические признаки всех таксонов, составить ключ для их определения во флоре России, проиллюстрировав диагностические признаки всех видов оригинальными рисунками;
- ❖ Предложить оригинальную систему рода *Platanthera*;
- ❖ Уточнить распространение всех изученных таксонов на территории России и составить точечные карты российского фрагмента ареала для каждого вида;

❖ Провести географический анализ рода *Platanthera* и близких родов в мировом масштабе. Высказать гипотезы о возможных местах происхождения и путях расселения видов рода *Platanthera* и близких родов;

❖ Определить категорию охраны рассматриваемых видов по классификации, предложенной Международным Союзом Охраны Природы (IUCN). Оценить степень представленности редких видов изучаемой группы в списках охраняемых растений различных регионов России.

### 1.3 Научная новизна работы

Уточнен видовой состав родов *Platanthera* (9 видов), *Tulotis* (3 вида) и *Limnorchis* (3 вида) во флоре России. Подтверждена целесообразность деления рода *Platanthera* на более мелкие роды, из которых в России представлены *Platanthera* s. str., *Tulotis* и *Limnorchis*. Изучена номенклатура всех таксонов, описанных с территории России, осуществлена типификация (выбрано 13 лекто- и неотипов), выбраны приоритетные названия. Уточнены диагностические признаки видов, выделены подвиды и разновидности наиболее полиморфных видов группы, составлены определительные ключи. Выявление значимых диагностических признаков видов *Platanthera metabifolia* и *P. densa* позволило впервые точно проследить их ареалы, которые на небольшой площади перекрываются и откуда впервые для науки описан их гибрид *P. ×mixta*. Впервые выполнены аналитические морфологические рисунки и точечные карты распространения большинства видов группы в России. Распространение многих видов существенно уточнилось. Многие виды исключены из флоры регионов, для которых они приводились ранее. Определен объем рода *Platanthera* и близкородственных родов, выявлены первичные и вторичные центры разнообразия. Определена категория охраны рассматриваемых видов на территории России по классификации, предложенной Международным Союзом Охраны Природы (IUCN). Оценена степень представленности видов изучаемой группы в списках охраняемых видов растений различных регионов России.

### 1.4 Материалы и методика

Исследование проводилось с использованием морфолого-географического метода. Были изучены крупнейшие гербарные коллекции России, хранящиеся в Санкт-Петербурге (LE, LECB), Москве (MW, МНА), Новосибирске (NS, NSK), Томске (ТК), Хабаровске (ИВЭП, ДАЛЬНИЛХ) и Владивостоке (VLA, ТИБОХ). Собственные сборы и наблюдения проводились в полевые сезоны 2005-2007 гг. в Европейской части России (Ленинградская, Псковская, Новгородская области) и на Дальнем Востоке (Камчатская и Сахалинская области и Приморский край). Исследование микроморфологии семян и поллиний проводилось на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM 35С. Изучена и использована в работе имеющаяся литература по рассматриваемым вопросам.

### 1.5 Теоретическая и практическая значимость работы

Результаты работы могут быть использованы при составлении различных региональных определителей или флористических сводок, в том числе в планируемой «Флоре России». Приводимые в работе сведения могут быть использованы при разработке учебных пособий и методических изданий для преподавательской работы по общей ботанике. Результаты работы имеют

первостепенное значение в деле охраны редких видов растений флоры России. Точечные карты ареалов позволят существенно уточнить статус охраны рассматриваемых видов в тех или иных регионах России и в целом по стране.

## 1.6 Апробация работы

Материалы диссертации были доложены в устной форме на I (IX) Международной Конференции Молодых Ботаников в Санкт-Петербурге в мае 2006 г., представлены на конференции «Теоретические и прикладные исследования в ботанике» в Белгороде в 2005 г., на конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея в Москве в 2007 г., а также обсуждались на научных семинарах Ботанического Института им. В. Л. Комарова РАН.

## 1.7 Структура и объем работы

Диссертация состоит из 14 глав, включая «результаты и выводы» и «список цитированной литературы», а также 3 приложений. Текст изложен на 234 страницах, включает 9 таблиц и 52 рисунка. Список литературы содержит 214 работ, из них 47 на русском и 167 на иностранном языках.

## 2 Краткая история изучения рода *Platanthera* и близких родов

Род *Platanthera* был описан французским ботаником Луи Клодом Мари Ришаром (Louis Claude Marie Richard) в 1817 году (Richard, 1817). Ришар отнес к роду *Platanthera* только один вид, *P. bifolia*, выделив его из сборного рода *Orchis*.

После описания рода *Platanthera* новое родовое название далеко не сразу стало широко принятым в ботанической литературе. Фактически, род *Platanthera* получает признание лишь после работ Райхенбаха-старшего (Mössler, 1829; Reichenbach, 1831) и известнейшего орхидолога Джона Линдли (Lindley, 1835).

Окончательное признание в мировой литературе род *Platanthera* получает лишь в начале XX века, когда род *Platanthera* окончательно отделяют от габитуально сходного с ним рода *Habenaria*. Многие виды *Platanthera* и близких родов были изначально описаны в составе рода *Habenaria*.

В это время намечается тенденция дробления рода *Platanthera* и описания близкородственных родов, таких как *Limnorchis*, *Lysiella*, *Piperia* и *Gymnadeniopsis* (Rydberg, 1900; 1901). Отметим, что «сегрегатные» роды *Tulotis* и *Blephariglottis* еще много ранее уже были описаны К. Рафинеском (Rafinesque, 1833; 1837). Однако, вопрос об обоснованном разделении рода *Platanthera* на мелкие роды оставался нерешенным до последнего времени.

Крупнейшим этапом в изучении рода на территории нашей страны послужил выход обработки рода *Platanthera* во «Флоре СССР» (Невский, 1935). В этой работе описывается новый род *Pseudodiphryllum*, близкородственный *Platanthera*.

В наше время виды рода *Platanthera* и близких родов стали модельными объектами для изучения некоторых микроэволюционных процессов, в первую очередь приспособления растений к различным способам опыления и различным видам опылителей (Stoutamire, 1974; Nilsson, 1983; 1985; Sheviak, Bowles, 1986; Reddoch, Reddoch, 1993; Maad, Nilsson, 1994; Claessens, Kleynen, 2006).

В конце XX века восточноазиатские виды рода *Platanthera* активно изучал японский ботаник К. Ино (K. Inoue). Хотя работы К. Ино не охватывают род *Platanthera* во всем его объеме, этот исследователь может быть по праву назван

современным монографом этого рода. Ему принадлежат первые детальные исследования строения колонки многих видов (Inoue, 1979a; 1979b; 1981; 1988), а также исследования их биологии опыления (Inoue, 1981; 1985; 1986a; 1986b). Им были написаны обзоры рода для Японии (Inoue, 1982; 1983a) и Тайваня (Inoue, Lin, 1980).

Очень существенными в изучении рода *Platanthera* и близких родов являются обработки изучаемой группы в различных «Флорах...». Помимо «Флоры СССР», наиболее важными для нас оказались обработки, сделанные для территории Сибири (Иванова, 1987), Дальнего Востока (Вышин, 1996), Китая (Lang, 1999) и Северной Америки (Sheviak, 2003).

Сейчас род *Platanthera* лежит в области интереса таких американских ботаников, как Р. Лаури (R. Lauri), Ч. Шевиак (C. J. Sheviak), П. Катлинг (P. M. Catling) и Д. Хепман (J. Harman). Д. Хепман в соавторстве с К. Ино опубликовал первое и единственное на настоящий момент молекулярно-филогенетическое исследование рода *Platanthera* s. l. (Harman, Inoue, 1997).

Род *Platanthera* продолжает пополняться новыми видами до настоящего времени. Совсем недавно было опубликовано описание нового вида *P. tescamnis* из Северной Америки (Sheviak, Jennings, 2006), описан новый вид *P. epiphytica* из Вьетнама (Avegyanov, Efimov, 2007).

Однако, несмотря на определенные достижения в изучении рода *Platanthera* и близких родов, эта группа все еще остается одной из малоизученных. В мировой флоре она насчитывает около 120 видов, по которым фактически нет обобщающих работ, кроме обработок рода в системах, предложенных для всего семейства, новейшей из которых остается работа Ф. Крэнцлина (Kraenzlin, 1901).

