

KITAIBELIA	XVI. évf. 1–2. szám	pp.: 5–19.	Debrecen 2011
------------	---------------------	------------	---------------

## A orchideák leszármazási viszonyai és rendszertana – áttekintés a *Magyarország Orchideáinak Atlasza* című kötethez<sup>\*</sup>

SRAMKÓ Gábor<sup>1,2</sup> – MOLNÁR V. Attila<sup>1</sup> – Richard M. BATEMAN<sup>3</sup>

(1) Debreceni Egyetem TTK Növénytan Tanszék, 4010 Debrecen, Pf.: 14.

(2) School of Biological Sciences, University of Reading,  
Reading, RG6 6AS, United Kingdom

(3) Jodrell Laboratory, Royal Botanical Gardens Kew, Richmond, Surrey, TW9 3DS, United Kingdom

### Bevezetés

A hihetetlen változatosságokról és különleges megjelenésükről ismert orchideák a ma élő virágos növények legfajgazdagabb családjá, fajaik számát több mint 25 000-re becsülik (PRIDGEON és mtsai 2005). (A pontos szám körüli bizonytalanságot az okozza, hogy még napjainkban is kerülnek elő a tudomány előtt ismeretlen fajai, ugyanakkor pedig egyes, korábban leírt alakok utólagos vizsgálata nem erősíti meg önálló faji státuszukat.) A magvas növények kb. 10 %-át adják az orchideafajok. Az egyszikűeknek mintegy 70 ezer faja van, azaz minden harmadik faj a kosborfélék közül kerül ki. Tágabb összefüggésben: körülbelül négyszer annyi orchideafaj ismert, mint emlős és kétszer több, mint madár.

### Az orchideák elterjedése és kialakulása

A kosborfélék az Antarktisz kivételével minden kontinensen megtalálhatóak és – bár a legnagyobb számban a trópusokon élnek – valamennyi klímazonát meghódították (DRESSLER 1990). A kosborfélék családjának kora meglehetősen vitatott volt. Míg a ma élő magvas növények családjai általában 60–100 millió évesek, addig a legkorábbi ismert fosszilis kosborfélék leletei a miocén időszakból, mintegy 15 millió évvel ezelőtől származnak (MEHL 1984, CONRAN és mtsai 2009). Ez alapján úgy tűnhet, hogy az orchideák a „fiatal” növénycsaládok közé tartoznak. Viszont a rendkívül speciális, általában több más élőlényhez egyidejűleg adaptálódott életmódjuk alapján inkább igen hosszú fejlődési folyamat révén, jóval régebben kialakult növénycsoport tagjainak hihetnénk őket. Úgy tűnik az ellentmondás magyarázata fossziliáik ritkaságában keresendő. Fajaik legtöbbször ugyanis olyan élőhelyeken (például trópusi esőerdők lombkoronaszintjében vagy mérsékeltövi gyepekben) fordul elő, amelyek nem kedveznek fosszilis maradványok fennmaradásának. A pollenjüket is hiába keresnénk tavi üledékekben vagy lápi tőzegekben, mert a csomókba összeragadó virágot (pollinium) rovarok terjesztik. Az orchideák vegetatív szerveinek más egyszikűekhez való nagyfokú hasonlósága az ilyen leletek egyértelmű azonosítását jelentősen nehezíti. Magvaik pedig rendkívül aprók, önmagukban nem fosszilizálódnak. Mindebből következik tehát, hogy egyértelműen azonosítható fosszilis orchidealeletet a kutatók elsősorban jellegzetes szerkezetű, de nem túlságosan jó megtartású virágaiktól, vagy terméseik fennmaradásától várhatták, ami eleve jócskán csökkentette az evolúciós kor felderítésére használható kövületek számát. Mindezt figyelembe véve a paleontológusok egy meglehetősen széles időszakot adtak meg a család kialakulására; a becslések mindaddig 26 és 110 millió év között mozogtak, amíg egy különleges fossziliára nem bukkantak.

Kövült fenyőgyantából, azaz borostyánból gyakran kerülnek elő rovarok, melyek az egykor folyékony anyagba ragadva annak csapdájába estek. Ez történhetett a Dominikai Köztársaságban talált, 15–20 millió évvel ezelőtt élt, *Proplebeia dominicana* nevű méh borostyánban máig fennmaradt példányával is, csakhogy ezen a kivételes példányon a kutatók egyértelműen orchideától származó, jó megtartású pollencsomagot találtak (RAMÍREZ és mtsai 2007). A fosszilis orchideafaj a pollen alaktani sajátosságai alapján az avarvirágok rokona volt, a *Goodyerinae* szubtribusz új fajaként (*Meliorchis caribea*) írták le. A virágpár a rovar potrohának elülső, háti részén volt, míg az orchidea ma élő rokonainak többsége a megporzói fejére ragasztja pollencsomagját, de a térségben ma is él néhány faj, amely a rovar „hátát veszi célba”. Ez az eddig ismert legrégebbi rovar-orchidea interakcióra utaló bizonyíték, de a lelet további érdekességgel is szolgált. A

<sup>\*</sup> A szemle a *Magyarország Orchideáinak Atlasza* (Kossuth Kiadó, Budapest 2011) című kötet egy fejezetének szerkesztett, szövegközi irodalmi hivatkozásokkal ellátott változata, nevezéktana e könyvét követi.

pollencsomag hozzávetőleges kora (15–20 millió évvel ezelőtt) segítségével megbecsülhető volt a *Goodyerinae* szubtribusz kialakulásának legkésőbbi kora. DNS vizsgálatokban 55 recens (jelenleg élő) orchidea és 5, korai leágazást képviselő (ún. alapi) spárga-szerű (Asparagales) faj DNS-ét hasonlították össze, amely adatokból az orchideák családjának legközelebbi őseitől („alapi” spárga-szerűek) elválását is bemutató filogenetikai törzsfát készítettek. Csakhogy ennek a fának – eltérően a legtöbb fától – pontosan ismertük egy belső elágazásának korát: a méh elpusztulásának hozzávetőleges idejét, mint a *Goodyerinae* altribusz elválásának legkésőbbi korát. Ráadásul további hozzávetőleges elválási pontokat tudtak korolni fossziliák segítségével: a legidősebb ismert spárga-szerű maradvány, a kb. 105 millió éves *Liliacidites* segítségével az alapi spárga-szerűek legkorábbi elválását; míg a legöregebb – 110–120 millió évvel ezelőtti korú – ismert egyszikű fossziliával (*Mayoa portugallica*) a törzsfá gyökerének legkésőbbi feltételezhető korát adták meg. Mivel a különböző taxonokban is azonos sebességgel mutálódó DNS szakaszt vizsgáltak (azaz a teljes fán azonos sebességgel „ketyegett” a molekuláris óra), az ismert korú belső elágazások korából matematikai módszerekkel a fa ághosszait arányossá tehetők a lelet korából következő időskálával. Gyakorlatilag a fa csúcsi taxonjai napjainkat jelentették, míg a belső elágazás, ahol a *Goodyerinae* altribusz mai fajai elváltak ma élő rokonaitól 15–20 millió évvel ezelőttre került, a szubtribuszba tartozó *Meliorchis* korából adódóan. Az egyéb fossziliákkal három ponton is kalibrált törzsfán így az ismert korú belső elágazásnál ősből elválások, tehát az orchideák családjának elválásának ideje is viszonylag biztosan meghatározható volt. Ezzel a módszerrel a ma élő orchideák legközelebbi közös ősenek elválását rokonaitól a Kréta korszak vége felé, valamikor a 76,5–84,5 millió évvel ezelőtti időszakra becsülték. A család drámai radiációja röviddel a Kréta időszak és a Harmadkor (Tercier) határán történt tömeges kihalási hullám után kezdődhetett (CONRAN és mtsai 2009).

#### Az orchideák rendszerezése

A rendszerezés hagyományosan – Linné óta – a szaporítószervek szerkezetén alapul (LINNÉ 1735). Míg az orchideavirágok meglehetősen eltérő méretűek, alakúak és színűek, addig szerkezetüket tekintve roppant egységesek. Egyik legfőbb jellegzetességük a kétoldali részarányosság (zigomorf szimmetria), amelyért az ivaroszló (*gynostemium*) és a belső lepelkör módosult tagja, a mézajak (*labellum*) felelős.

