

RAZNOLIKOST MORFOLOŠKIH LASTNOSTI IN TAKSONOMSKI KONCEPTI OBLIKOVNEGA KROGA ŠIROKOLISTNE MOČVIRNICE *EPIPACTIS HELLEBORINE* (L.) CRANTZ

MORPHOLOGICAL VARIABILITY AND TAXONOMIC CONCEPTS OF BROAD-LEAVED HELLEBORINE INGROUP *EPIPACTIS HELLEBORINE* (L.) CRANTZ

Andreja URBANEK KRAJNC¹, Anja IVANUŠ¹, Zlata LUTHAR², Matej LIPOVŠEK³

<http://dx.doi.org/10.3986/fbg0071>

IZVLEČEK

Raznolikost morfoloških lastnosti in taksonomski koncepti oblikovnega kroga širokolistne močvirnice *Epipactis helleborine* (L.) Crantz

Oblikovni krog širokolistne močvirnice (*Epipactis helleborine* s.l.) predstavlja taksonomsko zapleteno skupino s široko morfološko raznolikostjo in ožjo genetsko sorodnostjo taksonov. Na težavnost določanja nekaterih taksonov vpliva prehod k samoopraševanju, ki vodi k začetni speciaciji iz parafiletskega ozadja širokolistne močvirnice. V zadnjih dvajsetih letih je bilo opisanih več novih taksonov, vendar so ti morfološko slabo opredeljeni, opisi so pogosto nasprotujoči. Taksonomski nivo vrste je večinoma neupravičen in bi jih morali umestiti na nivo podvrste ali različice. Filogenetsko problematiko znotraj oblikovnega kroga širokolistne močvirnice proučuje nekaj raziskovalnih skupin. Njihove rezultate je težko povezati v jasno filogenetsko drevo, saj raziskovalci največkrat obravnavajo nekaj lokalnih taksonov, pri čemer uporabljajo različne, bolj ali manj podporne molekulske metode. V preglednem članku izpostavljamo, da je pri reševanju taksonomskih odnosov ključna uporaba ustrezne kombinacije tako morfoloških kot tudi molekulskih markerjev.

Ključne besede: *Epipactis helleborine* s.l., širokolistna močvirnica, taksonomska problematika, speciacija

ABSTRACT

Morphological variability and taxonomic concepts of Broad-leaved Helleborine ingroup *Epipactis helleborine* (L.) Crantz

The Broad-leaved Helleborine (*Epipactis helleborine* s.l.) represents a taxonomically complex group with wide morphological diversity and close genetic relationships among the *Epipactis* taxa. The transition of some taxa to self-pollination leads to initial speciation from the paraphyletic background of the Broad-leaved Helleborine. In the last twenty years, several new taxa have been awarded species status. However, these taxa are morphologically poorly defined, the descriptions are often contradictory and they actually merit the rank of a subspecies, variety or a form. The taxonomic issue is being explored by several research groups at molecular phylogenetic level. Their results are difficult to integrate into a precise phylogenetic tree, as researchers most often address few local taxa using a variety of more or less supportive molecular markers. In the present review article, the use of an appropriate combination of morphological and molecular markers has been emphasized as being crucial in resolving taxonomic relationships within the Broad-leaved Helleborine.

Key words: *Epipactis helleborine* s.l., Broad-leaved Helleborine, taxonomic problems, speciation

¹ Univerza v Mariboru, Fakulteta za kmetijstvo in biosistemske vede, Katedra za botaniko in fiziologijo rastlin, Pivola 10, 2311 Hoče, andreja.urbanek@um.si, anja.ivanus@um.si

² Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo, Katedra za genetiko, biotehnologijo, statistiko in žlahtnjenje rastlin, Jamnikarjeva 101, 1000 Ljubljana, zlata.luthar@bf.uni-lj.si

³ Maistrova ulica 16, 2000 Maribor, e-mail: matej.lipovsek@guest.arnes.si

UVOD

Širokolistna močvirnica *Epipactis helleborine* (*Epipactis helleborine* L. Crantz) je razširjena predvsem na evrazijskem območju, na severu do Skandinavije, na zahodu do obale Atlantika, na vzhodu do Bajkalskega jezera, osrednje Sibirije, Himalaje, na področju Zahodne Azije vse do Pakistana. Razširjena je tudi v Severni Afriki in Severni Ameriki (BATEMAN in sod. 2005), kamor je bila prenesena s kolonisti kot zdravilna rastlina za zdravljenje protina. Prvič njeno razširjenost navajajo konec 19. stoletja tudi v bližini Syracuse (NY), v začetku 20. stoletja so o njej poročali v kanadskem Quebecu in Ontariu, kasneje v južnejših zveznih državah in v Kaliforniji (ZENKERT 1949; BRENAN 1983; SQUIRREL in sod. 2001).

Življenjski prostor širokolistne močvirnice je zelo raznolik. Najdemo jo ob senčnih in vlažnih gozdnih robovih ter jasah listnatih in mešanih gozdov, najpogosteje v bukovih in gabrovih. Raste predvsem na apnenčastih tleh, lahko tudi na zmerno kislih tleh. Pojavlja se do nadmorske višine 2000 m, v Francoskih Alpah je bila najdena tudi na višini 2300 m, najvišje odkrito rastišče je bilo v indijski pokrajini Sikkim, na višini 4000 m (FOLEY & CLARKE 2005; DELFORGE 2006; LIPOVŠEK in sod. 2006). Zavzema tudi različne antropogene habitate, kot so robovi gozdnih cest, pokopališča, kamnolomi, gramoznice ali pod skupino dreves na travnikih. Lahko se spontano pojavi na vrtu in v mestnih parkih. Prav zaradi prisotnosti na antropogenih rastiščih, je širokolistna močvirnica v Zborniku plevelnih vrst uvrščena na seznam plevelnih vrst (KOLANOWSKA 2013; Global Compendium of Weeds 2019).