### **3 Морфология представителей рода *Platanthera* и близких родов**

Все виды рода *Platanthera* и близких родов характеризуются симподиально ветвящейся системой побегов, представленной надземным ортотропным побегом и подземным, более или менее утолщенным стеблекорневым тубероидом (рис. 1, а). Из верхушечной почки тубероида развивается надземный ортотропный побег, который несет более или менее видоизмененные очередные листья и терминальное соцветие. Почка, находящаяся под землей в пазухе чешуевидных листьев, образует дочерний тубероид (иногда образуется 2-3 дочерних тубероида), а в междоузлиях между этими чешуевидными листьями закладываются придаточные корни. Как и другие орхидные, виды рода *Platanthera* и близких родов облигатно микотрофны.

У некоторых тропических видов рода *Platanthera* (*P. epiphytica*, *P. angustata*, *P. pariana*, *P. arfakensis*) надземная часть представлена двумя ортотропными побегами, находящимися на разных стадиях своего развития. На первый год побег образует розетку из 1-2(4) прикорневых листьев, а на следующий год он переходит в генеративную стадию. К этому времени уже сформирован молодой вегетативный побег.

Стеблекорневой тубероид (в дальнейшем именуемый сокращенно «тубероид») состоит из корневой и стеблекорневой частей, между которыми находится верхушечная почка, образующая ортотропный побег. Строение тубероида имеет важное таксономическое значение на уровне родов и видов. Большое значение имеет длина стеблекорневой части тубероида, форма тубероида и другие признаки. Тубероиды большинства видов имеют короткую

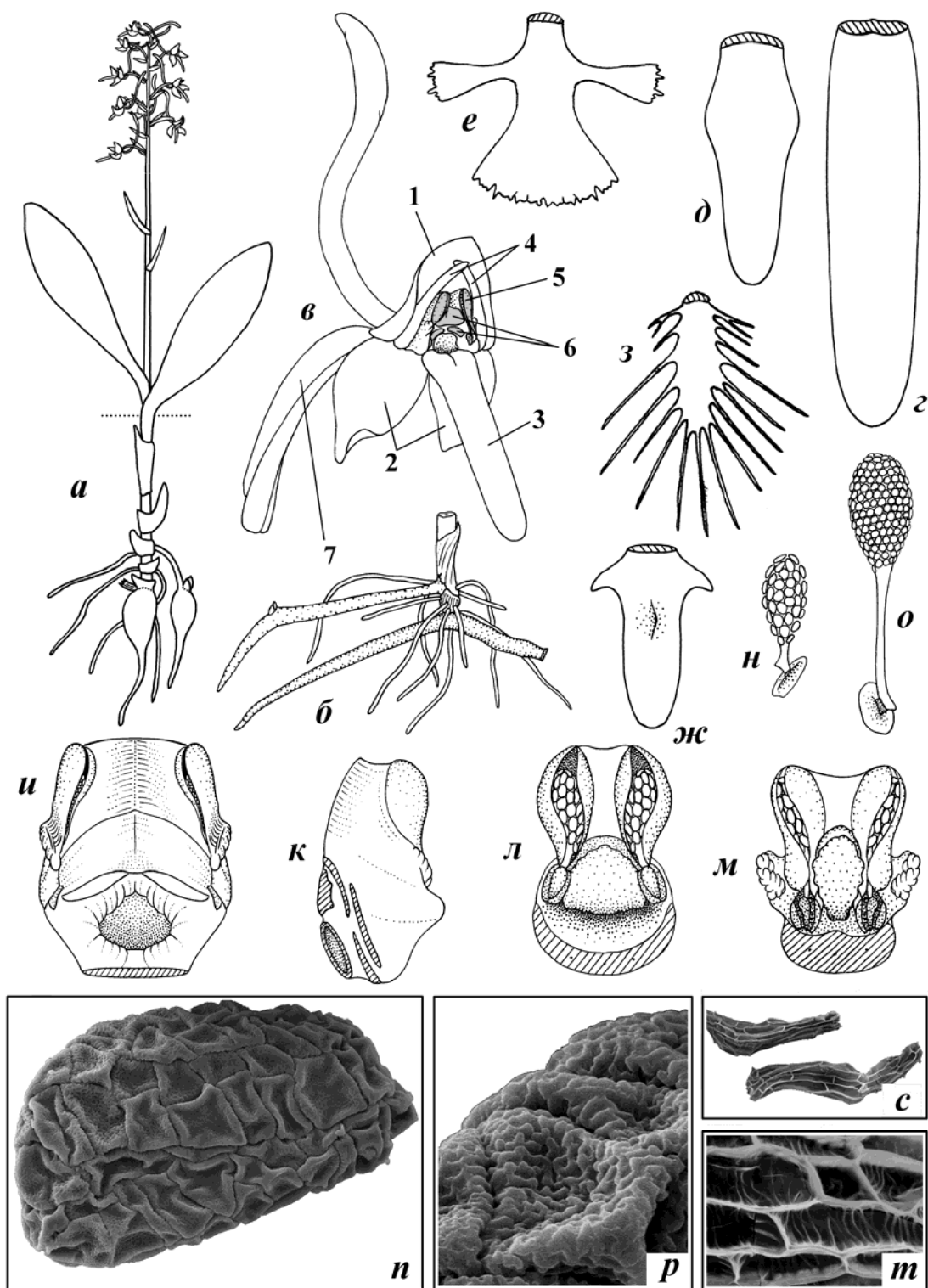


Рис. 1. Морфология видов рода *Platanthera* и близких родов. а - внешний вид растения из рода *Platanthera*, схематично; б - столонообразный тубероид растения из рода *Tulotis*; в - цветок растения из рода *Platanthera* (1 - срединный чашелистик; 2 - боковые чашелистики; 3 - срединный лепесток (губа); 4 - боковые лепестки; 5 - тычинка; 6 - рыльце; 7 - завязь); г-з - губы (г - *Platanthera bifolia*; д - *Limnorchis convallariifolia*; е - *Fimbriella peramoena*; ж - *Blephariglottis ciliaris*; з - *Tulotis fuscescens*); и-м - колонки (и - *Platanthera mandarinorum*, вид спереди; к - тот же вид, вид сбоку; л - *Limnorchis convallariifolia*; м - *Tulotis hologlottis*); н-о - поллинии (н - *Platanthera mandarinorum*; о - *Limnorchis convallariifolia*); п - массула; р - крючковатая скульптура поверхности пыльцевых тетрад у *Tulotis fuscescens*; с - семена представителя рода *Platanthera*; т - гребни на поверхности клеток семенной кожуры у *Limnorchis chorisiana*.

стеблекорневую часть (менее 1 см дл.), и у различных видов могут сильно различаться по степени утолщенности. Тубероид может быть слабоутолщенным (*Platanthera oligantha*, *P. bakeriana*, *P. juncea* и др.), веретеновидно утолщенным (*Limnorchis* spp., *Blephariglottis* spp., *Platanthera angustata*, *P. mandarinorum* и др.), яйцевидным (*P. bifolia*, *P. chlorantha* и др.) и даже почти округлым (*Piperia* spp.). Но у видов родов *Tulotis*, *Gymnadeniopsis* и отдельных видов рода *Platanthera* тубероид имеет совершенно особое строение, за которое получил название столонообразного тубероида (рис. 1, б). Столонообразный тубероид характеризуется очень длинной стеблекорневой частью, отдаляющей почку возобновления от материнского ортотропного побега на 1-9 см. Виды с таким тубероидом могут активно распространяться вегетативно, и часто образуют клоны.

Ортотропный побег изучаемых растений может иметь высоту от 2 до 165 см. Он несет 1-5, иногда до 8 (у видов рода *Limnorchis*) нормально развитых листьев. Листья различных видов рода *Platanthera* и близких родов пликатные, лишены опушения или папилл, но при этом значительно различаются по количеству, расположению на стебле, форме и размеру. Все эти признаки имеют важное таксономическое значение, особенно для внутривидовой классификации. Форма листовой пластинки варьирует в пределах изучаемой группы от линейной до округлой. Нижние листья часто бывают сужены в черешок. Расположение листьев на стебле всегда очередное, но у некоторых видов, имеющих 2 нормально развитых листа, листья бывают супротивно сближены (*Platanthera bifolia*, *P. orbiculata*, *Limnorchis chorisiana*, *Piperia* spp. и др.). Верхние листья обычно постепенно «переходят» в прицветники. Ширина листьев изучаемых растений находится в пределах от (0,4)0,7 до 22 см, длина – от (1)1,8 до 32 см.