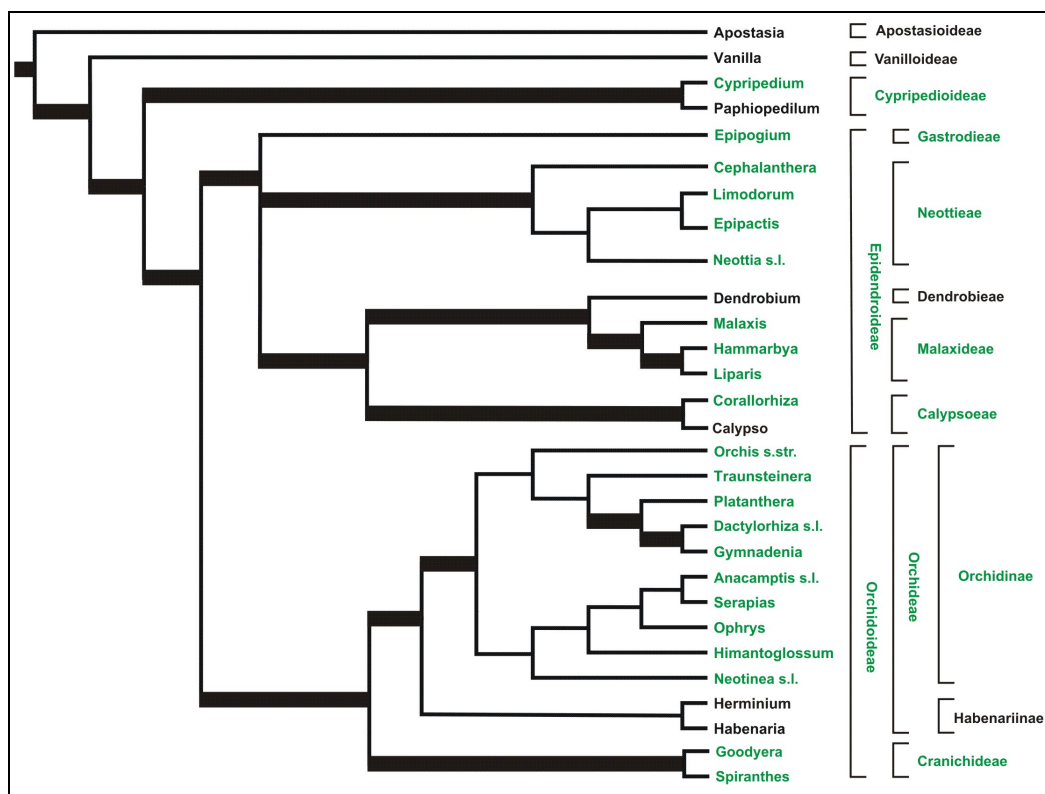
A korábbi rendszerezők a többi egyszikű növénytől a jól elkülöníthető virágú orchideákat magas szinten elkülönítették, ugyanis az egyszikűeken belül külön rendet, az orchidea-félék (Orchidales) rendjét szentelték ennek a növénycsoportnak. Noha maga a rend a csupán 1–3 családot foglalt magában, ezek alacsony számát ellensúlyozta a rend magas fajszáma. A kosborfélék sokféleségével a magvas növények közül csupán egyetlen család, a fészekvirágzatúaké (Asteraceae) kelhet versenyre. Úgy tűnik, hogy a fészkeseknek majdnem ugyanannyi faja van, de változatosságuk a nemzetségek terén némileg meg is haladja az orchideákét. A fészkeseknek mintegy 1620 nemzetségét írták le, a kosborféléknek pedig 880 nemzetségét (STEVENS 2001-től). Az összes többi család mind a fajok, mind pedig a nemzetségek számát tekintve elmarad az orchideák és a fészkesek mögött.

A különleges, mégis egységesen módosult virágok és a magas fajszám alapján korábban megalapozva látták a különálló rend fenntartását (TAKHTAJAN 1969, 1980, THORNE 1992). Ezt azonban a DNS-alapú filogenetikai vizsgálatok nem igazolták. Már a legkorábbi, a teljes növényvilág evolúciós viszonyait DNS-szekvenciák alapján vizsgáló kutatásokból (CHASE és mtsai 1993) kiderült, hogy az orchideák közeli rokonságban vannak egyes, korábban a liliomfélékhez sorolt növényekkel. Később az egyszikűek filogenetikai viszonyait feltáró kutatások jelezték, hogy az orchideákat nem lehet önálló rendként kezelni; kimutatták (CHASE és mtsai 2000), hogy számos, korábban egy tágabb értelemben vett liliomfélék rendjébe sorolt családdal együtt (mint az amarillisz-félék, a hagyma-félék, vagy a nőszirm-félék) az orchideák egy közös leszármazási egységet (monofiletikus csoportot) alkotnak, melynek első, a többtől legkorábban önálló evolúciós útra térő leágazását jelentik (CHASE et al 2006). Ezt az evolúciós helyzetet később mind molekuláris, mind pedig morfológiai alapon megerősítették, így napjainkra eléggé bizonyosan állíthatjuk (STEVENS 2001-től), hogy az orchideák a fent említett csoportokkal, illetve további 10 családdal (köztük az agáv-félékkel és a spárgafélékkel) együtt a spárga-szerűek rendjét (Asparagales) alkotják, melynek legkorábbi leágazásán találjuk a kosborfélék (Orchidaceae) népes családját.

A családon belül öt főbb leszármazási vonalat különíthetünk el (CHASE és mtsai 1994, CAMERON és mtsai 1999), melyeket ma alsócsalád szintjén rendszerezünk (CHASE és mtsai 2003). Az orchideafélék alsócsaládjai: 1. Apostasioideae; 2. Vanilloideae; 3. Cyripedioideae; 4. Epidendroideae; 5. Orchidoideae.

Az alcsaládok közt meglehetősen világos a leszármazási viszony: az Apostasioideae található a legelső leágazásnál, ezt követi a Vanilioideae, majd a Cyripedioideae, míg a törzsfá csúcán az Orchidoideae és az Epidendroideae alcsaládok vannak (1. ábra).

**1. ábra.** A hazánkban honos (félkövér szedéssel jelölt) nemzetségek evolúciós viszonyai és jelenleg elfogadott helyzete a kosborfélék családjának egyszerűsített filogenetikai fáján. A fa az egyes alcsoportok vizsgálatára irányuló kutatások részfáinak összegzésével készült, vastaggal jelölve a magas statisztikai támogatottságú belső ágakat, amelyek nagy bizonyossággal megfelelő leszármazási viszonyt mutatnak. Az egyes ágak végénél az adott csoportot összekapcsoló taxonómiai egységeket jelöltük meg, jobbról balra haladva alcsalád, tribusz és szubtribusz szintig.



### A filogenetikai vizsgálatok módszerei és alapfogalmai

Az élőlények közti rokonsági viszony megállapítása régóta érdekelte az élővilág változatosságát felismerő embereket. A rendszerezés atyjaként számon tartott Carl Linné (1707–1778) legfőbb törekvése az volt, hogy a természetet megismerve megértse a „teremtés tervét”. E célból megalkotta azt a keretrendszert, ami lehetővé tette a teremtés eredményeképp kapott „változatosság” fajokba sorolását és osztályozását. Az volt a meggyőződése, hogy a rendszerezést elsősorban az ivarlevek jellegére, számára és szerveződésére kell alapozni, mert ez tükrözi a rokonság fokát. A biológiai osztályozás történetében a következő mérföldkövet Charles Darwin (1809–1882) munkássága jelentette, aki rávilágított a természetes szelekcióra és a fajok időbeli változására. Az élővilág evolúciójának leírására – amely szerinte felfoghatatlanul hosszú idő alatt ágazott szét a 19. századi természetbúvárok által megismert élővilággá, és amely folyamat új fajok leágazásával, egyes fajok kihalásával járt – már maga Darwin is a fa motívumot tartotta a legalkalmasabbnak. Ebben az időben azonban még nem álltak rendelkezésre azok az összehasonlító módszerek, amelyek lehetővé tették volna a törzsfá – vagy annak részleteinek – rekonstrukcióját. Ezért, habár a fejlődés gondolata már áthatotta a taxonómusok gondolkodását, a rendszerezés továbbra is a tapasztalati úton összegyűjtött tulajdonságok alapján a mértékadó szaktekniké által kikövetkeztetett rokonságot tükrözte. Ez természetesen számos szubjektív döntést hordozott magában, hiszen a rendszerező elme önkéntelenül is nagyobb hangsúlyt helyezett egyes tulajdonságokra. Jó példa erre Linné választása, aki az ivarleveleket emelte ki, mint fő

rendszerző elvet. Azaz hiányzott az a döntést megelőző (*a priori*) keretrendszer, ami a rendszerző döntését segítette, noha a fontos fogódzókat korán felismerték. Darwin kortársa, a maga korában egyik legnagyobb ellenzője, Richard Owen (1804–1892) definiálta először az élőlények közti rokonsági viszony elemzéséhez nélkülözhetetlen homológia és analógia fogalmát. Ugyanis az összehasonlítás néha félrevezető: ha nem közös eredettel bíró szerveket hasonlítunk össze, téves rokonságot állapíthatunk meg. Linné például az összenőtt bibéik és porzóik miatt azonos csoportba („*Gynandria*”) vonta a kosborféléket (Orchidaceae) és farkasalmaféléket (Aristolochiaceae). Erre a következtetésre azért jutott, mert olyan szerv alapján állapította meg a hasonlóságot, mely nem közös eredetű (azaz nem homológ), hanem a hasonló körülményekhez történt alkalmazkodás miatt vált hasonlóvá (ezt a jelenséget nevezzük konvergens evolúciónak). A példa rávilágít egy nagyon fontos alapelvre: az élőlények rokonsági fokának megállapításához csak olyan karakterek összehasonlítása alkalmas, melyek közös eredetűek, azaz homológok. Ha nem ilyen, hanem a környezet által hasonlóvá tett szerveket, tulajdonságokat (analóg képleteket) hasonlítunk össze, akkor félrevezető következtetéseket vonhatunk le.