K ekološki toleranci močvirnic prispeva značilna tristranska mikorizna simbioza: orhideja - drevo - gliva. Nekatere vrste močvirnic tvorijo mikorizo z eno samo vrsto glive, ne glede na habitatni tip, medtem ko lahko druge tvorijo mikorizo z različnimi vrstami gliv, kar je odvisno od vrste močvirnic ter lastnosti tal in klimatskih razmer (ILLYÉS in sod. 2010). Večina vrst je v mikorizni simbiozi z askomicetnimi glivami (BIDAR-

TONDO in sod. 2011). Pri širokolistni močvirnici so zaznali tesno povezavo z ektomikorizno askomicetno glivo rodu *Tuber* sp. in *Wilcoxina* sp., kar so v svojih študijah potrdili tudi DEARNALEY (2007) ter TĚŠITĚLOVA in sod. (2012). Z nekaterimi vrstami so povezane tudi mikorizne askomicetne glive iz rodov *Phialophora*, *Hymenogaste*, *Hydnotrya* in *Helvella* (OGURA-TSUJITA & YUKAWA 2008; ILLYÉS in sod. 2010; BIDARTONDO in sod. 2011). Glive iz rodov *Tuber* in *Wilcoxina* kažejo tudi na tesno povezavo z nekaterimi drevesnimi vrstami. Rod *Tuber* je v simbiozi s hrastom (*Quercus*), lesko (*Corylus*), lipo (*Tilia*), vrbo (*Salix*) in smreko (*Picea*). Glive iz rodu *Wilcoxina* so v simbiozi z borom (*Pinus*) in smreko (*Picea*), s čimer je bila potrjena tristranska mikorizna simbioza (OGURA-TSUJITA & YUKAWA 2008). Ekološka toleranca teh organizmov, ki uspevajo na rastišču v določenem razponu okoljskih dejavnikov, pa je privedla do sočasne filogeografske dinamike močvirnic in značilnih dreves (PETIT in sod. 2003).

Ekološka zahteva močvirnic po specifičnih mikoriznih interakcijah nakazuje, da so bile močvirnice pri osvajanju novih habitatov pogosto prikrašane za opraševalce. To je privedlo do visoke prilagodljivosti v načinu opraševanja s prehodom na samoopraševanje zato, da bi bilo zagotovljeno potomstvo v gozdnih habitatih, za katere je značilna manjša prisotnost opraševalcev (TRANCHIDA-LOMABARDO in sod. 2011). Posledično je samoopraševanje prispevalo k ločitvi oblikovnega kroga in relativno hitremu oblikovanju lokalnih taksonov (FOLEY & CLARKE 2005; JAKUBSKA-BUSSE in sod. 2009).

Močvirnice predstavljajo taksonomsko izjemno težaven rod, zlasti problematičen je oblikovni krog širokolistne močvirnice, z nekaterimi avtogamnimi vrstami in veliko znotrajvrstno raznolikostjo. Hkrati imajo močvirnice sposobnost izredne fenotipske prilagodljivosti, kar je eden od pogostih vzrokov nenatančne določitve vrst.

RAZPRAVA

Raznolikost morfoloških lastnosti znotraj oblikovnega kroga širokolistne močvirnice

Morfološka odstopanja širokolistne močvirnice (*Epipactis helleborine* s.l.) se v širšem pomenu besede odražajo na tipičnih morfoloških lastnostih, kot so videz rastline, namestitve listov, njihova velikost in oblika

ter podoba socvetja. Predvsem ključne pa so razlike v zgradbi cveta in času cvetenja. Nekateri primerki cvetijo že junija in zgodaj v juliju, torej prej kot tipična širokolistna močvirnica (LIPOVŠEK 2001, 2008, 2009). Zmeda v taksonomskem razvrščanju nastaja zaradi različnih pristopov avtorjev, saj na eni strani avtorji rešujejo problematiko z uvajanjem podvrst in različic,

spet drugi bolj zadržani terenski botaniki opredeljujejo t.i. ekotipe ali ekofene kot posledica prilagoditev na okolje (JAKUBSKA-BUSSE 2008; JAKUBSKA-BUSSE & GOLA 2010).

Raznolikost je rezultat različnih dejavnikov, ki iz taksonomskega zornega kota vključuje gensko rekombinacijo in mutacije, odvisna pa je predvsem od sposobnosti generativnega in vegetativnega razmnoževanja, številčnosti osebkov znotraj in med populacijami, gostote oprasovalcev in starosti vzorčenih osebkov. Morfološke lastnosti so nadalje odraz številnih ekoloških dejavnikov, kot je klinalna porazdelitev in z njo povezane talno-klimatske razmere, sestava tal in habitatni tip (JAKUBSKA-BUSSE 2008). Fenotipska raznolikost (BRADSHAW 1965) je sposobnost genotipa, da svoj fenotip prilagodi okoljskim razmeram. Fenotipska raznolikost je posledica dejstva, da lahko isti set genov vpliva na izražanje različnih fenotipov v odvisnosti od okoljskih dejavnikov (FORDYCE 2006; JAKUBSKA-BUSSE 2008). Fenotipsko raznolikost izpostavlja nedavno objavljena primerjalna študija širokolistne močvirnice iz naravnih in antropogenih populacij (REWICZ in sod. 2018). Avtorji navajajo, da so rastline antropogenih področij večje v primerjavi s tistimi iz naravnih populacij. Opazovali pa so tudi razlike v morfoloških lastnostih cvetnih delov, velikosti listov in velikosti genoma. Površina sepalov in petalov primerkov iz antropogenih habitatov je bila značilno večja v primerjavi z rastlinami iz naravnih habitatov.