Соцветие – терминальный колос, насчитывающий в своем составе от (1)3 до 100 и даже более цветков. Цветок у представителей изучаемой группы располагается в пазухе прицветного листа, сидячий, 0,5-1,5 см в диаметре. Листочков околоцветника 6 (рис. 1, в), они расположены в двух кругах, белые, зеленовато-белые или зеленые, редко розовые (*Fimbriella*) или оранжевые (некоторые виды родов *Blephariglottis* и *Gymnadeniopsis*), обычно цельнокрайние, но у некоторых видов по краям имеются папиллы или волоски. Срединный чашелистик у большинства видов изучаемой группы тесно сближен с боковыми лепестками, образуя так называемый шлем (отсутствующий у некоторых видов родов *Platanthera* и *Piperia*). Медианный листочек внутреннего круга значительно отличается от остальных и носит название губы. В основании губа образует шпорец. Такие черты строения губы, как ее форма, наличие утолщений, длина шпорца имеют важное систематическое значение. У большинства видов губа цельная, имеет форму от узколанцетной до ромбической (рис. 1, г-д), но у видов рода *Fimbriella* она глубокотрехрассеченная (рис. 1, е). Для видов рода *Tulotis* характерна губа с небольшими латеральными зубцами при основании (рис. 1, ж). У многих видов родов *Blephariglottis* и *Fimbriella* край губы рассечен на нитевидные доли (рис. 1, з).

В середине цветка располагается колонка (гиностемий) – особый орган, характерный для орхидных, формирующийся при срастании столбика рыльца и тычинок (рис. 1, и-м). Спереди на колонке расположены рыльцевая поверхность и две теки пыльника.

У всех изученных видов сохраняется всего одна тычинка. По происхождению она является медианной тычинкой наружного круга. Ее



тычиночная нить включается в ткань колонки и становится неразличимой, а пыльник занимает верхушечное положение на колонке. Тетрады пыльцы у изучаемых видов собраны в виде массул (полиад) (рис. 1, *n*), образующих б. м. плотную структуру, называемую поллинием. Поллиний прикреплен к ножке поллиния (каудикеле), которая, в свою очередь, прикрепляется к прилипальцу. Вся структура, состоящая из поллиния, ножки поллиния и прилипальца, носит название поллинария (рис. 1, *n-o*). Прилипальце прилипает к голове или другим частям насекомого-опылителя во время посещения им цветка в поисках нектара. Улетая, опылитель уносит с собой из цветка весь поллинарий. Через некоторое время ножка прикрепленного к опылителю поллинария подсыхает и немного изгибается так, что при посещении других цветков поллиний касается рыльца цветка, осуществляя опыление.

Рыльце имеет три доли, соответствующие трем плодолистикам ценокарпного гинецея, образующего завязь. При этом, крупная средняя доля рыльца отчетливо отличается от двух более мелких боковых долей. Часть средней доли рыльца становится стерильной и видоизменяется в структуру, получившую название клювика. В нашем случае клювик окружает среднюю долю рыльца сверху и с боков, причем боковые доли клювика существенно видоизменены. В нижней части они значительно расширяются, и в этом месте часть ткани клювика образует железистую клейкую площадку, способную отделяться в виде прилипальца. Прилипальце расположено близ основания пыльника, и механически связано с верхушкой ножки поллиния.

В изучаемой группе строение колонки характеризуется довольно большим разнообразием, и имеет очень важное таксономическое значение. К признакам «родового уровня значимости» мы относим степень слияния долей рыльца, форму рыльцевой поверхности, форму боковых долей клювика, строение поллиния и форму прилипальца. При определении видов более важны особенности взаимного расположения тек пыльника и ширина связника, длина ножки поллиния и степень завернутости боковых стенок колонки вовнутрь.

Пыльцевые зерна рассматриваемых растений лишены эндэскины, интекстатные, безапертурные (Pridgeon et al., 1999). Нами было проведено исследование поверхности пыльцевых зерен 8 видов изучаемой группы под сканирующим электронным микроскопом. Оказалось, что структура поверхности эскины в первом приближении отражает родство таксонов и может быть таксономически значимым признаком на уровне родов и видов. В широко известном и крупнейшем на настоящий момент исследовании пыльцы орхидных, осуществленном Schill и Pfeiffer (1977), была разработана классификация вариантов скульптур поверхности эскины. По нашим данным, для рода *Tulotis* характерна, согласно терминологии Schill и Pfeiffer, «крючковатая» скульптура поверхности эскины (рис. 1, *p*), для рода *Platanthera* – «гладкая» или «гладко-бугорчатая», а в роде *Limnorchis* поверхность пыльцевых зерен может быть различного типа.

Завязь у всех видов, за исключением некоторых видов рода *Gymnadeniopsis*, скручена на 180° вокруг своей оси, так, что губа располагается внизу цветка. Плод – сухая коробочка, вскрывающаяся при созревании шестью щелями.

Семена всех видов рассматриваемой группы очень мелкие, 200-700 мкм длины (рис. 1, *c*). Семя имеет однослойную семенную кожуру из мертвых клеток, которая окружает недифференцированный зародыш. Эндосперм отсутствует. Нами

было проведено исследование скульптуры семенной кожуры 8 видов изучаемой группы под сканирующим электронным микроскопом. Было показано, что у одних видов (*Platanthera bifolia*, *P. oligantha*, *P. tipuloides*, *Limnorchis convallariifolia*, *Tulotis hologlottis*) поверхность клеток гладкая, а у других (*Platanthera sachalinensis*, *Limnorchis chorisiana*, *Tulotis fuscescens*) покрыта гребнями (рис. 1, *m*). Можно видеть, что данный признак, по-видимому, не имеет таксономического значения в изучаемой группе для высших систематических категорий, таких как род, хотя не исключается его использование на уровне видов. Это хорошо согласуется со сведениями из литературных источников (Pridgeon et al., 1999).

Для всех родов рассматриваемой группы наиболее характерно диплоидное число хромосом  $2n=42$ . Предполагается (Bateman et al., 2003), что это значение является плезиоморфным для подтрибы *Orchidinae*. Полиплоидные виды встречаются в роде *Limnorchis* и у видов рода *Platanthera* из ближайшего родства вида *P. oligantha*. Встречаются триплоиды (*Platanthera obtusata*, *Limnorchis dilatata*, *L. purpurascens*), тетраплоиды (*Platanthera minutiflora*, *Limnorchis hyperborea*, *L. huronensis*) и гексаплоиды (*P. oligantha*). Для отдельных видов исследуемой группы сообщалось о случаях анеуплоидных изменений кариотипа ( $2n=16, 40, 32, 80$ ) (Хромосомные числа..., 1969; Числа хромосом..., 1993; Index..., 2006).

#### 4 Гибридизация

В изучаемой нами группе широко распространена внутривидовая гибридизация, особенно между близкородственными видами (рис. 2). Всего нам известно 23 межвидовых гибрида. Известен также один межродовой гибрид между

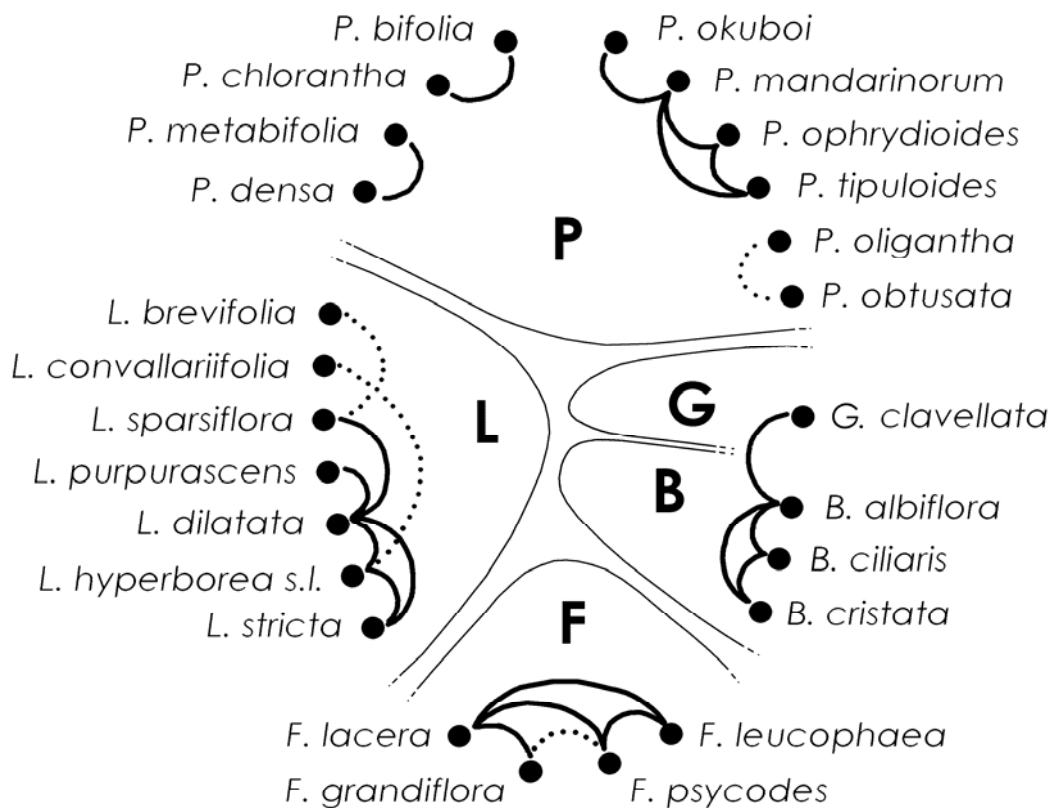


Рис. 2. Естественная межвидовая и межродовая гибридизация между видами родов *Platanthera* s.str. (P), *Limnorchis* (L), *Fimbriella* (F), *Blephariglottis* (B) и *Gymnadeniopsis* (G). Прерывистой линией показаны предположительные гибриды.