A 20. század közepéig az élőlények rendszerzői kizárólag morfológiai tulajdonságok összehasonlításával tudtak következtetni az élőlények közti rokonságra. Ugyanakkor a morfológiai tulajdonságok általában mind különböző mértékű szelekciónak vannak kitéve, ami magában hordozza a fent részletezett konvergens evolúciót, azaz az analóg képletek kialakulását. Emiatt könnyen előfordult, hogy látszólag hasonló szervek alapján téves következtetéseket vontak le. Erre a zárvatermők köréből számos példát sorol fel PODANI (2007). A DNS szerepének megismerése után azonban egy újabb, közvetlenül a rokonság megállapítását lehetővé tevő eszköz került a kutatók kezébe: az örökítőanyagot tartalmazó kromoszómák összehasonlítása, a kariológiai elemzés. Ezzel a vizsgálati móddal az élőlények genetikai anyagának megjelenéséről (ha úgy tetszik, morfológiájáról) juthatunk fontos információhoz; mivel a homológ kromoszóma-párokat a teljes kromoszóma-készlet segítségével ki tudjuk válogatni, ezért a csekély szelekciós nyomásnak kitett kromoszómák kitűnő lehetőséget jelentettek az élőlények közti hasonlóság vizsgálatára. Noha a kutatók sokáig egyszerűen a morfológiai leíráshoz adható tulajdonságnak tekintették a kromoszóma-készlet leírását, mára a kariológiai vizsgálatoknak fontos szerepe van a filogenetikai kutatásokban; elsősorban a más módszerekkel nyert következtetések helyességének ellenőrzésére használjuk. Magának a DNS-nek az összehasonlítását egy valódi biológiai forradalom, a sejtben végbemenő DNS-megkettőződés kísérleti körülmények közötti (*in vitro*) reprodukálásának, a polimeráz lánc reakciónak (PCR) ’80-as évek közepén történt kifejlesztése tette lehetővé. Ezzel a módszerrel a kutatók képesek lettek DNS-szakaszok összehasonlítására úgy, hogy nagyon kevés kiindulási szövetmintára volt szükség. Ennek eredményeként napjainkra az élőlények közötti filogenetikai viszony megállapításának három legfontosabb módszerét tartjuk a kezünkben: az alaktani, a kariológiai és a molekuláris genetikai elemzést.

Napjaink kutatói a DNS-ből származó információkat gyakrabban és szívesebben használják, mint a másik két típusú módszert. Ennek egyrészt elméleti, másrészt gyakorlati okai vannak. A DNS, mely önmaga meghatározza az élőlény összes, egyedfejlődése során megjelenő tulajdonságát, elméletileg kifogyhatatlan tárháza azon információknak, amelyek az élőlények közti hasonlóságot meghatározzák. Másrészt a DNS megfelelő szakaszainak vizsgálata lehetőséget ad arra, hogy olyan tulajdonságokat vizsgáljunk, melyekre gyakorlatilag nem hat szelekció, hanem csupán olyan véletlenszerű változások jellemzik, melyek az élőlények közötti leszármazási viszonyt tükrözik. Ugyanis az ilyen, ún. neutrálisan evolválódó DNS-szakaszok közt amikor két faj közt megszűnik a génáramlás (azaz amikor egymástól genetikailag izolálódnak) olyan véletlenszerű változások következhetnek be, melyek különbségeket halmoznak fel a két, immár elkülönült faj között. Azaz homológ DNS-szakaszok összehasonlítása nagy valószínűséggel pontosan tükrözi az élőlények evolúcióját, mert minél több különbség halmozódott fel a vizsgált régióban, azok annál korábban váltak el, vagyis távolabbi rokonok. Ugyanakkor az élőlény teljes DNS-én belül vannak nagyon konzervatív régiók, melyek pl. egy fehérjét kódolnak, és nagyon változékonyak is; ez kitűnő lehetőséget ad arra, hogy két konzervatív szakasz közti régiót válasszunk ki, így biztosítva azt, hogy homológ szakaszokat hasonlítsunk össze. Azaz – ellentétben a morfológiai és kariológiai tulajdonságokkal – a DNS-szakaszok esetében nagy valószínűséggel nem eshetünk abba a hibába, hogy nem homológ tulajdonságokat hasonlítunk össze. Persze, kellően körültekintő vizsgálat mind morfológiai, mind kariológiai tulajdonságok vizsgálata során is lehet homológ tulajdonságokat összehasonlítani, és valóban: a DNS-szakaszok vizsgálata mellett ezen tulajdonságok vizsgálata is fontos forrása az élőlények közti leszármazási viszony megállapításának. Annak, hogy a legtöbb kutató mégis DNS alapú összehasonlítást végez – a fenti elméleti előnyök mellett – nagyon egyszerű gyakorlati oka van: fajlagosan olcsóbb a DNS-vizsgálat! Ennek az első pillanatban meglepő megállapításnak helyességét könnyen beláthatjuk, ha belegondolunk, hogy míg a DNS-vizsgálatokhoz tulajdonképpen egyszer kell a terepen begyűjteni a szövetmintát, amelyből aztán gyakorlatilag tetszőleges

számú homológ DNS-szakaszt hasonlíthatunk össze egymással, addig a morfológiai vizsgálatokhoz általában populációs szinten reprezentatív módon, lehetőleg a növény több fenofázisában kell adatokat gyűjteni, ráadásul egy orchideáról maximum kb. 50–80 tulajdonságot gyűjthetünk. Gondoljunk bele, ez egy közepes léptékű, mondjuk európai vizsgálat esetén akár több ezer kilométeres kiutazásokat tesz szükségessé több éven keresztül, és mégis csak korlátozott számú összehasonlítható tulajdonságot eredményez. A kariológiai vizsgálatok esetén pedig – tekintettel a módszer érzékenységre – általában élő növény megfelelő fejlődési állapotú szerveire van szükség, mely egy teljes elterjedési terület mintázása esetén megint csak években mérhető gyűjtő és fenntartó munkát követel. Mindennek ellenére azt mondhatjuk, a legmegalapozottabb vizsgálat a fenti három módszerből lehetőleg kettőt alkalmaz, mert csak különböző módszerekkel nyert azonos következtetés esetén lehetünk eléggé biztosak abban, hogy a helyes evolúciós viszonyt tártuk fel. Következtetésünket pedig egybe kell vessük a morfológiai tényekkel, mert eredményeinket csak ezekkel összevetve (és összehangba hozva) érthetjük meg az élőlények evolúcióját. Azaz a morfológiának itt is, illetve továbbra is fontos szerepe van.

Ugyanakkor egy, a biológián belül lezajlott másik forradalmi esemény is hozzájárult napjaink filogenetikai elemzéseinek radikális változásához: a kladisztikai szemlélet elterjedése. Ennek alapjait Willi Hennig (1913–1976) fektette le a DNS szerepének tisztázásával egyidőben. A kladisztika módszereit alkalmazó kutató igyekszik az élővilág evolúcióját egy olyan irányított gráffal, a filogenetikai törzsfával (lásd 1–3. ábra) leírni, mely úgy tükrözi az élőlények közötti leszármazási viszonyt, hogy hipotetikus őskön (belső elágazási pontok) keresztül köti össze a ma élő fajokat (amelyek a fa végágain vannak). Minél közelebbi rokon két mai taxon, annál kevesebb hipotetikus közös őst kapcsolja össze őket. Magát a törzsfát valamilyen, általunk preferált törzsfáépítési kritérium alapján állítjuk fel úgy, hogy a mesterséges intelligencia (számítógépünk) számítási kapacitását kihasználva megkeressük, melyik az a fa-alak (az ún. topológia), mely a leginkább megfelel a választott kritériumnak. (További alapvető kladisztikai, törzsfakészítési ismereteket nyerhetünk PODANI (2007) tankönyvéből.) Amennyiben a törzsfá csak a taxonok közti leszármazási viszonyt mutatja be, és a taxonok elválása óta eltelt időről (valójában evolúciós távolságról) nem ad információt, kladogramnak nevezzük. Ugyanakkor vannak olyan fák is, melyek a leszármazási viszony mellett a taxonok közti tényleges evolúciós távolságot is mutatják, ezeket filogramoknak nevezzük. Akármelyik típusú törzsfáról is van szó, a kladisztikus szemlélet szerint az egyes taxonok közt olyan leszármazási viszonyok állnak fenn, melyeknek nagy jelentősége van a vizsgált taxonok közti rokonsági fok megállapításában. Ebből a szempontból a legfontosabb az egy közös őstől származó összes mai taxont magába foglaló, ún. monofiletikus viszony. A kladisztikus szemlélet szerint csak a monofiletikus csoportok tekinthetők az evolúció által meghatározottnak, így egyedül ezek tekinthetők természetes csoportoknak. Amennyiben ilyet tudunk azonosítani, azt joggal tekintjük egy taxonómiai egységbe tartozónak (pl. az 5. ábrán az Orchidoideae alcsaládba tartozó fajok viszonya). Az ilyen fajokat összekötő tulajdonságot, amely közösen jellemez egy monofiletikus egységet, szünapomorf bélyegnek nevezzük. A meglehetősen széles körben elfogadott kladisztikus szemlélet szerint az osztályozást végző kutatóknak egyértelműen arra kell törekedni, hogy olyan taxonómiai egységeket alakítson ki, amelyek monofiletikus egységeket foglalnak össze. A további két kladisztikai viszony sokkal inkább a jelenlegi rendszerezés, és a kladisztikus elemzéssel feltárt filogenetikai viszonyt jellemzi. Ha olyan taxonról beszélünk, amely a törzsfá monofiletikus taxonjainak nem az összes tagját foglalja magába, parafiletikus taxonról beszélünk. Ilyen a korábbi *Listera* nemzetség, amely a 6. ábrán látható okok miatt parafiletikus: ha a madárfészek békakontyot nem vonjuk egybe a maradék békakonty fajokkal, akkor olyan egységet képezünk (a korábbi *Listera* nemzetség), mely nem tartalmazza a legközelebbi közös őst összes leszármazottját, hiszen a madárfészek békakonty (*Neottia nidus-avis*) kimaradt a korábbi *Listera* nemzetségből. Ezt az ellentmondást úgy lehetett feloldani, hogy a *Listera* fajokat bevonták a *Neottia*-ba, így képezve egy monofiletikus egységet, a tágabb értelemben vett békakonty nemzetséget (*Neottia* s.l.). A harmadik típusú kladisztikai viszony az, amikor olyan fajokat kapcsolunk össze egy taxonómiai egységbe, melyek nem közös származásúak, hanem eltérő leszármazási ágakba tartoznak. Az ilyen taxonokat polifiletikusnak nevezzük. Ennek jó példája a korábbi, tágabb értelemben vett kosbor (*Orchis* s.l.) nemzetség; amint az a 9. ábrán látható. Az ide sorolt fajok (melyek az ábrán helyenként zárójelben vannak feltüntetve) több, jól elváló leszármazási sorba tartoznak: egyesek a tornyos sisakoskosbor (*Anacamptis pyramidalis*), mások a foltos pettyeskosbor (*Neotinea maculata*), megint mások a „valódi” kosborok (*Orchis*) rokonai. Ezért volt szükség a korábbi kosbor nemzetség felosztására: egyes fajok a sisakoskosbor (*Anacamptis*), mások a pettyeskosbor (*Neotinea*), megint mások a leszűkülő kosbor (*Orchis* s.str.) nemzetségbe kerültek (BATEMAN és mtsai 1997).