V nadaljevanju na podlagi širokega nabora literature in lastnih opažanj izpostavljam odstopanja v zgradbi oz. posameznih morfoloških lastnostih glede na tipične značilnosti *E. helleborine* s.s. (JOGAN 2000; REDL 2003; BAUMANN & LORENZ 2005; DELFORGE 2006; LIPOVŠEK 2006; WUCHERPFENNIG 2006; JOGAN

2007; JAKUBSKA-BUSSE 2008; KUHELJ 2010; DOLINAR 2015).

Pri širokolistni močvirnici (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz subsp. *helleborine*) je glede na okoljske razmere lahko videz rastline nežen ali robusten. Tipska širokolistna močvirnica je visoka (20–)35–90(–130) cm z običajno 4–9 listi in njihova oblika je precej raznolika. Najnižji stebelni list je pri širokolistni močvirnici pogosto razmeroma majhen, širok in ovalen. Višje po stebelu se listi nekoliko zmanjšajo, postanejo bolj zašiljeni in predvsem ožji. Listi so večinoma daljši od internodijev, kar je ključni prepoznavni znak. Pri kratkolistni močvirnici [*Epipactis helleborine* subsp. *orbicularis* (Richt.) Klein], so le-ti krajši od internodijev (LIPOVŠEK in sod. 2006; WUCHERPFENNIG 2006; KUHELJ 2010). Avtorji REDL (2003), JAKUBSKA-BUSSE in sod. (2008) navajajo tri tipe listov, ki smo jih opredelili tudi na podlagi lastnih raziskav: (a) široko jajčasti in na vrhu zašiljeni, usmerjeni navzgor, (b) kratki, ovalni, skoraj okrogli, (c) suličasti, +/- široki, vodoravno štrleči, a nekoliko poševno upognjeni (Slika 1).

Socvetje je redko ali zgoščeno, dolgo 20–40 cm, s tudi do 100 cvetovi. Ti so široko odprti, nameščeni vodoravno ali pa so rahlo viseči (Preglednica 1). Pri proučevanju primerkov širokolistne močvirnice na območju Goriškega smo, glede na število cvetov in gostoto njihove namestitve ter morfološkega opisa, socvetja razdelili v tri skupine: gosto, zmerno in redko socvetje (Slika 2).

Spremembe smo opazili v cvetnih morfoloških lastnostih kot tudi v barvnem odtenku cvetov, ki je lahko zelo različen in ne predstavlja zanesljive morfološke lastnosti. Pri tipski predstavnici so sepalni listi navadno zeleni do rožnati, petalna lista pa blede do rožnata (LIPOVŠEK in sod. 2006; MARTINČIČ in sod. 2007; KUHELJ 2010; DOLINAR 2015; IVANUŠ 2018).



Slika 1: Variabilnost listne ploskve preučevanih osebkov iz skupine širokolistne močvirnice: a) široko jajčasti in na vrhu koničasti, vodoravni, (b) kratki, široko-ovalni do skoraj okrogli, (c) suličasti, +/- široki, vodoravno štrleči, nekoliko poševno zapognjeni (po Ivanuš 2018).

Figure 1: Variability of leaf shapes of the studied individuals within the Broad-leaved Helleborine aggregate a) broadly ovate and pointed, placed horizontally (b) short, broad-oval to almost rotund, (c) lanceolate, +/- broad, projecting horizontally, bent slightly (Ivanuš 2018).



Slika 2: Primeri gostote cvetov v socvetju širokolistne močvirnice: gsto (a), zmerno (b) ter redko (c in d) socvetje (po Ivanuš 2018).
Figure 2: Examples of flower densities within the inflorescence of Broad-leaved Helleborine: dense (a), moderate (b), and lax (c and d) inflorescence (Ivanuš 2018).

Pri vzorčenih primerkih širokolistne močvirnice na Goričkem smo barvo cvetnih listov določili v razponu od bele, blede zelene, olivno zelene, rožnate, purpurne do vijoličaste (Slika 3) z bolj ali manj izraženo temno žilo. Pogosto smo opažali tudi dvobarvne cvetove z zelenimi sepalnimi listi, rožnatimi petalnimi listi, temnejšim hipohilom in zelo svetlim epihilom (Slika 3j).

Ne zelo redka oblika barvne raznolikosti je albini zem. TRANCHIDA-LOMBARDO in sod. (2010) navajajo, da lahko albini ostanejo stabilni več let. Pri nekaterih vrstah iz rodu *Epipactis* prihaja tudi do pojava hipokromije. Te rastline so povsem blede zelene do blede rožnate barve. Relativno pogost pojav hipokromije so zabeležili pri vrsti *E. purpurata*, vidimo pa ga tudi pri vrstah *E. helleborine* in *E. atrorubens*. Pojav hipokro-

mije je pogostejši pri avtogamnih vrstah in je lahko prisoten v celoti ali pa je omejen samo na del medene ustne (FOLEY & CLARKE 2005; DELFORGE 2006).