рассматриваемыми родами. Это *xBlepharopsis vossii*, образованный при гибридизации *Gymnadeniopsis clavellata* и *Blephariglottis albiflora* (Case, 1983). Известны также гибриды *Platanthera bifolia* и *P. chlorantha* с некоторыми видами родов *Anacamptis*, *Coeloglossum*, *Dactylorhiza*, *Gymnadenia* и *Orchis*.

## **5 Систематическое положение рода *Platanthera* и близких родов в семействе *Orchidaceae***

Во всех современных работах род *Platanthera* относят к трибе *Orchideae* подсемейства *Orchidoideae* (Dressler et Dodson, 1960; Dressler, 1993; Burns-Balogh, Funk, 1986; Szlachetko, Rutkowski, 2000; Pridgeon et al., 2001 и др.), что определяется довольно близким родством *Platanthera* и типового рода семейства, *Orchis*. Вопрос об отнесении рода *Platanthera* к какой-либо из подтриб решается различными авторами по-разному. Наиболее часто в последнее время принимается формальное разделение трибы *Orchideae* на две примерно равные по объему подтрибы, *Orchidinae* и *Habenariinae* (Dressler, 1993; Pridgeon et al., 2001). Род *Platanthera* вместе со всеми близкими родами эти авторы относят к подтрибе *Orchidinae*. Основное различие между подтрибами *Orchidinae* и *Habenariinae* состоит в том, что в трибе *Habenariinae* происходит одновременное удлинение и вынесение вперед оснований тек пыльника с прилипальцами и боковых долей рыльца, чего нет у представителей *Orchidinae* (Dressler, 1993; Pridgeon et al., 2001). Другие авторы относят изучаемые растения в подтрибу *Gymnadeniinae* (Аверьянов, 1994), или делят между подтрибами *Platantherinae* и *Herminiinae* (Szlachetko, Rutkowski, 2000).

Молекулярно-филогенетические исследования подтверждают отнесение изучаемых растений к подтрибе *Orchidinae* трибы *Orchideae*. Подтверждается также монофилетичность изучаемой нами группы в целом (Narayan, Inoue, 1997). Род *Neolindleya*, возможно, является сестринским к изучаемой группе (Bateman et al., 2003).

## **6 Таксономический статус групп видов, родственных *Platanthera***

Имеется около десяти близкородственных родов, часто объединяемых с родом *Platanthera*. По вопросу об их самостоятельности до сих пор нет единого мнения. Такими родами являются, в первую очередь, *Mecosa*, *Tulotis* (= *Perularia*), *Blephariglottis*, *Limnorchis*, *Lysiella*, *Gymnadeniopsis*, *Piperia*, *Pseudodiphryllum* и *Fimbriella*. Из них лишь четыре представлены в России (*Limnorchis*, *Lysiella*, *Pseudodiphryllum* и *Tulotis*). Одни авторы объединяют все перечисленные роды в составе рода *Platanthera* s. l. (Inoue, 1983a; Narayan, Inoue, 1997; Pridgeon et al., 2001; Sheviak, 2003; Bateman et al., 2003), другие признают самостоятельность тех или иных родов (Ohwi, 1965; Lang, 1999; Su, 2000; Dressler, 1993; Butzin, 1981; Szlachetko, Rutkowski, 2000). Отечественные авторы в целом склонны признавать более мелкие роды (Невский, 1935; Попов, 1957; Пешкова, 1979; Ворошилов, 1982; Иванова, 1987; Вышин, 1996; Якубов, Чернягина, 2004).

На основании наших исследований, мы склоняемся к признанию самостоятельности родов *Platanthera* s.str. (67 видов), *Tulotis* (11 видов), *Limnorchis* (17 видов), *Blephariglottis* (5 видов), *Gymnadeniopsis* (4 вида), *Fimbriella* (6 видов) и *Piperia* (7 видов). Несмотря на то, что они являются близкородственными, между ними имеются различия родового уровня в морфологии корневой системы и колонки цветка (Butzin, 1981; Szlachetko, Rutkowski, 2000; Ефимов, 2007а).

Молекулярно-филогенетическими методами была показана монофилетичность клад, соответствующих этим родам (Narayan, Inoue, 1997).

Роды *Lysiella* и *Mecosa*, по нашему мнению, требуют объединения с родом *Platanthera* s. str. Род *Lysiella* почти единогласно считался самостоятельным в отечественной литературе с момента публикации во «Флоре СССР» (Невский, 1935). Однако, по всем существенным признакам строения колонки и корневой системы этот род должен быть отнесен в *Platanthera* s. str. Отличительные признаки этого рода – миниатюрный облик, едва утолщенный тубероид, очень короткий шпорец – являются, возможно, адаптацией к суровым условиям высоких широт и высокогорий, и к переходу от опыления крупными ночными бабочками к опылению мелкими мотыльками и комарами-кулицидами.

Монотипный род *Pseudodiphryllum* мы, вслед за одной малоизвестной работой Д. Андерсона (Anderson, 1945), объединяем с родом *Limnorchis*. Род *Pseudodiphryllum* характеризуется рядом своеобразных признаков, таких как почти округлая губа, крупное щитовидное рыльце, короткий шпорец, маленький поллиний с очень короткой ножкой. Такое сочетание признаков определяется, по-видимому, приспособлением к опылению мелкими жуками, что уникально среди видов изучаемой группы (Inoue, 1981). С точки же зрения географического распространения, экологии и прочих морфологических признаков (веретеновидно утолщенный тубероид, округлое прилипальце) этот вид логично отнести к роду *Limnorchis*.

## 7 Система рода *Platanthera*

Было предложено 4 системы рода *Platanthera*. Первые 3 (Lindley, 1835; Reichenbach, 1851; Kraenzlin, 1901) к настоящему времени значительно устарели, поскольку характеризуются отнесением к роду *Platanthera* видов из неродственных родов, имеющих лишь габитуальное сходство с *Platanthera*, таких как *Habenaria*, *Peristylus*, *Pecteilis*, *Coeloglossum*, *Steveniella* и *Gennaria*.

Главной особенностью четвертой системы рода *Platanthera* (Luer, 1975) является рассмотрение близкородственных к *Platanthera* родов (*Tulotis*, *Blephariglottis*, *Limnorchis*, *Gymnadeniopsis*) в качестве секций рода *Platanthera*. Среди сторонников широкого понимания рода *Platanthera* отметим монографа рода К. Ино, который подразделил род *Platanthera* на группы и подгруппы, не обнаруживая их в каком-либо определенном ранге.

Предлагаемая нами система рода *Platanthera* включает три секции – sect. *Platanthera*, sect. *Stigmatosae* и sect. *Mecosa*. На территории России встречаются только виды типовой секции. Различия между секциями показаны в ключе:

1 Боковые доли рыльца вытянуты вперед, выступают из колонки. Чашелистики по краям покрыты папиллами - - - - - 3. sect. *Stigmatosae*.

– Боковые доли рыльца плоские, не выступают из колонки. Чашелистики по краям без папилл, в редких случаях (у *P. bhutanica*) с волосками по краю - - - - - 2.

2 Надземная часть растения представлена двумя ортотропными побегами, находящимися на разных стадиях своего развития, вегетативной и генеративной. Тубероиды густо покрыты корневыми волосками - - - - - 2. sect. *Mecosa*.