Noha már kezünkben van mind a fakészítés módszertana, mind pedig a fa leírását segítő keretrendszer, a fa topológiájának taxonómiai értelmezése, azaz a fa egyes részleteinek taxonómiai egységekkel történő

megfeleltetése továbbra is a kutató szubjektív döntését igényli. Ráadásul egy nagyobb csoport törzsfája több hierarchikus elágazást tartalmazhat, mint ahány ismert faj feletti taxonómiai rangfokozat van. Hogy itt is minimalizáljuk a szubjektív döntésből eredő hibát, használhatunk olyan előzetes osztályozási szabályokat, melyek segíthetnek a fa topológiájának objektív taxonómiai levetítésében. Noha széles körben elfogadott ilyen rendszer nem ismert, itt ismertetjük az Orchidinae altribusz és a Neottineae tribusz filogenetikai törzsfájának értelmezésekor is használt (BATEMAN 2009) szabályrendszerét: 1.) Az osztályzás során csak monofiletikus egységeket fogadjunk el. 2.) A fát lehetőség szerint a jelentős statisztikai támogatottságú ágaknál vágjuk el, így további karakterek bevonása az elemzésbe nem borítja fel az osztályzást. 3.) A fát lehetőség szerint hasonló statisztikai támogatottságú, rendszerint azonos hosszúságú ágaknál vágjuk el, így olyan, azonos rangú taxonokat képzünk, melyek hasonló fokú divergenciát mutatnak. 4.) Lehetőség szerint minimalizáljuk azon ágak arányát, melyek egyszerre több taxonómiai rangfokozatot (elsősorban monotipikus génuszokat) tartalmaznak, így az osztályzás minden rangja egy csoportosításról ad információt. 5.) A fát lehetőség szerint úgy vágjuk el, hogy minimalizáljuk az új nevek leírásának, vagy új kombinációk közlésének szükségét, így csökkentve a jelenleg elfogadott nevektől való eltérést. Kérdés, hogy ez a felosztás mennyire tükröz valódi leszármazást? Az Orchidinae altribusz esetében ha megvizsgálunk más biológiai tulajdonságot, az támogatja a fenti elképzelést.

A legszemléletesebb a korábbi kosbor fajok közötti hibridizációs mintázat: míg külön-külön a kosbor (*Orchis*), a sisakoskosbor (*Anacamptis*) és a pettyeskosbor (*Neottinea*) nemzetségekben is gyakori a közeli genetikai rokonságot sejtető hibridizáció; ugyanakkor a jelenleg külön nemzetségbe sorolt fajok közötti hibridek vagy nagyon ritkán vagy egyáltalán nem keletkeznek, ami a fajok közötti jelentősebb genetikai elkülönülésre utal. Egyebek mellett ez is egy olyan biológiai tulajdonság, ami azt jelzi, hogy az újonnan alkalmazott felosztás jól tükrözi a genetikai elkülönültség mértékét, és ezzel a fajok közti evolúciós távolságot.

#### A hazai orchideák leszármazási viszonyai

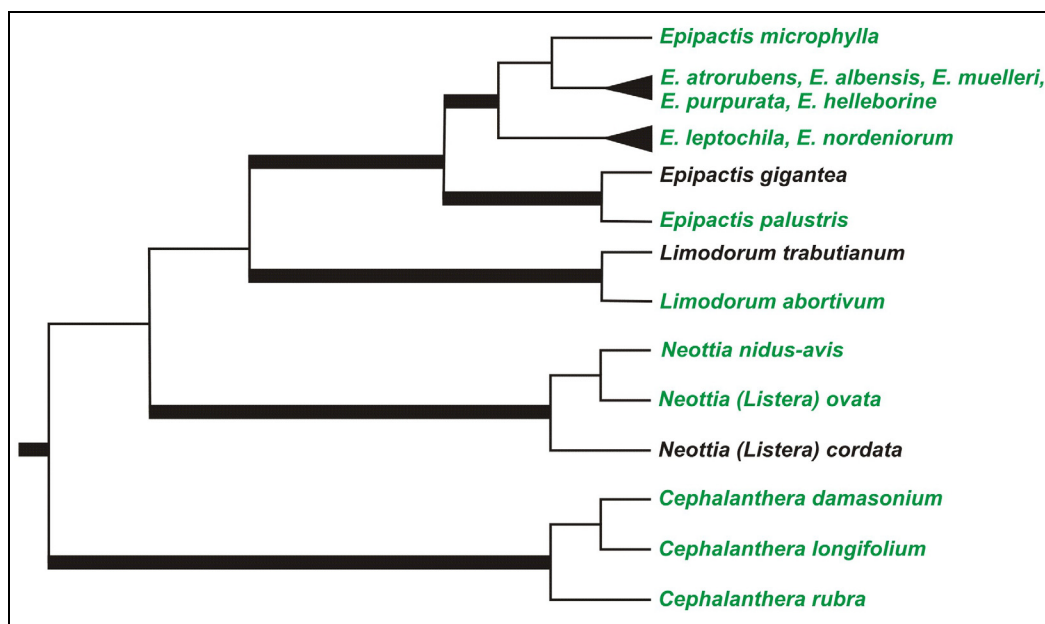
Az előző fejezetben bemutatott módszerek és elvek alapján alakították ki az orchideák filogenetikai eredményekre támaszkodó rendszerét, mely mai tudásunk szerint a csoport leszármazási viszonyait legjobban tükrözi (1. ábra). Az orchideafélék családjának két, legkorábban elkülönült, és számos ősi bélyeget mutató alcsaládjának (Apostasioideae és Vanilloideae) képviselői hazánkban nem fordulnak elő. Ugyanakkor az, hogy ez a két, az orchideák evolúciójának korai leágazását képviselő csoport csak a trópusokon terjedt el valószínűsíti, hogy az orchideák ősei szintén trópusi növények voltak. A következő leágazást jelentő Cyripedioideae alcsaládban már találunk hazai fajt: az északi félteke mérsékelt övében elterjedt nemzetség európai képviselőjét, az sárga rigópoharat (*Cypripedium calceolus*). Ebben a nem túl népes alcsaládban megjelenésükben meglehetősen egységes növényeket találunk, melyeknek mézajkai papucs-szerűvé módosultak. Legtöbb hazai fajunk, az orchideák két legnépesebb, és evolúciós értelemben legfiatalabb csoportjába tartozik: a főleg trópusi fajokban gazdag Epidendroideae alcsaládba, illetve a legtöbb mérsékeltövi fajt felvonultató Orchidoideae alcsaládba.

Előbbi alcsaládon belül a legbizonytalanabb leágazás az Epipogiinae altribuszé (MOLVRAJ – KÖRES 2005), melybe a hazánkban is előforduló, mérsékeltövi mikoheterotróf életmódú fonák bajuszvirág (*Epipogium aphyllum*) tartozik. Kifejezetten ennek a fajnak a tágabb rokonságát kutató vizsgálat hiányában, de a *Gastrodea* génuszhoz való közelsége (ROY és mtsai 2008) miatt a hazai fajt a főleg trópusi orchideákat tartalmazó Gastrodieae tribuszba sorolhatjuk, de ez a besorolás még nem végleges. Jól elkülönült, a mérsékelt övet meghódító külön leszármazási vonalat jelent (BATEMAN és mtsai 2005) az Epidendroideae alcsaládon belül a Neottieae tribusz, ahová számos hazai fajunkat soroljuk. Itt találjuk, a csoport legkorábbi elágazásán (2. ábra) a monofiletikus *Cephalanthera* nemzetséget, amelyen belül a hazai fajok evolúciós viszonya is tisztázott: a *Cephalanthera rubra* korábban elkülönült a másik két, fehér virágú fajtól (*C. damasonium* és *C. longifolium*). A leszármazási kör másik ágán olyan növényeket találunk, melyek közül számos faj részben vagy teljesen elvesztette fotoszintetizáló képességét, és részben vagy egészében gombapartnerére utalt mikoheterotróf életmódra tért át. Ezen csoport evolúciója során az első elágazáson – monofiletikus egységet alkotva – találjuk a *Neottia* s. l. nemzetséget, mely magában foglalja a korábban elkülönítve kezelt *Neottia* s. str. és *Listera* nemzetségeket is. A *Neottia* nemzetség kiterjesztésének okát a 2. ábrán láthatjuk: az azonos leszármazási körbe tartozó fajok esetében a korábban *Listera ovata*-nak nevezett faj – noha töle morfológiailag jobban elkülönült – genetikailag közelebb áll a *Neottia nidus-avis*-hoz, mint a *Listera cordata*-hoz. Ezért kiterjesztették a nemzetséget, így ma már a korábban különállónak tekintett *Listera*-fajokat is a *Neottia* nemzetségben belül tárgyalják. A morfológiai elkülönülés okát ennek fényében annak tudjuk be, hogy az egyébként zöld színanyaggal rendelkező rokonaihoz képest a *N. nidus-avis* – a

korhadéklakó életmódhoz történő alkalmazkodás során fellépő ún. irányító szelekció hatására – számos morfológiai változáson ment keresztül, ami megjelenésében eltávolította legközelebbi rokonától. De ennek a szelekciónak ki nem tett genetikai tulajdonságok nem változtak ilyen gyorsan, ezért növényünk genetikailag továbbra is legközelebbi rokonához, a *Listera ovata*-hoz maradt hasonló. A következő leágazást a *Limodorum* nemzetség alkotja, melynek fajai mikoheterotróf életmódot folytatnak. Közülük hazánkban egy faj (*L. abortivum*) fordul elő.