Omeniti velja, da so širokolistno močvirnico še pred leti nekateri avtorji zgolj na podlagi barve cvetov delili na dve podvrsti, in sicer so osebkke z rožnatimi do vijoličnimi cvetovi opredelili kot značilne za tipsko predstavnico *E. helleborine* subsp. *helleborine*, medtem ko so osebkke z zelenimi do zeleno-rumenkastimi cvetovi opredeljeni kot *E. helleborine* subsp. *viridis* Soó (SZLACHETKO 2001; JAKUBSKA-BUSSE 2008). DELFOLGE (1994, 1995, 2006) je pri tem opozoril na pomanjkljivost tovrstnega sistematskega razvrščanja in izpostavil pojavnost hipokromije. Barva cvetov ni taksonomsko pomemben dejavnik, ker je močno odvisna od okoljskih dejavnikov. V odvisnosti od osončenosti rastišča



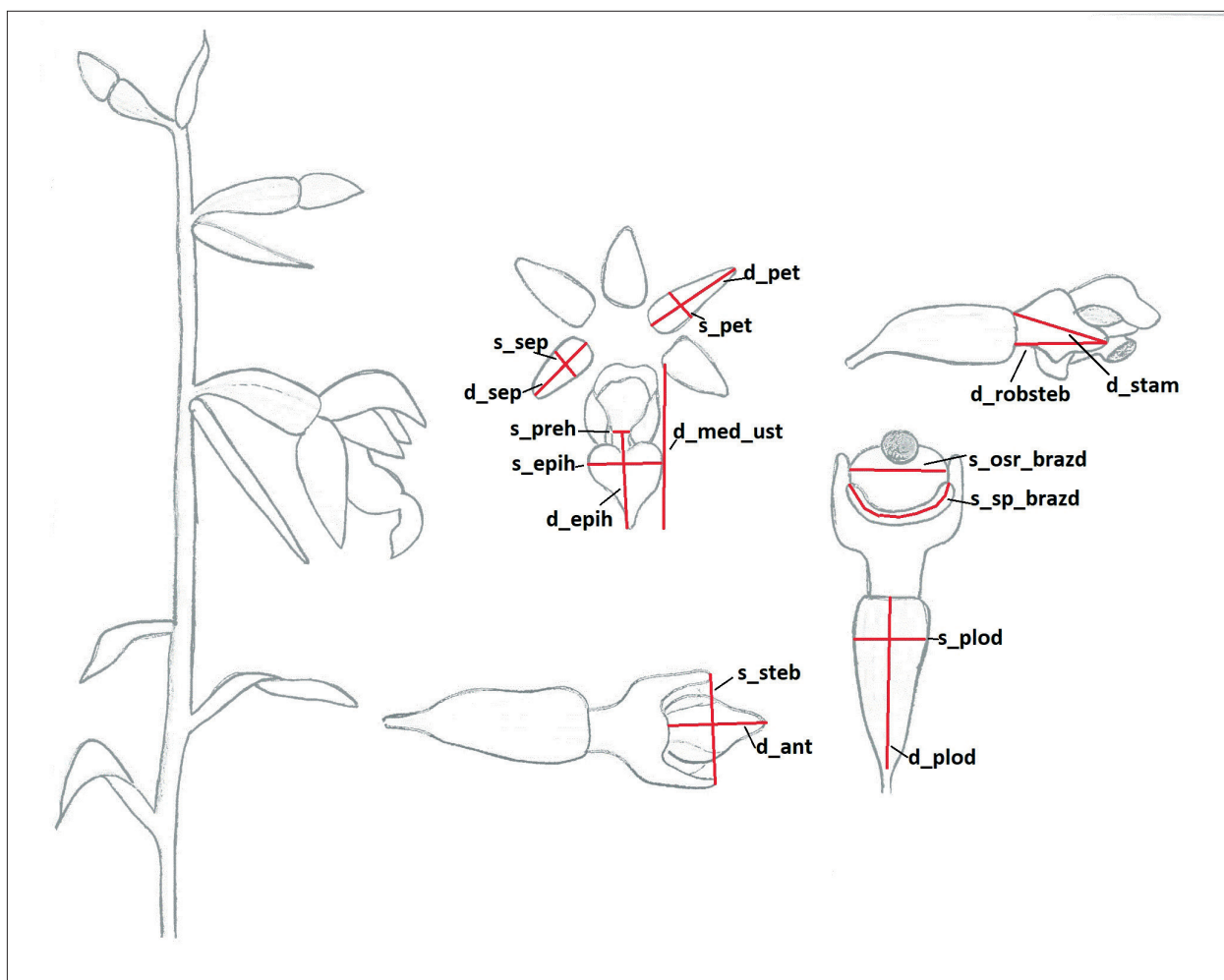
Slika 3: Variabilnost barve, oblike in velikosti cvetov taksonov širokolistne močvirnice iz Goričkega. Lokacije vzorčenih taksonov: (a) Gornji Slaveči, (b) Gornji Slaveči, (c) Lucova, (d) Lucova, (e) Matjaševci, (f) Matjaševci, (g) Čepinci, (h) Matjaševci, (i) Čepinci, (j) Trdkova, (k) Martinje, (l) Matjaševci, (m) Boreča, (n) Boreča (po Ivanuš 2018).

Figure 3: Flowers of Broad-leaved Helleborine taxa from Goričko region representing variations in colour, shape and size. Locations of sampling taxa: (a) Gornji Slaveči, (b) Gornji Slaveči, (c) Lucova, (d) Lucova, (e) Matjaševci, (f) Matjaševci, (g) Čepinci, (h) Matjaševci, (i) Čepinci, (j) Trdkova, (k) Martinje, (l) Matjaševci, (m) Boreča, (n) Boreča (Ivanuš 2018).

avtorji opredeljujejo senčni ali sončni tip širokolistne močvirnice, ki pa se ne odraža samo v barvi cvetov ampak v celotnem videzu rastline (PERKO 1999; JAKUBSKA 2003; LETI 2003; JAKUBSKA-BUSSE 2008; JAKUBSKA-BUSSE in sod. 2016).

Značilna so tudi odstopanja v velikosti in obliki cvetov ter posameznih cvetnih delov. Pri tipski predstavnici je cvetni pecelj kratek, pri dnu običajno razločno vijoličast. Plodnica je nekoliko viseča, hruškaste oblike. Sepalni listi so pri tipski predstavnici navadno

zeleni do rožnati, petalna lista pa bleda do rožnata. Petalna lista sta v primerjavi s sepali praviloma manjša (Preglednica 1). Tudi velikost in oblika medene ustne se lahko pri širokolistni močvirnici močno razlikujeta. Prednji režanj, t.i. epihil, je večinoma široko srčaste oblike, pri tipski predstavnici prej širši kot daljši. Lahko pa je epihil ovalen s topo konico, ali pa zožen in izdolžen v konico, ki je štrleča ali zavihana nazaj (Slika 3). Pri določanju epihila je ključna prepoznavna lastnost predvsem razmerje med dolžino in širino, sama



Slika 4: Shematski prikaz meritev posameznih cvetnih elementov (Ivanuš 2018).