– Надземная часть растения представлена одним ортотропным побегом. Тубероиды обычно без корневых волосков или с редкими корневыми волосками - - - - - 1. sect. *Platanthera*.

Типовая секция включает 29 видов, распространенных в Азии, Европе, Северной Америке и Северной Африке.

Секция *Mecosa* включает 13 видов, распространенных в тропической Азии (Индокитай, Малайзия, Индонезия, Папуа-Новая Гвинея).

Секция *Stigmatosae* включает 8 видов, распространенных в районе восточных Гималаев. Изначально она была обнародована в ранге подрода (Lang, 1998). Мы понимаем этот таксон немного уже, чем его автор.

Отметим, что в вопросе построения системы рода *Platanthera* еще имеются некоторые неясности. В частности, мы не располагаем достаточно подробными морфологическими описаниями 17 азиатских видов, и их положение в системе остается недостаточно определенным. Имеются также некоторые сомнения в систематическом положении видов *P. sachalinensis* и *P. hondoënsis*, которые мы в предлагаемой системе относим в типовую секцию. Эти виды характеризуются рядом признаков, сближающих их с родом *Tulotis* (слабо вогнутое рыльце с б. м. сросшимися долями, узкояйцевидные прилипальца).

## **8 Конспект и ключи для определения видов родов *Platanthera*, *Tulotis* и *Limnorchis* флоры России**

### **Ключ для определения родов *Platanthera*, *Tulotis* и *Limnorchis***

1 Тубероид столонообразный, почка возобновления находится на расстоянии более 1,5 см от ортотропного побега прошлого года; рыльце выпуклое - - 2. *Tulotis*.

+ Тубероид не столонообразный, почка возобновления находится в основании ортотропного побега прошлого года, в очень редких случаях (у некоторых видов из Японии) тубероид столонообразный, почка возобновления удалена от основания ортотропного побега прошлого года на расстояние до 5 см (но тогда рыльце вогнутое); рыльце вогнутое или плоское, очень редко немного выпуклое (но тогда тубероид не столонообразный) - - - - - 2.

2 Ножка поллиния менее 0,2 мм дл.; рыльце крупное, по высоте занимает около 2/3 от общей длины колонки, немного прикрывает теки пыльника; нормально развитых листьев 2; колонка около 1 мм дл.; листочки околоцветника (включая губу) не более 2(4) мм дл.; губа яйцевидная или широкояйцевидная, редко узкояйцевидная - - - - - 3. *Limnorchis* (часть).

+ Ножка поллиния более 0,2 мм дл.; рыльце по высоте составляет менее 2/3 от общей длины колонки, не прикрывает теки пыльника; нормально развитых листьев 1-5(8). колонка более 1 мм дл.; листочки околоцветника (включая губу) более 2 мм дл.; губа от линейно-ланцетной до узкояйцевидной - - - - - 3.

3 Рыльце вогнутое, очень редко плоское; наиболее развитые листья в числе 1-2(3), от линейных до округлых, с наибольшей шириной близ середины, расположены в основании стебля (обычно супротивно сближены и в основании сужены в черешок), или находятся ближе к средней части стебля (но тогда немногочисленные, в числе 1-2, редко 3-4); шпорец 1-35 мм дл. - - - 1. *Platanthera*.

+ Рыльце плоское, реже вогнутое; нормально развитые листья в числе (2)3-5(8), от линейных до ланцетных, обычно с наибольшей шириной в основании, расставлены вдоль стебля; шпорец (2)4-10(20) мм дл. - - - - - 3. *Limnorchis* (часть).

**Ключ для определения видов, подвидов и разновидностей рода *Platanthera*, представленных в России**

1 Листочки околоцветника (кроме губы) менее 3 мм дл.; губа менее 4 мм дл.; шпорец менее 5 мм дл.; тубероид едва утолщен, корневидный; нормально развитый лист один, расположен в самом основании стебля - - - - - 10. *P. oligantha*.

+ Листочки околоцветника (кроме губы) более 3 мм дл.; губа более 4 мм дл.; шпорец более 5 мм дл.; тубероид от узковеретеновидного до яйцевидно утолщенного, на конце оттянут в корневое окончание; нормально развитых листьев 1-2(3), расположены в самом основании стебля или ближе к его середине - - - - - 2.

2 Вполне развитые листья сближены в основании или находятся в нижней части стебля, в числе (1)2(3); растения более 15 см выс.; листья в основании сужены в черешок, переходящий во влагалище; тубероид обычно яйцевидно утолщенный, оттянутый в корневое окончание - - - - - 3.

+ Вполне развитые листья располагаются в средней части стебля или немного ниже его середины, в числе 1(2), редко листья находятся в основании стебля, но тогда растения менее 15 см выс.; листья сидячие, в основании стеблеобъемлющие, без влагалища или с коротким влагалищем; тубероид обычно веретеновидно утолщенный - - - - - 8.

3 Вполне развитые листья расположены в нижней части стебля и расставлены на (1)2-5(6) см.; листочки околоцветника (кроме губы) 2-5 мм дл.; губа линейная, в основании с бугром над средней жилкой; прилипальца ланцетные - - - - - 11. *P. sachalinensis*.

+ Вполне развитые листья располагаются почти супротивно в основании стебля; листочки околоцветника (кроме губы) 3-7 мм дл.; губа узколанцетная, при основании без бугров над средней жилкой. Прилипальца округлые - - - - - 4.

4 Теки пыльника сближены и располагаются параллельно, или в нижней части слегка расходятся (не более чем на 1,5 мм); поллиний короче 2,5 мм дл.; у цветков гербарных экземпляров расположенных на боку, передний край основания колонки не выступает из-под листочков околоцветника; шпорец на верхушке обычно не расширен - - - - - 5.

+ Теки пыльника отстоят друг от друга по всей длине и отчетливо расходятся к основанию на расстояние 2,5-5 мм; поллиний 3-5 мм дл.; у цветков гербарных экземпляров, расположенных на боку, передний край основания колонки выступает из-под лепестков; шпорец на верхушке обычно расширен (что хорошо заметно только на живых растениях) - - - - - 6.

5 Теки пыльника располагаются вплотную и параллельно, расстояние между ними не превышает 0,5 мм; растение Европы, Кавказа, Сибири - - - - - 1. *P. bifolia*.

+ Теки пыльника к основанию немного расходятся на расстояние около 1 мм; растение Дальнего Востока - - - - - 2. *P. metabifolia*.

6(4) Шпорец направлен вниз или горизонтальный, заметно S-образно изогнут; растение Европейской части и Кавказа - - - - - 3. *P. chlorantha*.

+ Шпорец хотя бы у верхних цветков направлен вверх и отчетливо S-образно изогнут; растения Сибири (Читинская обл.) и Дальнего Востока - - 4. *P. densa* - - - 7.

7 Шпорец у всех или почти всех цветков направлен вверх - - - - - 4а. *P. densa* subsp. *densa*.

+ Шпорец лишь у 1-3(4) верхушечных цветков в соцветии направлен вверх - - - - - 4б. *P. densa* subsp. *orientalis*.

8(2) Теки пыльника параллельны друг другу, почти соприкасающиеся; поллинаруий около 1,5 мм дл.; шпорец менее 1 мм толщ. - - - - 9. *P. tipuloides* - - - 9.

+ Теки пыльника отстоят друг от друга по всей длине и отчетливо расходятся книзу на расстояние около 2 мм; поллинаруий около 3 мм дл.; шпорец обычно 1-1,5 мм толщ. - - - - - 11.

9 Растения обычно менее 20 см выс.; вполне развитые листья в числе 1-2, продолговато-яйцевидные или эллиптические; соцветия обычно эллиптические - - - - - 9в. *P. tipuloides* var. *behringiana*.

+ Растения обычно более 20 см выс.; вполне развитый лист обычно один, редко два; соцветия обычно узкоэллиптические - - - - - 10.

10 Наиболее развитый лист узколанцетный, реже ланцетный или узкояйцевидный - - - - - 9а. *P. tipuloides* var. *tipuloides*.

+ Наиболее развитый лист яйцевидный или широкояйцевидный, редко узкояйцевидный - - - - - 9б. *P. tipuloides* var. *sororia*.

11 (8) Шпорец почти коленчато согнут, в 1,5-2 раза длиннее завязи; единственный развитый лист от ланцетного до яйцевидного - - - - - 7. *P. mandarinorum* var. *cornu-bovis*.

+ Шпорец едва согнут, равен завязи или немного длиннее ее; единственный развитый лист яйцевидный или широкояйцевидный, редко узкояйцевидный - - - - - 8. *P. ophrydioides*.