A Neottieae tribusz legkésőbbi, ugyanakkor leginkább szerteágazó csoportját az *Epipactis* nemzetség alkotja. Közöttük számos olyan alak található, melyek elindultak az önálló fajjá válás útján, melyet elsősorban különleges szaporodásbiológiai tulajdonságuk, az önmegporzás okoz. E kisméretű önállóságát többnyire csak az utóbbi évtizedekben ismerték fel, korábban nem különítették el őket a rovarmegporzású *Epipactis helleborine*-től. Ehhez képest a genetikai adatok jócskán eltérő képet festenek. Mint láttuk, a csoportot meglehetősen fiatalnak tekinthetjük, és az első elágazásokon olyan morfológiai izolált fajokat találunk, mint az *Artrochilium* névű önálló génuszba is sorolható *E. palustris*. Ezen belül pedig – a fent részletezett korábbi elképzeléssel szemben – nem a széleslevelű nőszőfűből levált kisméretű fajokat, hanem jelenleg három leszármazási irányt látunk, melyben vegyesen találunk önmegporzó kisméretű fajokat és rovarmegporzású fajokat. Noha hozzá kell tennünk, hogy a vizsgálatok messze nem tekinthetők véglegesnek, hiszen számos kisméretű faj – köztük sok hazait sem – eddig nem vizsgálták meg, valamint az *E. helleborine*-csoporton belüli viszony statisztikai értelemben bizonytalan (2. ábra). Mindenesetre a jelenlegi kép szerint az önmegporzás nem egy „tőfajból” leválva indult el, hanem több (legalább három) egymástól elkülönült vonalon, párhuzamosan alakult ki a nemzetségben belül. Az egyes leszármazási vonalakon belül a fajok közti evolúciós viszony ma még ismeretlen, további filogenetikai munka szükséges ennek feltárásához.

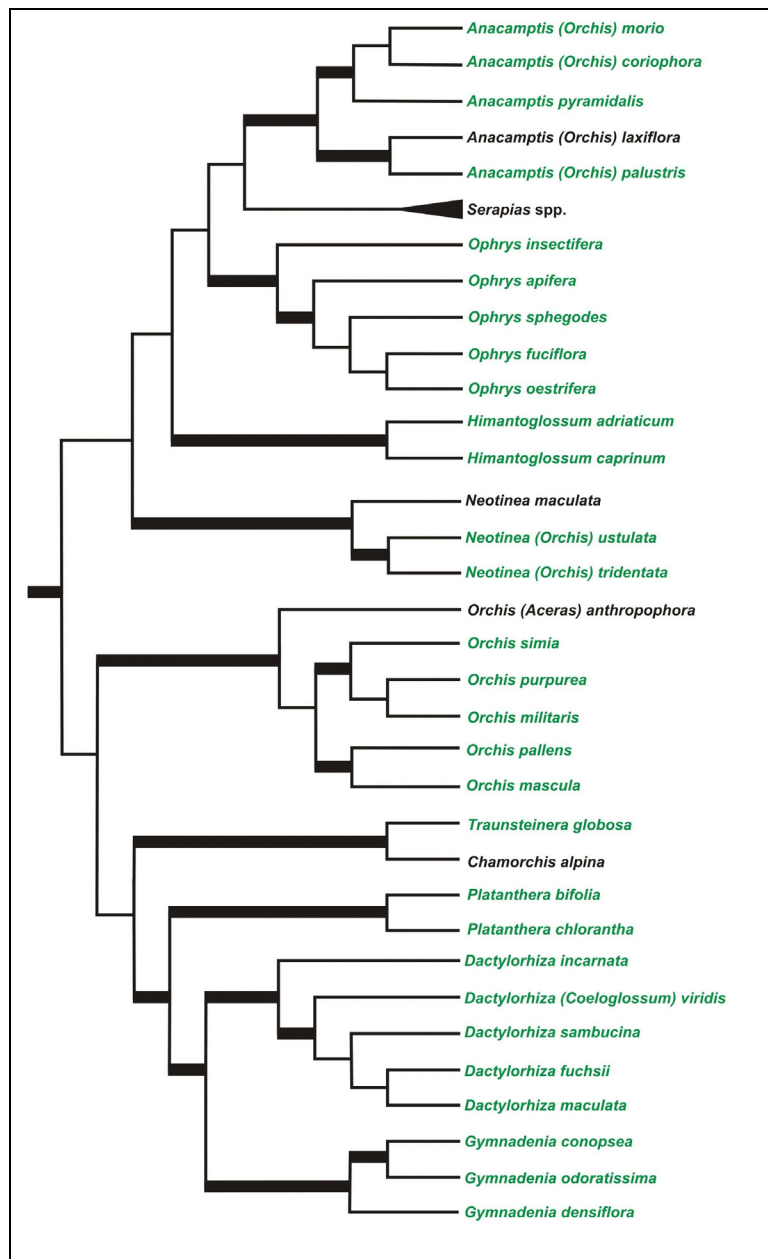
**2. ábra.** A félkövér szedéssel jelölt hazai fajok leszármazási viszonyai a madárfészek-félék (Neottieae) tribuszának egyszerűsített törzsfáján BATEMAN és mtsai (2005) munkája alapján. A magas statisztikai támogatottságú (azaz nagy bizonyossággal megfelelő leszármazási viszonyt bemutató) belső ágakat vastagon kihúzva emeltük ki.



Az Epidendroideae alcsalád későbbi leágazásain a roppant fajgazdag csoport főleg trópusi képviselőit találjuk. Ezek között csupán két olyan leszármazási vonal van, melyek közt a mérsékelt övet, s ezen belül hazánkat is meghódított fajok is előfordulnak. Az egyik ilyen ág a a trópusi Dendrobieae tribusz rokonának számító Malaxideae tribusz, melyen belül három olyan nemzetséget is találunk, melyek egy-egy képviselője megjelenik kontinensünkön: a *Malaxis* és a *Liparis* nemzetség; illetve egy monotipikus génusz a *Hammarbya*. A tizenkét génuszt számláló, mérsékelt övi Calypsoeae tribuszba egyetlen hazai nemzetség

tartozik. A hideg-mérsékelt övi *Corallorhiza*-fajok többsége újvilági elterjedésű, de egy faj (*C. trifida*) Euráziában és hazánkban is megtalálható.

**3. ábra.** Hazai fajok (félkövér szedéssel jelölve) leszármazási viszonyai a Orchidinae altribusz egyszerűsített törzsfáján, BATEMAN és mtsai (2003) munkája alapján. A magas statisztikai támogatottságú (azaz nagy bizonyossággal megfelelő leszármazási viszonyt bemutató) belső ágakat vastagon szerepelnek.



Az orchideák másik nagy, viszonylag fiatal csoportját az Orchidoideae alcsalád alkotja, ahová legtöbb hazai orchideánkat soroljuk. Noha ebben a nemzetségben is szép számmal találhatók trópusi fajok, itt is vannak olyan leszármazási sorok, amelyeknek egyes rokonsági körei a mérsékelt övet is meghódították. Ilyen a Cranichideae tribusz két nemzetsége, a *Spiranthes* és a *Goodyera* is. Mindkét génuszhoz vannak szubtrópusi fajai is, de közülük egy-egy hazánkba is eljut. Az alcsalád elsősorban talajlakó életmódú fajokat

tartalmazó leszármazási vonalát az Orchideae tribusz képviseli. Ezen belül javarészt trópusi fajokat tartalmaz a Habenariinae altribusz, de Európa kiegyenlített, nedves klímájú területein is megtalálható néhány képviselőjük. A történelmi Magyarország egykori területéről egy képviselőt ismerünk ebből a csoportból, a *Herminium monorchis*-t, melynek régi előfordulása a Fertő-tó mellékének ma Ausztriához eső részén lehetett.

A kosborfélék tribuszának (Orchideae) mérsékelt övet meghódított, és ott diverzifikálódott csoportját az Orchidinae szubtribusz alkotja, ahová a legtöbb hazai faj is tartozik. A csoport filogenetikai viszonyait elsősorban BATEMAN és mtsai (1997), BATEMAN (2001), BATEMAN és mtsai (2003), PRIDGEON és mtsai (1997) munkái alapján ismerjük. A szubtribusz maga nagy bizonyossággal monofiletikus, ugyanakkor a két alapvető leszármazási ágra válása már sokkal kevésbé bizonyos, sőt, a 3. ábrán felvázolt nemzetségek közti leszármazási viszony is bizonytalan. Mindazonáltal ez nem jelenti azt, hogy ez a rendszer nem írhatja le pontosan a génuszok közti evolúciós viszonyt; az itt közölt rendszer például jó keretet ad a szubtribuszon belüli evolúciós változásokhoz. A csoporton belül roppant elterjedt  $n=21$  kromoszóma-szám  $n=18$ -ra redukálódott, és ez összeköti a *Himantoglossum–Ophrys–Serapias–Anacamptis* s. l. vonalat, míg az egyébként gömbölyded ikergumós raktározó szervek megnyúlása a *Platanthera–Dactylorhiza* s.l.–*Gymnadenia* vonalat, a kromoszóma-szám 20-ra csökkenése pedig a *Dactylorhiza* s.l.–*Gymnadenia* vonalat kapcsolja össze. Másrészt viszont egyes korai leágazások, mint amilyen a *Neotinea* s.l. elkülönülése is, roppant bizonytalan helyzetűek, és mivel csupa – a csoporton belül – ősinek tekinthető tulajdonságot hordoznak, egyik nagy ághoz sem köthetjük jobban; ezért egyes összegzések (BATEMAN 2006) inkább egy hármas alapi elágazásban (ún. trichotómiában) helyezik a két fő ág közé.