Legenda: dolžina robov stebrička (d_robsteb), širina stebrička (s_steb), dolžina in širina plodnice (d_plod, s_plod), dolžina antere (d_ant), dolžina staminodija (d_stam), širina osrednjega dela brazde (s_brazd), dolžina spodnjega dela brazde (d_rob-brazd), dolžina medene ustne (d_medust), širina prehoda (s_preh), dolžina in širina sepalnih listov (d_sep, s_sep) ter dolžina in širina petalnih listov (d_pet, s_pet).

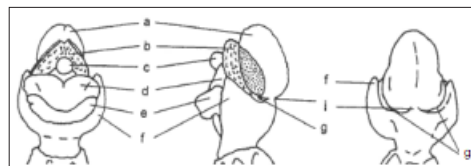
Figure 4: Schematic representation of the measured flower elements (Ivanuš 2018).

Legend: gynostemium length (d_robsteb), gynostemium width (s_steb), ovary length and width (d_plod, s_plod), anther length (d_ant), staminode length (d_stam), width of the stigma's middle part (s_brazd), length of the stigma's lower edge (d_rob-brazd), labellum length (d_medust), width of the epichil-hypochil junction (s_preh), sepal length and width (d_sep, s_sep) and width (d_pet, s_pet).

velikost je odvisna predvsem od velikosti rastline in cvetov (Slika 4, IVANUŠ 2018). Pri tipski predstavnici so bradavičasti grbini in osrednji greben običajno izrazitejši in temneje obarvani. Lahko pa sta grbini neizraziti ali sploh manjkata. Rob epihila je lahko zelo drobno nazobčan, običajno je gladek. Zadnji reženj, t.i. hipohil, je lahko okroglast, skledast, temnordeč oz. rjav do olivnozelen. Pri tipski predstavnici je običajno skledaste oblike na zunanji strani zelenkasto bel, znotraj običajno temnorjav. Ključen prepoznavni znak je tudi prehod med hipohilom in epihilom, ki je pri tipski predstavnici srednje širok in žlebast (DELFORGE 2006, 2016; LIPOVŠEK in sod. 2006; KUHELJ 2010; KRETSCHMAR 2013; DOLINAR 2015).

Pri proučevanju ožje sorodnih močvirnic je ključno, da ovrednotimo, katere morfološke lastnosti so dovolj značilne za opredelitev taksonomske skupine. Pri raziskovanju morfološke raznolikosti širokolistne močvirnice na Goričkem (IVANUŠ in sod. 2015; IVANUŠ 2018) smo pri vzorčenih osebkih določali obliko stebela in poraščenost stebela z dlačicami. Pri listih smo opredelili namestitvev, obliko (Slika 1), listni rob (raven, valovit, velikost papil), izraženost listnih žil in barvo listnega dna oz. nodija. Pri socvetju smo določali število, gostoto in namestitvev cvetov (vodoravno usmerjeni ali nekoliko povešeni). Pri zgradbi cvetov smo spremljali odprtost, obliko plodnice, barvo cvetnih listov, obliko hipohila in epihila, obliko in širino prehoda med hipohilom in epihilom, prisotnost grbin na epihilu ter aktivnost viscidija. V laboratoriju smo analizirali posamezne cvetne dele, in sicer dolžino in širino plodnice, sepalnih in petalnih listov, epihila in hipohila, dolžino medene ustne, širino prehoda med epihilom in hipohilom, dolžino stebrička, dolžino spodnjega roba brazde, širino osrednjega dela brazde, dolžino staminodijev (Slika 4). Pri posameznih cvetovih proučevanih primerkov širokolistne močvirnice na Goričkem smo analizirali 12 lastnosti. Na podlagi statističnih analiz smo potrdili, da so najbolj zanesljivi znaki za taksonomsko razvrščanje dolžina epihila, medene ustne in petalov, kot tudi dolžina in širina sepalov. Pri tem je glede na odstopanja v velikosti cvetov zanesljivejše razmerje med dolžino in širino plodnice ter razmerje med petalnimi in sepalnimi listi. Pomembni prepoznavni znaki so še dolžina stebrička in spodnjega roba brazde ter širina osrednjega dela brazde (Sliki 4 in 5). Predvsem ključna je aktivnost viscidija, ki je pri tipski predstavnici velik in funkcionalen. Brazda je pravokotna, postavljena nekoliko poševno in naprej, zgornji rob je zažet, oblika brazde ima tako srčast izgled. Rob brazde je usločen navzgor in zamaknjen nazven. Staminodiji so široki in trikotni. Baza stebrička je široka (Slika 5). Na podlagi lastnih meri-

tev in po navedbah v literaturi (BATOUŠEK 2005) smo za posamezne taksone, izrisali karakteristične oblike brazde, ki jih prikazuje Slika 6d in jih podrobneje obravnavamo v poglavju *Pregled v Sloveniji razširjenih taksonov*.



Slika 5: Oblikovne značilnosti brazde pri *E. helleborine* subsp. *helleborine* (po Batoušek 2005). (a) prašnica, (b) polinij, (c) viscidij, (d) brazda, (e) rob brazde, (f) staminodij, (g) klinandrij, (i) filament prašnice.