#### **Ключ для определения видов рода *Tulotis*, представленных в России**

1 Листья в числе 3-5, линейные, с наибольшей шириной в основании; губа при основании без боковых долей, с параллельными краями - - - - - 3. *T. hologlottis*.

+ Листья в числе 2-3, от ланцетных до яйцевидных, с наибольшей шириной в средней части; губа при основании с боковыми долями или двумя крупными зубчиками - - - - - 2.

2 Внутренние листочки околоцветника (кроме губы) около 2 мм дл.; вполне развитые листья от узко- до широкояйцевидных, в числе (2)3, самый крупный (2,5)3,5-12 см шир.; цветков в соцветии более 30; растение цветет в первой половине июня - - - - - 1. *T. fuscescens*.

+ Внутренние листочки околоцветника (кроме губы) около 1,5 мм дл.; вполне развитые листья от ланцетных до узкояйцевидных, в числе 2, самый крупный 1,5-3(3,5) см шир.; цветков в соцветии менее 30; растение цветет во второй половине июля – начале августа - - - - - 2. *T. ussuriensis*.

#### **Ключ для определения видов и разновидностей рода *Limnorchis*, встречающихся в России**

1 Вполне развитых листьев 2, они почти одинаковые, сближены или расставлены на небольшое расстояние (до 2,5 см). Цветки мелкие, листочки околоцветника менее 2 мм дл, губа яйцевидная. Прилипальца округлые - - - - - 1. *L. chorisiana* - - - 2.

+ Вполне развитых листьев 3-10, они все б.м. равномерно расставлены вдоль стебля. Цветки крупные, листочки околоцветника более 3 мм дл., губа ланцетная, линейно-ланцетная или ланцетно-ромбическая. Прилипальца узкояйцевидные или ланцетные - - - - - 3.

2. Стебель более 20 см выс.; вполне развитые листья располагаются в средней части стебля или немного ниже его середины -----  
----- 1а. *L. chorisiana* var. *chorisiana*.  
+ Стебель менее 20 см выс.; вполне развитые листья сближены в основании стебля ----- 1б. *L. chorisiana* var. *elata*.
3. Губа линейно-ланцетная или ланцетная, в основании почти не расширена; цветки зеленоватые ----- 2. *L. convallariifolia*.  
+ Губа ланцетно-ромбическая, к основанию расширена; цветки белые -----  
----- 3б. *L. dilatata* var. *albiflora*.

### Конспект родов *Platanthera*, *Tulotis* и *Limnorchis* флоры России.

1. *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (*Orchis bifolia* L.); 2. *P. metabifolia* F. Maek.; 3. *P. chlorantha* (Cust.) Rchb. (*Orchis chlorantha* Cust.); 4. *P. densa* Freyn subsp. *densa* (*P. freynii* Kraenzl.); 4а. *P. densa* subsp. *orientalis* (Schltr.) Efimov (*P. chlorantha* var. *orientalis* Schltr.); 5. *P. × graebneri* (M. Schulze) Domin (*P. bifolia* × *P. chlorantha*; *P. × hybrida* f. *graebneri* M. Schulze); 6. *P. × mixta* Efimov (*P. densa* × *P. metabifolia*); 7. *P. mandarinorum* var. *cornu-bovis* (Nevski) Kitagawa (*P. cornu-bovis* Nevski); 8. *P. ophrydioides* F. Schmidt; 9. *P. tipuloides* (L. f.) Lindl. var. *tipuloides* (*Orchis tipuloides* L. f.); 9а. *P. tipuloides* var. *sororia* (Schltr.) Soó (*P. sororia* Schltr.); 9б. *P. tipuloides* var. *behringiana* (Rydb.) Hultén (*Limnorchis behringiana* Rydb.); 10. *P. oligantha* Turcz.; 11. *P. sachalinensis* F. Schmidt; 12. *Tulotis fuscescens* (L.) Czer. (*Orchis fuscescens* L.); 13. *T. ussuriensis* (Regel et Maack) H. Hara (*Platanthera tipuloides* var. *ussuriensis* Regel et Maack); 14. *T. hologlottis* (Maxim.) Efimov (*Platanthera hologlottis* Maxim.); 15. *Limnorchis chorisiana* (Cham.) J. P. Anderson var. *chorisiana* (*Habenaria chorisiana* Cham.); 15а. *L. chorisiana* var. *elata* (Finet) Efimov (*Platanthera chorisiana* var. *elata* Finet); 16. *L. convallariifolia* (Lindl.) Rydb. (*Platanthera convallariifolia* Lindl.); 17. *L. dilatata* var. *albiflora* (Cham.) Efimov (*Habenaria borealis* var. *albiflora* Cham.).

### 9 Географический анализ рода *Platanthera* и близких родов

При проведении географического анализа все виды изучаемой группы, к которой относятся роды *Platanthera*, *Tulotis*, *Limnorchis*, *Blephariglottis*, *Gymnadeniopsis*, *Fimbriella* и *Piperia*, были распределены между 17 группами по особенностям их географического распространения. Каждая такая группа объединяет виды со сходными типами ареалов, характеризующиеся нами в терминах, принятых во флористическом районировании Земли А. Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986), с учетом изменений, внесенных Л. В. Аверьяновым (Averyanov et al., 2003).

Мы выделяем следующие типы ареалов видов рода *Platanthera* и близких родов:

Типы ареалов	Количество видов
1. Восточноазиатский	9
2. Притихоокеанско-восточноазиатский	17
3. Восточногоималайско-сикано-юннаньский	24
4. Сиканоюннаньско-тяньшаньский	1
5. Центральнокитайский	2
6. Индокитайский	2



7. Индокитайско-малезийский	13
8. Бореально-евразийский	1
9. Европейско-средиземноморско-переднеазиатско-сибирский	1
10. Европейско-средиземноморско-переднеазиатский	1
11. Средиземноморский	2
12. Макаронезийский	1
13. Североамериканский	6
14. Атлантическо-североамериканский	19
15. Тихоокеанско-североамериканский	15
16. Берингийский	2
17. Гавайский	1

Анализ типов ареалов показал, что большая часть изучаемых растений, около 85%, произрастает в умеренной зоне Северного полушария, в Голарктическом флористическом царстве. Среди оставшихся 15% большинство являются растениями Палеотропического царства (в основном Индокитайская и Малезийская области, один вид в Гавайской области), и два вида встречаются в Карибской области Неотропического царства.

В Европе и в Азии встречаются только виды родов *Platanthera*, *Tulotis* и *Limnorchis*, в то время как в Северной Америке представлены все изучаемые роды.

Мы выделяем 2 основных района, где активно шли процессы видообразования в изучаемой группе – это восточная Азия (для видов родов *Platanthera* и *Tulotis*) и Северная Америка (для видов родов *Limnorchis*, *Blephariglottis*, *Gymnadeniopsis*, *Fimbriella* и *Piperia*). В восточной Азии могут быть выделены 2 современных очага видового разнообразия: притихоокеанско-восточноазиатский, и восточногоималайско-сикано-юннаньский. В Северной Америке также выделяются 2 таких очага: притихоокеанский (преимущественно для видов родов *Limnorchis* и *Piperia*) и приатлантический (для видов родов *Blephariglottis*, *Gymnadeniopsis* и *Fimbriella*).

## 10 О возможных местах происхождения и путях расселения видов рода *Platanthera* и близких родов

Триба *Orchideae*, к которой относятся изучаемые нами растения, характеризуется наличием большого числа субтропических и умеренных родов, среди которых такие широко известные роды, как *Anacamptis*, *Dactylorhiza*, *Gymnadenia*, *Neotinea*, *Ophrys*, *Orchis*, *Serapias*, а также все рассматриваемые нами растения. Мы полагаем, что основная родовая дифференциация в подтрибе *Orchidinae* шла вне тропической зоны. Поэтому, наиболее вероятно теплоумеренное, не тропическое происхождение изучаемой группы, что подтверждается и ее современным распространением. По-видимому, возникновение изучаемой группы и становление родов произошло в Северной Америке, так как здесь в настоящее время представлены все роды из семи имеющихся, а в Восточной Азии – только два, *Platanthera* и *Tulotis*. В пользу североамериканского происхождения говорит и тот факт, что по результатам молекулярно-филогенетического анализа (Нареман, Иноуэ, 1997), «базальное» положение в преимущественно азиатском роде *Platanthera* (сестринское по отношению к остальным видам рода *Platanthera*) занимают североамериканские

виды – *P. hookeri*, *P. macrophylla* и *P. orbiculata*. По времени момент возникновения изучаемой нами группы является событием, довольно отдаленным в геологической истории (возможно, первая половина или середина третичного периода), поскольку за прошедшее с тех пор время виды успели широко расселиться как в Евразийской, так и в Североамериканской частях северного полушария. В то же время, изучаемые роды имеют не дизъюнктивные или малодизъюнктивные ареалы, что не позволяет отодвигать время возникновения группы на существенно более раннее время.