Noha a génuszok közti viszony bizonytalan, maguknak a nemzetségeknek itt közölt lehatárolása meglehetősen bizonyos, amit ábránkon az adott génuszokhoz vezető vastag (=erős statisztikai támogatottságú) ágak jeleznek. Ezek tették szükségessé azokat a nevezéktani változásokat (BATEMAN és mtsai 1997, PRIDGEON és mtsai 1997), melyek napjainkig tartó vitákat gerjesztettek (TYTECA – KLEIN 2008, BATEMAN 2009). Mára azonban meglehetősen világossá váltak a két tábor érvei, melyek közül jelen kötet a molekuláris filogenetikai eredmények alapján kialakított taxonómiai felfogást és az abból következő nevezéktant követi. A legjelentősebb taxonómiai és nevezéktani változás egyes, korábban egységesen a kosbor (*Orchis* s. l.) nemzetségbe sorolt fajokat érinti: ma ezeket a fajokat három külön génuszba (*Anacamptis* s.l., *Orchis* s.str., *Neotinea* s.l.) találjuk, melyek sokszor meglehetősen távol esnek egymástól.

De lássuk a nemzetségeket sorban, a 3. ábrán látható sorrend szerint. Az *Anacamptis* nemzetség az európai orchideákon belül az egyik leszármazási sor csúcsi csoportját alkotja; ahogy ábránkról is látszik, számos, korábban az *Orchis* nemzetségbe sorolt faj (*A. palustris*, *A. coriophora*, *A. morio*) körbeveszi a korábban egyedül ide *Anacamptis pyramidalis*-t. Azért volt szükség az *Orchis* nemzetségből a fenti fajokat ide vonni, mert így a kiterjesztett *Anacamptis* s. l. nemzetség már monofiletikus, jól elkülönülő egységet alkot. A nemzetségen belüli legkorábbi leválást a nedves élőhelyekhez alkalmazkodott, általában megnyúlt virágzatú *A. palustris* rokonsága alkotja, melyet hazánkban két alfaj képvisel (*A. palustris* subsp. *palustris* és subsp. *elegans*). Az *Anacamptis pyramidalis* morfológiai eltérését – mely korábbi elkülönítését magyarázza – genetikailag legközelebbi rokonaitól az okozza, hogy ez a faj – ellentétben rokonaival – lepkemegporzásra tért át. Ezek testvércsoportja a mediterrán elterjedésű nyelvorchidea (*Serapias*) nemzetség, mely éjszakai menedékkül csöszterű virágokat kínál a megporzó méheknek. Hasonlóan a méhekkel történő koevolúciót példázza a fenti csoportok testvércsoportja, a mediterrán elterjedési központú *Ophrys* nemzetség. Ezek a fajok azonban nem kínálnak a megporzásért „cserébe” semmit, becsapják megporzóikat. A nemzetségen belüli filogenetikai viszony viszonylag jól feltárt (DEVÉY és mtsai 2008): az egyik legősibb leágazási sorba tartozik a darázs megporzót „használó” *O. insectifera*, az ettől fiatalabb csoportok – melyek hazai képviselői méhmegporzásra tértek át – monofiletikus egységet alkotnak a génusz törzsfáján. Ezen csoporton belül találjuk az autogám *O. apifera*-t, mely talán önmegporzó képessége miatt a nemzetség egyik legelterjedtebb faja. A méhbangó a nemzetség legváltozatosabb monofiletikus csoportjához, az *O. fuciflora*-fajkomplexhez vezető leszármazási irány mellékágát képviseli. A főág nagyarányú radiáción ment keresztül: ez a bangók legnagyobb fajszámú csoportja, melyen belül jelentős génáramlás van a fajok között. A korábban leváló *sphogodes*-csoport ugyan kissé genetikailag is izoláltabb, de a csúcsi csoportot alkotó fajok közt inkább földrajzi izoláltságból adódó genetikai különbségek vannak, semmint ökológiai izolációból adódók (SRAMKÓ 2008). Ilyen, két eltérő eredetű csoportba tartoznak maradék hazai fajaink: a feltehetőleg az utolsó jégkorszak során az Appennini-félszigeten izolálódott *fuciflora*-csoportba tartozó *O. fuciflora*, míg a Balkánon elkülönült *oestriifera*-csoportba tartozó *O. oestriifera*, illetve a két alak találkozásából kialakult átmeneti alak (GULYÁS és mtsai 2005), az *O. fuciflora* subsp. *holubyana*. Az eddig tárgyalt csoportok testvércsoportja a különleges virágmorfológiájú sallangvirág nemzetség (*Himantoglossum*), melynek hazánkban két faja honos:

a közép-európai elterjedésű *H. adriaticum* és a balkáni–kis-ázsiai *H. caprinum*. Míg az utóbb tárgyalt nemzetségek morfológiai alapon is egységesek voltak eddig is, a filogenetika eredményei jócskán átrajzolták a *Neotinea* nemzetséget, kibővítve azt. A 3 ábráról könnyen belátható, hogy a korábban az *Orchis* s.l. nemzetségbe sorolt egyes fajok sokkal közelebbi rokonságban vannak az atlanti-mediterrán *Neotinea maculata*-val, mint a génusz típusfajával, az *Orchis militaris*-szal. Magán a nemzetségen belüli leszármazási viszonyok meglehetősen világosak: a legelső elágazást nagy bizonyossággal a hazánkban nem élő, számos ősi jellegzetességet mutató *N. maculata* jelenti. Ezen belül több hasonlóan pettyes virágtakarójú fajt találunk, köztük a hazánkban is előfordul a *N. tridentata*-t és a *N. ustulata*-t. Utóbbinak két fenológiai jelentősen izolálódott alakja ismert: egy május–júniusban és július–augusztusban virágzó. Ennek ellenére a hazánkból származó saját, publikálatlan adataink, és a közölt európai eredmények (TALI és mtsai 2006) is arra utalnak, hogy genetikailag alig különíthetők el, sőt elképzelhető, hogy a késői virágzású alak egymástól függetlenül, több különböző helyen is kialakult.

Az Orchidinae altribusz másik nagy ágának alapi elágazását a szűkebb értelemben vett kosbor nemzetség (*Orchis* s.str.) tagjai alkotják. A nemzetségen belül az evolúciós viszonyok elég biztosan ismertek. A legősibb elágazáson a korábban *Aceras* néven külön nemzetségbe sorolt mediterrán elterjedésű *O. anthropophora*-t találjuk, mely korábbi különállóságát számos ősi bélyeget mutató morfológiai sajátosságának köszönheti. Ezen ágon belül elég egyértelműen két ágat találunk: az egyikbe az ember- vagy majomtestre emlékeztető alakú mézajakkal rendelkező kosborok kerülnek, melyek hazai képviselői az *O. militaris*, *O. purpurea* és *O. simia*; a másikba soroltak további két nagy leszármazási vonalat képviselőnek, a hazánkban élő két faj: az *O. mascula* subsp. *signifera* és az *O. pallens*. Ezen nagy leszármazási ág következő csoportját olyan magashegyi-havasi fajok alkotják, melyek számos ősi sajátosságot hordoznak, és jelenlegi filogenetikai pozíciójuk nagyon bizonytalan; egyes elemzések a valódi kosborokkal (*Orchis* s.str.) közelebbi rokonságát valószínűsítik, ugyanakkor számos ősi morfológiai bélyegük a *Platanthera* génuszhoz kötik őket. Hazai fajok közül a hegyi rétjeink ritkasága, a *Traunsteinera globosa* tartozik ebbe a leszármazási ágba, de nagyon közeli rokonságban áll ez a faj az erdőhatár feletti hegycsúcson előforduló *Chamorchis alpina*-val. Érdekesség, hogy habár ez a két faj egymástól genetikailag kevésbé különült el, mégsem olvasztották össze egy génuszba; ennek oka az, hogy köztük – a genetikai hasonlóság ellenére – jelentős kariológiai, és mind a generatív, mind a vegetatív szervek esetében fennálló morfológiai különbségek vannak, és genetikai hasonlóságukat a hideg környezetben általános szabályként értelmezhető lelassult molekuláris evolúcióval magyarázzák (BATEMAN 2009). A Orchidinae altribuszának maradék taxonjai egy jól elkülönülő „csúcsi” helyzetű monofiletikus egységet alkotnak, melyet a már korábban említett morfológiai szünapomorfiák kötnek össze; nem is csoda, hogy molekuláris karakterek alapján is bizonyosan összetartozó, egységes csoportot alkotnak (3. ábra). Ezen az ágon belül az első elágazást a *Platanthera* nemzetsége alkotja, melyen belül a csúcsi ágon találhatóak hazai fajaink, a *P. chlorantha* és a *P. bifolia*. Itt is azt az érdekes jelenséget látjuk, hogy a génusz részletes vizsgálata (BATEMAN és mtsai 2009) sem talált genetikai különbséget a fenti két, Európában elterjedt faj közt, noha morfológiai jól elkülönülnek. Ennek magyarázatát – akárcsak korábban – az ezen a leszármazási ágon kivételesen lelassult molekuláris evolúcióval magyarázhatjuk (BATEMAN 2009). E fejlődési ág csúcán lévő két nemzetséget számos szünapomorfi tulajdonság köti össze: hengeres gumóik kézszerűvé módosultak, a kromoszóma-szám 20-ra csökkent, gyakori a poliploidia; a *Gymnadenia* és az *Dactylorhiza* összetartozásának statisztikai támogatottsága is magas. Előbbi csoportba három hazai faj is tartozik; ezek filogenetikai viszonya is világos és bizonyos, noha első látásra ellentétes azzal, amit morfológiai alapon gondolnánk. A korábbi elágazáson a *Gymnadenia densiflora* találjuk, míg ennek testvérei az egymással közeli genetikai rokonságban álló *G. conopsea* és *G. odoratissima*. A *Dactylorhiza* többi nemzetség fajai elsősorban Európa atlantikus részén mutatnak jelentős radiációt, amihez nagyban hozzájárul poliploidizációval is kombinálódó hibridizációs hajlamuk. A nemzetségen belüli első leágazást a nedves réteken élő *D. incarnata* képviseli, melynek számos alfaját különítik el; ezek közül hazánkban is megtalálható három. Észak-európai vizsgálatok szerint (HEDRÉN – NORDSTÖRM 2009) a fajon belüli alakok között különböző mértékű génáramlás megfigyelhető, noha a populáción belüli nagyobb fokú géncsere (beltenyésztés) miatt némiképp genetikailag is izolálódtak az alakok egymástól. Ezen faj, valamint a korábban is ide sorolt fajok közé ékelődve találjuk a korábban *Coeloglossum* néven önálló nemzetségbe sorolt *D. viridis*; jelenlegi filogenetikai pozíciója miatt feltétlenül beolvasztandó az ujjkaszor nemzetségbe, úgy tűnik, alaktani eltérése a szárazabb élőhelyekhez körténő alkalmazkodás során keletkezett. Hasonlón szárazabb élőhelyekhez alkalmazkodott a nemzetség történeti leszármazási vonalán talált *D. sambucina* is, noha ez a filogenetikai viszony jóval bizonytalanabb. A jelenlegi adatok alapján a nemzetség törzsfájának csúcán a *D. fuchsii*-t és a *D. maculata*-t találjuk. A hazánkban is honos *D. majalis*-t – mivel nem vonták be az eredeti vizsgálatokba – csupán saját, publikálatlan vizsgálataink alapján sorolhatjuk ebbe a csúcsi