Figure 5: The shape characteristics of the stigma of *E. helleborine* subsp. *helleborine* (Batoušek 2005). (a) anther, (b) polinium, (c) viscidium, (d) stigma, (e) stigma edge, (f) staminodium, (g) clinandrium, (i) anther filament.

Problemi v taksonomskem razvrščanju močvirnic

V zadnjih dvajsetih letih so strokovnjaki, zlasti na podlagi terenskih opazovanj in morfoloških opisov, v rod močvirnic umestili precejšnje število novih taksonov, ki pa so genetsko še neproučeni ali pa so predmet le nekaj regionalno ozkih analiz. Hierarhično razvrščanje na nižjih taksonomskih nivojih je med strokovnjaki neenotno. Terenski botaniki so do nekaterih lokalnih taksonov kritični z mnenjem, da so to samo morfološka odstopanja prilagoditve na razmere v okolju. Primerjavo taksonov na molekulskem nivoju otežuje uporaba različnih molekulskih markerjev in metod, ki so na nižjem taksonomskem nivoju pomanjkljivo proučeni (BATEMAN in sod. 2005; HOLLINGSWORTH in sod. 2006; TRANCHIDA-LOMABARDO in sod. 2011; BATEMAN 2012, 2019; ZHOU in JIN 2018).

Navedbe v literaturi glede števila vrst močvirnic variirajo, in sicer od 25 do 90 (RICHARDS 1982; DELFORGE 1995, 2005, 2016; BATEMAN in sod. 2005; SRAMKÓ in sod. 2019). DELFORGE (1995, 2005, 2016) pri poimenovanju kukavičevk sledi biološkemu konceptu poimenovanja vrst, pri tem upošteva morfološke kriterije in razširjenost. DELFORGE (2016) tako priznava 50 vrst in znotraj njih različice, ne uporablja pa taksonomskega nivoja podvrste. V primeru ozkoustne močvirnice *E. leptochila* je DELFORGE (2016) vse bolj ali manj sorodne taksone, kot so na primer močvirnice *neglecta*, *peitzii*, *futakii*, *dinarica*, *thesaurensis*, *savelliana* in *komoricensis*, razvrstil na nivo različice, do česar

se zagovorniki strukturiranega taksonomskega pristopa kritično opredeljujejo. Pri taksonomskem razvrščanju sta se namreč uveljavila dva vzorca (KREUTZ 2016):

(1) taksonomsko razvrščanje na nivoju vrst, kateremu sledijo Delforge, Devillers & Devillers-Terschuren, Paulus in Presser,

(2) taksonomsko bolj strukturiran pristop na nižjih taksonomskih nivojih podvrst in različic zagovarja jo Baumann, Künkele & Lorenz, Kreutz.

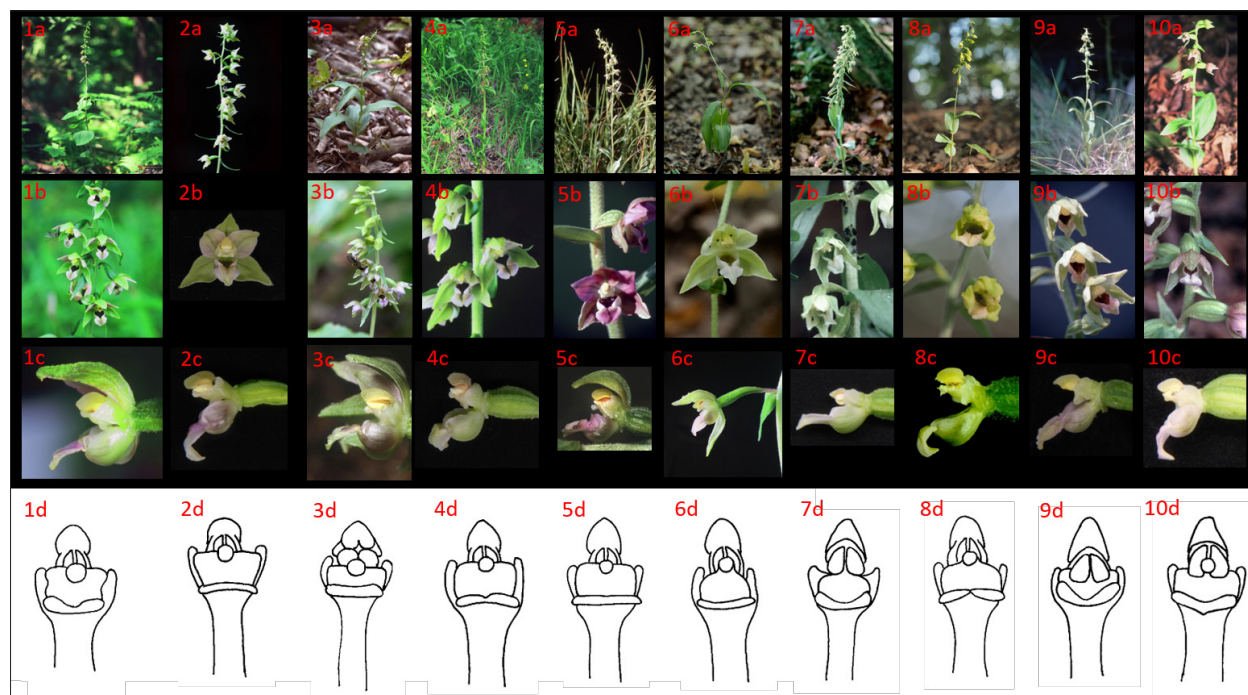
Delforge-jevemu sistemu sledi ARBEITSKREIS HEIMISCHE ORCHIDEEN BAYERN E.V. (2019), ki znotraj rodu močvirnic navaja kar 89 v Evropi razširjenih taksonov. Taksonomski položaj do danes še zdaleč ni dorečen. Kar nekaj taksonov, ki so zbrani v obsežni podatkovni bazi ARBEITSKREIS HEIMISCHE ORCHIDEEN BAYERN E.V. (2019), predstavlja lokalne endemične taksonove, katerih taksonomski položaj je vprašljiv, morfološke lastnosti pa precej nejasno opredeljene ali pa gre le za nekaj lastnosti, pri katerih le težko govorimo o novi vrsti. Eden takšnih taksonov, ki jih obravnava-

mo v članku, sta *E. helleborine* subsp. *minor* in *E. helleborine* subsp. *moratoria*.