Таким образом, мы считаем, что в Северной Америке имеется первичный центр разнообразия группы, а в Восточной Азии наблюдаются современные вторичные центры разнообразия родов *Platanthera* и *Tulotis*. Роды *Platanthera* и *Tulotis* заселили Азию, по-видимому, во второй половине третичного периода, проникнув в нее из Северной Америки через Берингию. Это подтверждает восточноамериканско-восточноазиатская дизъюнкция в ареале рода *Tulotis*. Дизъюнкции такого типа восходят к третичному периоду (Тахтаджян, 1978) и свидетельствуют о миграции видов через Берингийский мост в то время, когда климатические условия на нем были ближе к субтропическим.

Наметим основные направления дальнейшей эволюции и пути расселения рассматриваемых родов. Наиболее интересна история расселения видов рода *Platanthera*. Как уже говорилось, первичные виды рода, проникнув в Азию, сформировали вторичные очаги разнообразия, из которых в современное время существуют два – притихоокеанско-восточноазиатский и восточногоималайско-сикано-юннаньский. Из азиатских видов наиболее морфологически близкими к первичным видам рода являются, по-видимому, «двулистные любки» – *P. bifolia*, *P. chlorantha*, *P. algeriensis*, *P. holmboei*, *P. densa*, *P. metabifolia* и *P. okuboi*. Это подтверждается тем, что именно эти виды морфологически ближе к наиболее архаичным видам рода, сохранившимся, как уже говорилось, в Северной Америке. Кроме того, именно «двулистные любки» имеют наиболее широкое распространение в Евразии.

Из вторичного центра разнообразия рода в восточной Азии расселение видов рода *Platanthera*, сопровождавшееся видообразованием, происходило во всех доступных направлениях. Так, расселение видов группы «*Lysiella*» (3 вида) шло через горные системы центральной Азии на север, в бореальную зону. Об этом свидетельствуют современные ареалы видов этой группы: два вида, *P. oligantha* и *P. obtusata*, распространены в бореальной зоне Азии, Европы и Америки, а третий вид, *P. minutiflora*, распространен в южном Китае и горах Тянь-Шаня. Современный ареал *P. minutiflora* свидетельствует о вероятном происхождении группы «*Lysiella*» на территории Китая и показывает возможный путь миграции этих видов в бореальную зону. Расселение видов группы «*P. mandarinorum*» шло из восточноазиатского центра разнообразия рода также в основном на север, но главным образом вдоль тихоокеанского побережья. Ныне наибольшее число видов этой группы сосредоточено в Японии. На северо-восток виды этой группы не распространились далее Камчатки и западных Алеутских островов. Расселение же видов секции *Mecosa* шло, напротив, на юг. Эти виды заселили Индокитай и Малайзийскую флористическую область до Новой Гвинеи. Виды же секции *Stigmatosae* фактически не распространились за пределы сиканоюннаньской и восточногоималайской флористических провинций, где, по-видимому, и возникли.

«Двулистные любки», распространяясь из Восточной Азии, заселили почти всю Европу, Средиземноморье и Кавказ. Возможно, что «двулистные любки» пришли в Европу с мезофильной широколиственной листопадной флорой в миоцене или плиоцене. В Средиземноморье, в силу наличия изолирующих факторов (засушливые территории, горные хребты, морские трансгрессии) от *P. chlorantha* произошло обособление дочерних, слабо отличающихся видов *P. algeriensis* (западное Средиземноморье) и *P. holmboei* (восточное Средиземноморье). На территории же Северной Америки в пределах рода *Platanthera* не шло активного видообразования. Современные ареалы американских видов рода *Platanthera* – *P. macrophylla*, *P. orbiculata* и *P. hookeri* – иллюстрируют сокращение ареала рода в ледниковые эпохи с сохранением видов в Аппалачских горах и в западных районах континента (не покрывавшихся ледниковыми щитами), и последующее небольшое расширение ареала в постледниковье.

История расселения и видообразования в роде *Tulotis* протекала, по-видимому, сходно с тем, как это происходило в роде *Platanthera*. Как и в роде *Platanthera*, миграция первичных видов рода *Tulotis* из Северной Америки в восточную Азию привела к становлению в восточной Азии вторичного центра разнообразия рода, давшего около 10 видов. В Северной же Америке род *Tulotis* теперь представлен всего одним видом.

Остальные роды – *Limnorchis*, *Blephariglottis*, *Gymnadeniopsis*, *Fimbriella* и *Piperia* – возникнув в Северной Америке, почти не распространились за ее пределы. Лишь только род *Limnorchis* заходит в прилегающие к Северной Америке районы Европы и Азии. В Европу проникают *L. hyperborea* (в Исландия) и *L. longebracteata* (на Азорских о-вах). В Азию трансгрессируют виды *L. chorisiana* и *L. convallariifolia* (оба вида в Азии произрастают только на Дальнем Востоке России и в Японии), а также *L. dilatata* (в Азии – только Командорские о-ва). В род *Limnorchis* мы переносим также вид *Platanthera holochila*, встречающийся на Гавайских островах.

## 11 Об охране видов родов *Platanthera*, *Tulotis* и *Limnorchis* на территории России

Как известно, орхидные относятся к компоненту флоры, очень чувствительному к антропогенным изменениям природной среды. Сохранению видов орхидных в природных условиях мира в наше время уделяется большое внимание во многих странах.

Мы провели оценку произрастающих на территории России видов родов *Platanthera*, *Tulotis* и *Limnorchis* по классификации категорий редкости живых организмов, предложенной Международным Союзом Охраны Природы – IUCN (Roberts et al., 1995). Оказалось, что все виды рассматриваемой группы, произрастающие в России, попадают в категорию видов с низким риском вымирания («Lower risk», LR). Это означает, что в настоящее время на территории России они не находятся под непосредственной угрозой вымирания. Ни один вид этой группы не внесен и в «Красную Книгу Российской Федерации» (1988), как и в «Приказ...» от 25 октября 2005 г. №289, содержащий дополнения и изменения к списку видов, внесенных в «Красную Книгу Российской Федерации».

Однако, это не означает отсутствия необходимости в охране тех или иных видов в конкретных регионах России. Во многих областях нашей страны

рассматриваемые виды очень редки, что обычно связано с редкостью вида на границе его ареала. В таких случаях, даже небольшое негативное антропогенное воздействие может привести к полному исчезновению вида из флоры конкретного региона. Поэтому, виды исследуемой нами группы неоднократно и вполне обоснованно вносились в различные региональные «Красные Книги» и различные списки охраняемых растений. По данным «Красного списка...», изучаемые нами виды в 90 случаях внесены в Красные книги регионов или в нормативно-правовые акты, регулирующие в регионах охрану дикорастущих растений. При этом, нами было выяснено, что некоторые виды по ошибке предлагаются к охране на территориях тех регионов, во флоре которых они отсутствуют. Это виды *P. metabifolia* и *P. ophrydioides*, предлагаемые к охране в Еврейской АО и в Хабаровском крае, и вид *P. chlorantha*, предлагаемый к охране в респ. Карелия и в Еврейской АО. Эти виды следует исключить из соответствующих нормативно-правовых актов.