csoportba, de ezen belüli helyzetét nem tudjuk megadni. Érdekességként említhető, hogy az itt vázolt filogenetikai elképzelés alapján az ujjaskosborok két, egymást követő alkalommal alkalmazkodtak a nedves réti élőhelyekhez: egyszer a *D. incarnata* leszármazási vonalán, egyszer pedig a *D. fuchsii-maculata* leszármazási vonalon; a második hullámú kolonizáció pedig a részben izolálódott alakok hibridizációjához vezetett, ami poliploidizációval párosulva napjainkban is érzékelhető intenzív fajképződést idézett elő a nedves élőhelyeken élő ujjaskosborok esetében.

Végezetül pár szó az Orchidinae csoport evolúciójának legújabb eredményeiről. Számos európai Orchidinae esetében ugyanaz a filogeográfiai mintázat található meg az egyes leszármazási ágakon: az *Ophrys*, a *Himantoglossum*, a *Dactylorhiza*, a *Platanthera* és a *Gymnadenia* nemzetségeken belül is, az idősebb (ősibb) taxonok Kis-Ázsia és a Kaukázus környékén találhatóak, míg a fiatalabbak általában nyugati elterjedést mutatnak. Ez általánosságban kelet-nyugati irányú betelepülésre utal, amely szerint a keletről előretörő ősök foglalták el nyugati irányba nyomulva a megfelelő élőhelyeket, miközben hátrahagyott őseiktől elszakadva új fajokká váltak. Talán ez a nyugati irányú, egy hullámban történő előretörés is okozza, hogy az egyes nemzetségek ugyan jól elválnak egymástól, a köztük lévő pontos evolúciós viszony mégis bizonytalan; a hirtelen diverzifikálódó ágak szinte egy pontról indulnak, ezért is nehéz az európai orchideák magvát adó Orchidinae-k evolúciós viszonyait kétfelé váló (dichotómikus) elágazásokkal leírni.

### A magyarországi orchideák osztályozása és nevezéktana

A taxonómiai rangfokozat nélkül szerepeltetett „csoport” kategóriában azokat a fajokat soroljuk, melyek publikált filogenetikai törzsfákon jelentős támogatottságú, monofiletikus csoportba tartoznak. (Azoknál a taxonoknál, amelyek nevezéktanában az utóbbi időben jelentős változás volt zárójelben feltüntetjük a korábban használatos nevet.)

Jelmagyarázat:

† – az ország területéről kipsztult, de korábban bizonyítottan előfordult faj

? – hazánkban kipsztult fajként nyilvántartott, de egykori előfordulása az ország területén nem bizonyított

\* – 2010-ben felbukkant faj, tartós megtelepedése kérdéses

Alcsalád	Tribusz	Nemzetség	Faj	Alfaj
Cypripedioideae		I. <i>Cypripedium</i> L.		
			1. <i>C. calceolus</i>	
Epidendroideae	Neottieae	II. <i>Cephalanthera</i> Rich.		
			2. <i>C. rubra</i> .	
			3. <i>C. longifolia</i>	
			4. <i>C. damasonium</i>	
		III. <i>Neottia</i> Guett. (incl. <i>Listera</i> . Br.)		
			5. <i>N. ovata</i>	
			6. <i>N. nidus-avis</i>	
		IV. <i>Epipactis</i> Zinn.		
			<i>palustris</i> -csoport	
			7. <i>E. palustris</i>	
			<i>helleborine</i> -csoport	
			8. <i>E. microphylla</i>	
			9. <i>E. atrorubens</i>	
			10. <i>E. helleborine</i>	
			a. subsp. <i>helleborine</i>	
			b. subsp. <i>minor</i>	
			11. <i>E. purpurata</i>	
			12. <i>E. voethii</i>	
			13. <i>E. albensis</i>	
			14. <i>E. muelleri</i>	
			15. <i>E. placentina</i>	
			16. <i>E. leptochila</i>	
			17. <i>E. neglecta</i>	

18. *E. futakii*  
 19. *E. nordeniorum*  
 20. *E. bugacensis*  
 21. *E. tallosii*  
 22. *E. moravica*  
 23. *E. mecsekensis*  
 24. *E. exilis*  
 25. *E. pontica*  
 V. Gébics – *Limodorum* Boehmer  
 26. *Limodorum abortivum*
- Gastrodieae  
 VI. *Epipogium* Gmelin ex Borkh.  
 27. *E. aphyllum*
- Malaxidae  
 VII. *Malaxis* Sol. ex Sw.  
 †28. *M. monophyllos*  
 VIII. *Liparis* (L.) Rich.  
 29. *L. loeselii*  
 IX. *Hammarbya* Kuntze  
 30. *H. paludosa*
- Calypsoeae  
 X. *Corallorhiza* Ruppian ex Gagnebin  
 31. *C. trifida*
- Orchidoideae
- Cranichideae  
 Goodyerinae  
 XI. *Goodyera* R. Br.  
 32. *G. repens*
- Spiranthinae  
 XII. *Spiranthes*  
 33. *S. spiralis*  
 †34. *S. aestivalis*
- Orchideae  
 Habenariinae  
 XIII. *Herminium* L.  
 †35. *H. monorchis*
- Orchidinae  
 XIV. Kosbor – *Orchis* L.  
*militaris*-csoport  
 36. *O. militaris*  
 37. *O. purpurea*  
 38. *O. simia*  
*mascula*-csoport  
 39. *O. mascula* subsp. *signifera*  
*pallens*-csoport  
 40. *O. pallens*  
 XV. *Traunsteinera* Rchb. fil.  
 41. *T. globosa*  
 XVI. *Platanthera* Rich.  
 42. *P. bifolia*  
 43. *P. chlorantha*  
 XVII. *Gymnadenia* R. Br.  
 44. *G. densiflora*  
 45. *G. conopsea*  
 46. *G. odoratissima*

XVIII. *Dactylorhiza* Necker ex Nevski (incl. *Coeloglossum* Hartm.)*incarnata*-csoport47. *D. incarnata*a. subsp. *incarnata*b. subsp. *serotina*c. subsp. *haematodes*d. Halvány ujjaskosbor – subsp. *ochroleuca**viridis*-csoport48. *D. viridis* (*Coeloglossum viride*)*sambucina-maculata*-csoport49. *D. sambucina*50. *D. fuchsii*51. *D. maculata*†? a. subsp. *maculata*b. subsp. *transsilvanica*52. *D. majalis*53. *D. lapponica*XIX. *Neotinea* Rchb. f. s. l.54. *N. ustulata*a. subsp. *ustulata*b. subsp. *aestivalis*55. *N. tridentata*XX. *Himantoglossum* Koch.56. *H. adriaticum*57. *H. caprinum*XXI. *Anacamptis* Rich.*laxiflora*-csoport58. *A. palustris*a. subsp. *palustris*b. subsp. *elegans**pyramidalis*-csoport59. *A. pyramidalis* (L.) Rich.*morio*-csoport60. *A. morio* (*O. morio*)*coriophora*-csoport61. *A. coriophora* (*O. coriophora*)XXII. *Ophrys* L.*insectifera*-csoport62. *O. insectifera**apifera*-csoport63. *O. apifera**sphegodes*-csoport64. *O. sphegodes*\*65. *O. bertolonii**fuciflora*-csoport66. *O. fuciflora*a. subsp. *fuciflora*b. subsp. *holubyana**oestriifera*-csoport67. *O. oestriifera***Köszönetnyilvánítás**

Az *Ophrys* és a *Himantoglossum* nemzetségek filogenetikai kutatását az OTKA K69224 (MVA) ill. az Európai Unió Marie Curie akciók (EU7KP) társfinanszírozásával, az NKTH és az OTKA MB08-A 80332. sz. Mobilitás pályázata (SG) támogatta. MVA munkájához támogatást nyújtott az FKFP 0114/2001 pályázata, valamint a Magyar Tudományos Akadémia *Bolyai János Kutatási Ösztöndíja* (2001–2004, 2008–2011).