Molekularno ozadje Delforge-jevih taksonov so osvetlili SRAMKÓ in sod. (2019), vendar je njihova ožja sorodnost v širšem evropskem prostoru predmet nadaljnjih analiz. Tako npr. taksonove močvirnic *neglecta*, *peitzii* in *futakii* molekularni pristop s pomočjo določanja nukleotidnega zaporedja nove generacije jasno ločuje v podskupine in jih uvrsti v genetsko ozadje ozkojstne močvirnice, vendar tudi moderen molekularni pristop ne more zadostno predvideti evlucijsko usodo teh skupin, zato se jih težko obravnava na nivoju samostojne vrste.

Avtogamija je sprožilec ločevanja in ustvarjanja mikrospeciesov

Rod *Epipactis* je težaven predvsem z vidika načinov opraševanja, saj se pri močvirnicah izražajo vse oblike



Slika 6: Habitus *Epipactis helleborine* subsp. *helleborine* (1a), *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* (2a), *Epipactis helleborine* subsp. *minor* (3a), *Epipactis helleborine* subsp. *orbicularis* (4a), *Epipactis helleborine* subsp. *latina* (5a), *Epipactis voethii* (6a), *Epipactis greutei* (7a), *Epipactis pontica* (8a), *Epipactis muelleri* (9a), *Epipactis nordeniorum* (10a), cvet (1–9 b), stranski pogled na medeno ustno in stebriček (1–9 c) ter oblikovne značilnosti brazde (1–9 d) (Foto: Lipovšek 2018, Ivanuš 2017, skica: Ivanuš 2019).

Figure 6: Habitus of *Epipactis helleborine* subsp. *helleborine* (1a), *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* (2a), *Epipactis helleborine* subsp. *minor* (3a), *Epipactis helleborine* subsp. *orbicularis* (4a), *Epipactis helleborine* subsp. *latina* (5a), *Epipactis voethii* (6a), *Epipactis greutei* (7a), *Epipactis pontica* (8a), *Epipactis muelleri* (9a), *Epipactis nordeniorum* (10a), flower (1–9 b), lateral view of labellum and gynostemium (1–9 c) and stigma shape (1–9 d) (Photo: Lipovšek 2018, Ivanuš 2017, scheme: Ivanuš 2019).

od entomofilne alogamije, ki ustreza Hardy-Weinbergovemu načelu populacije, preko geitonogamije in fakultativne avtogamije do skoraj obligatne avtogamije v smislu kleistogamije. Močvirnice tako modelno ponazarjajo evolucijo v načinu opraševanja, kjer se vrste razvijajo na eni strani v smer popolne avtogamije, kot npr. pri kleistogamiji, pri kateri se pelod prenese na brazdo pestiča istega zaprtega cveta. Na drugi strani gre evlucijski razvoj v smer dosledne alogamije, t.i. ksenogamije, pri kateri se oploditev izvrši med dvema genetsko različnima osebkoma (HOLLINGWORTH in sod. 2006; TRANCHIDA-LOMBARDO in sod. 2011).

Za alogamne močvirnice je dinamika spreminjanja izrazitejša, več je torej genetske raznovrstnosti. Seleksijski pritisk okolja in pojav genetskih rekombinacij pogojujeta stalno spreminjanje populacijske strukture, čeprav populacije kot take na mikrolokacijah ostajajo celovite. Ker gre za opraševanje med rastlinami različnih genotipov, prisotnost genetske rekombinacije onemogoča ločevanje na linije, kot je to pri avtogamnih vrstah (TYTECA & DUFRÈNE 1994; LIPOVŠEK in sod. 2006; CLAESSENS & KLEYNEN 2012).

Avtogamni taksoni so lokalizirani in kažejo predvsem majhno znotraj populacijsko raznolikost, ki pogojujejo spremenjene morfološke lastnosti, pogosto je izvor degenerativnih oblik, ki vodijo v izroditev (EHLERS in sod. 2002; SQUIRREL in sod. 2002; HOLLINGWORTH in sod. 2006). Pri avtogamnih močvirnicah se namreč skozi daljše časovno obdobje oblikujejo populacije, ki so sestavljene iz homozigotnih ali pretežno homozigotnih genotipov. Če ima genotip neko prilagoditveno prednost pred drugimi, se bo njegov delež v populaciji povečal. V skrajnem primeru se lahko pojavi populacija s samo enim homozigotnim genotipom. Genetska struktura posameznih osebkov se zaradi avtogamije ne spreminja. Izjema so mutanti (teh je v naravi praviloma malo) in občasni (slučajni) križanci.

Značilnost avtogamnih taksonov je, da je kljun krajši, viscidij slabo razvit ali nerazvit, polinij pa hitreje razpade, vse to je rezultat genetskih, epigenetskih in ekofenotipskih dejavnikov (SRAMKÓ in sod. 2019).