Представляет интерес на основе проведенного нами исследования определить, какие виды растений изучаемой группы в каких регионах нашей страны требуют охраны в первую очередь. Одним из простейших методов является оценка редкости растений по количеству их местонахождений. Анализ местонахождений видов, основанный на изучении гербарных материалов, показывает, что в ряде регионов изучаемые виды известны по единичным (1-5) местонахождениям. В качестве модельной территории мы выбрали Сибирь и Дальний Восток, где наблюдается наибольшее разнообразие растений изучаемой группы. Мы насчитали 15 случаев, когда виды имеют только единичные местонахождения в регионе. Это *Platanthera bifolia* в Омской и Читинской обл., *P. oligantha* в респ. Алтай, Камчатской обл., Красноярском крае и респ. Корякия, *P. tipuloides* в Амурской обл. и Еврейской АО, *Tulotis fuscescens* в Красноярском крае, Сахалинской обл. и респ. Хакассия, *T. hologlottis* в респ. Бурятия и в Сахалинской обл., *T. ussuriensis* в Амурской обл. и Еврейской АО. Все перечисленные виды в указанных регионах определенно требуют специального внимания в отношении их охраны. При этом, оказалось, что в большинстве этих случаев (в 9 из 15) вид в регионе не охраняется. Такая ситуация наблюдается с *Platanthera bifolia* в Читинской обл., с *P. oligantha* в респ. Алтай, Камчатской обл. и Красноярском крае, с *Tulotis fuscescens* в Красноярском крае, с *T. hologlottis* в респ. Бурятия и в Сахалинской обл., и с *T. ussuriensis* в Амурской обл. и Еврейской АО. Мы считаем, что при внесении уточнений в соответствующие региональные «Красные Книги» и списки охраняемых растений в первую очередь следует обратить внимание именно на эти случаи. По-видимому, для этих видов в указанных регионах требуется установить «особую охрану». Однако, для принятия окончательного решения о необходимости их охраны нужны дополнительные исследования, которые позволят установить количество растений в имеющихся местонахождениях, изучить изменения численности особей с течением времени. Критерий количества местонахождений целесообразно использовать только для первичного отбора видов, подлежащих охране.

## 12 Результаты и выводы

1. Выявлен видовой состав родов *Platanthera* (9 видов), *Tulotis* (3 вида) и *Limnorchis* (3 вида) на территории России. Вид *Platanthera densa* на этой территории представлен подвидами subsp. *densa* и subsp. *orientalis*, вид *P. tipuloides* – разновидностями var. *tipuloides*, var. *behringiana* и var. *sororia*, а вид *Limnorchis chorisiana* – разновидностями var. *chorisiana* и var. *elata*. Вид *P. mandarinorum* представлен разновидностью var. *cornu-bovis*, *Limnorchis dilatata* – разновидностью var. *albiflora*. Описан новый гибрид *P. ×mixta* (*P. densa* × *P. metabifolia*).

2. Показано, что род *Lysiella* требует объединения с родом *Platanthera*. Род *Pseudodiphryllum* мы объединяем с родом *Limnorchis*. Вид *Limnorchis hologlottis* (= *Platanthera hologlottis*) перенесен в род *Tulotis*.

3. Определены правильные названия для всех рассмотренных таксонов. Для тех из них, в отношении которых имелись разногласия в выборе правильного названия, выбраны следующие приоритетные названия: *Platanthera metabifolia* для *P. extremiorientalis*, *P. densa* для *P. freynii*, *P. ×graebneri* для *P. ×hybrida*, *Tulotis* для *Perularia*. Выдвинуто предложение о консервации названия *Orchis tipuloides*. Сделаны четыре новые комбинации: *Platanthera densa* subsp. *orientalis* (Schltr.) Efimov, *Tulotis hologlottis* (Maxim.) Efimov, *Limnorchis dilatata* var. *albiflora* (Cham.) Efimov и *Limnorchis chorisiana* var. *elata* (Finet) Efimov. Выбрано 13 лекто- и неотипов (для таксонов *Limnorchis*, *Platanthera cornu-bovis*, *P. ditmariana*, *P. hologlottis*, *P. maximoviczii*, *P. oligantha*, *P. ophrydioides*, *P. bifolia* var. *densiflora*, *P. chlorantha* var. *orientalis*, *P. dilatata* var. *albiflora*, *P. tipuloides* var. *sibirica*, *Orchis tipuloides*, *Tulotis*).

4. Наиболее существенными диагностическими признаками в рассматриваемой группе оказались следующие признаки: длина стеблевой части и форма стеблекорневого тубероида; расположение листьев на стебле; форма губы цветка; длина, направление и форма шпорца; форма боковых стенок колонки; степень вогнутости рыльца; степень срастания долей рыльца; форма боковых долей рыльца; форма прилипалец; длина ножки поллиния; расположение тек пыльника; скульптура поверхности пыльцевых зерен. Составлен ключ для определения всех таксонов рассматриваемой группы на территории России. Каждый вид иллюстрирован в диссертации оригинальными рисунками.

5. По нашему мнению, род *Platanthera* включает три секции, sect. *Platanthera*, sect. *Mecosa* и sect. *Stigmatosae*. Все виды, встречающиеся в России, отнесены в секцию *Platanthera*.

6. Существенно уточнено распространение всех видов рода *Platanthera* и близких родов на территории России, для каждого из них в диссертации представлены точечные карты российского фрагмента ареала. Впервые выявлены ареалы гибридов *P. ×graebneri* и *P. ×mixta* на территории России.

7. Выявлено 17 типов ареалов среди видов рода *Platanthera* и близких родов в мировой флоре. Первичный центр происхождения группы, по нашим предположениям, находился во внутропической Северной Америке. Из этого центра «первичные» виды родов *Platanthera* и *Tulotis*, по-видимому, мигрировали через Берингию в Восточную Азию. Могут быть выделены следующие современные вторичные центры разнообразия: восточногоималайско-сиканояннаньский (*Platanthera*), притихоокеанско-восточноазиатский (*Platanthera*, *Tulotis*), атлантическо-североамериканский (*Blephariglottis*, *Gymnadeniopsis*, *Fimbriella*) и тихоокеанско-североамериканский (*Limnorchis*, *Piperia*). Наиболее

активное видообразование наблюдалось в роде *Platanthera*, виды которого заселили, помимо Северной Америки, и большую часть Евразии.

8. По классификации категорий редкости живых организмов, предложенной Международным Союзом Охраны Природы (IUCN), все изучаемые виды на территории России относятся к категории видов с низким риском вымирания («Lower risk»). Однако, показано также, что установления «особой охраны» требуют виды *Platanthera bifolia* в Читинской обл., *P. oligantha* в респ. Алтай, Камчатской обл. и Красноярском крае, *Tulotis fuscescens* в Красноярском крае, *T. hologlottis* в респ. Бурятия и в Сахалинской обл. и *T. ussuriensis* в Амурской обл. и Еврейской АО. Кроме того, оказалось, что виды *P. metabifolia* и *P. ophrydioides* в Еврейской АО и в Хабаровском крае, а также *P. chlorantha* в респ. Карелия и в Еврейской АО следует исключить из охраняемых списков, так как эти виды отсутствуют во флоре указанных регионов.

### 13 Благодарности

Выражаю глубокую признательность своему научному руководителю, Л. В. Аверьянову, за всестороннюю помощь в работе над диссертацией. Также хочу поблагодарить Е. В. Андронову, Т. В. Егорову, Р. В. Камелина, А. Н. Сенникова и И. Г. Чухину за многочисленные ценные советы.

### Приложение. Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Ефимов П. Г. Предварительные итоги ревизии рода *Platanthera* (*Orchidaceae*) флоры России // Теоретические и прикладные исследования в ботанике. Тезисы докладов конференции. Белгород, 2005. С. 17-20.
2. Ефимов П. Г. О таксономическом статусе *Platanthera ditmariana* Kom. (*Orchidaceae*) // Новости систематики высших растений. Т. 37. 2005. С. 80-85.
3. Ефимов П. Г. Род *Platanthera* Rich. и близкие роды на территории России // Одиннадцатая Санкт-Петербургская ассамблея молодых ученых и специалистов. Аннотации работ по грантам конкурса 2006 г. для студентов и аспирантов вузов и академических институтов Санкт-Петербурга. СПб, 2006. С. 25.
4. Ефимов П. Г. Предварительные результаты ревизии рода *Platanthera* (*Orchidaceae*) и близких родов во флоре России // Материалы I (IX) Международной Конференции Молодых Ботаников в Санкт-Петербурге (21-26 мая 2006 г.). СПб, 2006. С. 27.
5. Ефимов П. Г. Род *Platanthera* (*Orchidaceae*) и близкие роды во флоре России // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. М., 2007. С. 99-100.
6. Ефимов П. Г. Род *Platanthera* (*Orchidaceae*) во флоре России. 1. Виды подсекции *Platanthera* секции *Platanthera* // Бот. Журн. 2006. Т. 91. № 11. С. 1713-1731.
7. Ефимов П. Г. Род *Platanthera* (*Orchidaceae*) во флоре России. 2. Виды из родства *P. mandarinorum*, *P. oligantha* и *P. sachalinensis* // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 3. С. 402-419.
8. Efimov P. G. Proposal to conserve the name *Orchis tipuloides* L. f. with a conserved type // Taxon. 2007. Vol. 55. N 4. P. 1043-1044.
9. Averyanov L. V., Efimov P. G. New orchids from Vietnam // Rheedea. 2007. Vol. 16. N 1. P. 1-14.