**Abstract**

## The phylogenetics and taxonomy of Hungarian Orchids – A review

G. SRAMKÓ – A. MOLNÁR V. – R. M. BATEMAN

The paper gives a brief account of the latest results in numerous aspects of phylogeny and taxonomy of orchids by reviewing the current literature. Main parts are: distribution and origin of orchids, the backgrounds and methods of phylogenetic analyses, the classification and nomenclature of Hungarian Orchids.

The main aim of this account is to provide a more detailed scientific background to the chapter entitled 'The phylogenetics and taxonomy of Hungarian Orchids' in the forthcoming title Atlas of Hungarian Orchids published in Hungarian.

**Irodalom**

- BATEMAN, R. M. – HOLLINGSWORTH, P. M. – SQUIRRELL, J. – HOLLINGSWORTH, M. L. (2005): Phylogenetics: Neottieae. In: PRIDGEON, A. M. – CRIBB, P. L. – CHASE, M. W. – RASMUSSEN, F. N. (eds.): Genera Orchidacearum 4. Epidendroideae (Part one). – Oxford University Press, Oxford. pp.: 487–495.
- BATEMAN, R. M. – JAMES, K. E. – LUO, Y.-K. – LAURI, R. K. – FULCHER, T. – CRIBB, P. J. – CHASE, M. W. (2009): Molecular phylogenetics and morphological reappraisal of the *Platanthera* clade (Orchidaceae: Orchidinae) prompts expansion of the generic limits of *Galearis* and *Platanthera*. – *Annals of Botany* **104**(3): 431–445.
- BATEMAN, R. M. – PRIDGEON, A. M. – CHASE, M. W. (1997): Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and taxonomic revision to achieve monophyly of *Orchis* sensu stricto. – *Lindleyana* **12**: 113–141.
- BATEMAN, R. M. (2001): Evolution and classification of European orchids: insights from molecular and morphological characters. – *Journal Europäischer Orchideen* **33**: 33–119.
- BATEMAN, R. M. – HOLLINGSWORTH, P. M. – PRESTON, J. – YI-BO, L. – PRIDGEON, A. M. & CHASE, M. W. (2003): Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae). – *Botanical Journal of Linnean Society* **142**: 1–40.
- BATEMAN, R. M. (2006): How many orchid species are currently native to the British Isles? In: BAILEY, J. – ELLIS, R. G. (eds.): Current taxonomic research on the British and European flora. – BSBI, London. pp.: 89–110.
- BATEMAN, R. M. (2009): Evolutionary classification of European orchids: the crucial importance of maximising explicit evidence and minimising authoritarian speculation. – *Journal Europäischer Orchideen* **41**(2): 243–318.
- CAMERON, K. M. – CHASE, M. W. – WHITTEN, M. – KORES, P. – JARRELL, D. – ALBERT, V. – YUKAWA, T. – HILLS, H. – GOLDMAN, D. (1999): A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: evidence from *rbcl* nucleotide sequences. – *American Journal of Botany* **86**: 208–224.
- CHASE, M. W. – CAMERON, K. – HILLS, H. – JARRELL, D. (1994): DNA sequences and phylogenetics of the Orchidaceae and other lilioid monocots. In: PRIDGEON, A. (ed.): Proceedings of the Fourteenth World Orchid Conference. – Her Majesty's Stationary Office, Glasgow. pp.: 61–73.
- CHASE, M. W. – FREUDENSTEIN, J. F. – CAMERON, K. M. (2003) DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. In: DIXON, K. W. – KELL, S. P. – BARRETT, R. L. – CRIBB, P. J. (eds.): *Orchid Conservation*. – Natural History Publications, Kota Kinabalu. pp.: 69–89.
- CHASE, M. W. – SOLTIS, D. E. – OLMSTEAD, R. G. – MORGAN, D. – LES, D. H. – MISHLER, B. D. et al. (1993): Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcl*. – *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**(3): 528–580.
- CHASE, M. W. – SOLTIS, D. E. – SOLTIS, P. S. – RUDALL, P. J. – FAY, M. F. – HAHN, W. H. – SULLIVAN, S. – JOSEPH, J. – MOLVRAY, M. – KORES, P. J. – GIVNISH, T. J. – SYTSMA, K. J. – PIRES, J. C. (2000): Higher-level systematics of the monocotyledons: An assessment of current knowledge and a new classification. In: WILSON, K. L. – MORRISON, D. A. (eds.): *Monocots: Systematics and Evolution*. – CSIRO, Collingwood. pp. 3–16.
- CHASE, M.W. – FAY, M.F. – DEVEY, D.S. – MAURIN, O. – RØNSTED, N. – DAVIES, T. J. et al. (2006): Multi-gene analyses of monocot relationships: a summary. In: COLUMBUS, J. T. et al. (eds.): *Monocots: Comparative biology and evolution*. – Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont. pp: 63–75.

- CONRAN, J. G. – BANNISTER, J. M. – LEE, D. E. (2009): Earliest orchid macrofossils: Early Miocene *Dendrobium* and *Earina* (Orchidaceae: Epidendroideae) from New Zealand. – *American Journal of Botany* **96**(2): 466–474.
- DEVEY, D.S. – BATEMAN, R. M. – FAY, M. F. – HAWKINS, J. A. (2008): Friends or relatives? Phylogenetics and species delimitation in the controversial European orchid genus *Ophrys*. – *Annals of Botany* **101**: 385–402.
- DRESSLER, R. L. (1990): *The Orchids. Natural history and classification.* – Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts and London. 332 pp.
- GULYÁS G. – SRAMKÓ G. – MOLNÁR V. A. – RUDNÓY SZ. – ILLYÉS Z. – BALÁZS T. – BRATEK Z. (2005): Nuclear ribosomal DNA ITS paralogs as evidence of recent interspecific hybridization in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). – *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* **47**: 61–67.
- HEDRÉN, M. – NORDSTRÖM, S. (2009): Polymorphic populations of *Dactylorhiza incarnata* s.l. (Orchidaceae) on the Baltic island of Gotland: morphology, habitat preference and genetic differentiation. – *Annals of Botany* **104**(3): 527–542.
- LINNÉ, C. (1735): *Systema naturæ, sive regna tria naturæ systematice proposita per classes, ordines, genera, – species.* – Lugduni Batavorum, Leiden.
- MEHL, J. (1984): *Eoorchis miocaenica* nov. gen. – nov. sp. aus dem Ober-Miozän von Öhningen, der bisher älteste fossile Orchideen-Fund. – *Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen (Hanau)* **12**: 9–21.
- MOLVRAY, M. – KORES, R. (2005): Phylogenetics: Subtribe Epipogiinae. In: PRIDGEON, A. M. – CRIBB, P. L. – CHASE, M. W. – RASMUSSEN, F. N. (eds.): *Genera Orchidacearum 4. Epidendroideae (Part one).* – Oxford University Press, Oxford. p.: 521.
- PODANI J. (2007): *A szárazföldi növények evolúciója és rendszertana. 2. jav. kiadás.* – ELTE Eötvös Kiadó, Budapest. 300 pp.
- PRIDGEON, A. M. – BATEMAN, R. M. – COX, A. V. – HAPEMAN, J. R. – CHASE, M. W. (1997): Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato. – *Lindleyana* **12**: 89–109.
- PRIDGEON, A. M. – CRIBB, P. L. – CHASE, M. W. – RASMUSSEN, F. N. (eds. – 2005): *Genera Orchidacearum 4. Epidendroideae (Part one).* – Oxford University Press, Oxford.
- RAMÍREZ, S. R. – GRAVENDEEL, B. – SINGER, R. B. – MARSHALL, C. R. – PIERCE, N. E. (2007): Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. – *Nature* **448**: 1042–1045.
- ROY, M. – YAGAME, T. – YAMATO, M. – IWASE, K. – HEINZ, CH. – FACCIO, A. – BONFANTE, P. – SELOSSE, M.-A. (2009): Ectomycorrhizal *Inocybe* species associate with the mycoheterotrophic orchid *Epipogium aphyllum* but not its asexual propagules. – *Annals of Botany* **104**(3): 595–610.
- SRAMKÓ G. (2008): Az nrITS szekvencia változatosság a mediterrán bangó (*Ophrys* L.) nemzetség poszméhbangó (*O. fuciflora*) fajkomplexében. Doktori (PhD) értekezés. – Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Debrecen. pp.: 106.
- STEVENS, P. F. (2001-től): *Angiosperm Phylogeny Website.* Version 9, June 2008 (and more or less continuously updated since). – <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (hozzáférés: 2010.11.08.)
- TAKHTAJAN, A. L. (1969): Flowering plants: origin and dispersal. – Oliver – Boyd, Edinburgh.
- TAKHTAJAN, A. L. (1980): Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). – *Botanical Review* **46**: 225–359.
- TALI, K. – FAY, M. F. – BATEMAN, R. M. (2006): Little genetic differentiation across Europe between early-flowering and late-flowering populations of the rapidly declining orchid *Neotinea ustulata*. – *Biological Journal of the Linnean Society* **87**: 13–25.
- THORNE, R. F. (1992): Classification and geography of flowering plants. – *Botanical Review* **58**: 225–348.
- TYTECA, D. – KLEIN, E. (2008): Genes, morphology and biology – the systematics of Orchidinae revisited. – *Journal Europäischer Orchideen* **40**: 501–544.