Kljun predstavlja modificiran sterilni del tretjega brazdnega roglja in njegova naloga je preprečevanje samooprašitve. Nahaja se na zgornjem robu brazde, natančno pod polinijema. Tvori manjšo količino lepljive ploščice (viscidija), ki se lahko pri avtogamnih taksonih hitro izsuši, ko se cvet odpre. Pri alogamnih taksonih je kljun dobro razvit in viscidij dolgo obstojen, obdan je z membrano in ga s polinijema povezuje kavljast izrastek, t.i. hamulus. Na mestu izrastka se membrana prašnice najprej razpre in nastane povezava med lepljivo ploščico in polinijema. To se zgodi še pred antezo. Klinandrij predstavlja ležišče polinijev na vrhu

stebrička. Pri avtogamnih vrstah je klinandrij slabo razvit ali pa je plitek, polinija se drobita, štrlita nekoliko naprej in cvetni prah lahko spolzi navzdol na brazdo. To je razlog, da pride do samooprašitve (CLAESSENS & KLEYNEN 1998; EHLERS in sod. 2002; HOLLINGWORTH in sod. 2006; TALALAJ & BRZOSKO 2008). Klinandrij je pri alogamnih vrstah globok in širok ter nudi prostor za polinija. Dobro razvit kljun tako prepreči, da bi polinija povzročila samooprašitev. Z avtogamijo so najverjetneje povezane tudi številne druge spremembe v zgradbi cvetov, to je redukcija velikosti cvetov, ki so povešeni, zvonasti, pogosto zaprti ali pa se odprejo le za kratek čas. Cvetovi so običajno blede zeleni. Tipično avtogamne vrste, ki so prisotne v slovenski flori, so prezrta močvirnica *E. leptochila* subsp. *neglecta*, Greuterjeva močvirnica *E. greuterii*, pontska močvirnica *E. pontica*, Muellerjeva močvirnica *E. muelleri*, Voethova močvirnica *E. voethii* in Nordenova močvirnica *E. norderiorum* (HOLLINGWORTH in sod. 2006; DOLINAR 2015). Avtogamne vrste, kot je bilo že omenjeno, kažejo večjo stopnjo raznolikosti med populacijami, v primerjavi z mnogo bolj celovitimi, čeprav zelo variabilnimi populacijami alogamne širokolistne močvirnice *E. helleborine* s.s.. Iz obsežne filogenetske študije SRAMKÓ in sod. (2019) je jasno razvidno, da se je avtogamija znotraj rodu močvirnic pojavila večkrat neodvisno in vodi v speciacijo.

Taksoni z največjo nagnjenostjo k samoopraševanju kažejo manjšo genetsko raznolikost, medtem ko vsebujejo tudi alele alogamne tipske predstavnice. To nakazuje, da so se slednji razvili iz parafiletskega ozadja alogamnih taksonov. Raziskovalci (BATEMAN 2019; SRAMKÓ in sod. 2019) želijo z novimi molekulskimi pristopi določanja nukleotidnega zaporedja nove generacije povečati zanesljivost filogenetske sorodnosti in ujeti evlucijski tok speciacije, z namenom odgovoriti na vprašanje ali je prehod iz alogamije v avtogamijo nastal z genetskimi spremembami širom Evrope znotraj razširjenega sklada genov predhodne alogamne *E. helleborine*.

Križanje igra zapleteno vlogo v evoluciji taksonov

Drug ključen problem v taksonomiji močvirnic je križanje (hibridizacija) med različnimi alogamnimi vrstami (interspecies). Križanci so glede na morfološke lastnosti lahko bolj podobni enemu ali pa obema staršema. Identifikacija je v takem primeru težka (REDL 2003; FOLEY in CLARKE 2005; DELFORGE 2006, 2016; JACQUEMYN in sod. 2016). Če so medvrstni križanci prve generacije plodni, se lahko križajo med seboj.

Vendar so medvrstni križanci običajno omejeno plodni zaradi težav pri mejozi. Pogosto pride do povratnega križanja (introgresije), ko se križanec križa z materinskim taksonom. Potomstvo se lahko postopno 'vrne' ali 'približa' eni od starševskih vrst. Lahko pa tudi ostane nekje vmes in sicer v primeru, ko pride do homologije med kromosomi. Križanec se lahko obdrži v populaciji in pride do hitre speciacije. V nasprotnem primeru, če so potomci prve generacije manj plodni ali povsem sterilni, bosta povratno križanje in introgresija omejena. Ena od posledic križanja, ki je povezana s sterilnostjo ali drastično redukcijo plodnosti, je lahko tudi postopno izumrtje ene ali obeh starševskih vrst, kar je sicer redko. Medvrstno križanje in introgresija sta torej zapletena procesa, ki lahko povečata gensko raznolikost znotraj vrst, preneseta gensko prilagodljivost med vrstami in slabita oz. krepita reproduktivne ovire med genetsko tesno povezanimi skupinami.

Nekateri avtorji so mnenja, da je medvrstno križanje pri močvirnicah sorazmerno pogosto (JACQUEMYN in sod. 2016). KRETSCHMAR (2013) navaja 11 skupin križancev, ki jih dokumentira s fotografijami, vendar je mnenja, da križanje pri rodu *Epipactis* v primerjavi z rodом *Dactylorhiza* nima pomembne vloge. Na podlagi proučitve skupnega genskega sklada *E. helleborine* s.l. avtorji nedavne filogenetske raziskave (SRAMKÓ in sod. 2019) izpostavljajo le sporadično križanje med opisanimi taksoni. Pri slednji objavi je treba upoštevati, da avtorji sicer zajemajo številne taksone širom evropskega prostora, vendar je obravnavanih osebkov posameznih taksonov v ožjem geografskem prostoru premalo, da bi lahko jasneje opredelili križanja in prenos genov med taksoni.

Med križanci velja omeniti medvrstnega križanca *E. schmalhauseni* RICHT. med širokolistno in temno-rdečo močvirnico (*E. helleborine* × *E. atrorubens*), ki v morfoloških in anatomskih značilnostih izraža prehodnega značaj starševskih vrst (JAKUBSKA-BUSSE in GOLA 2010, DULUGEAC in sod. 2019). DOLINAR (2015) tega križanca navaja tudi v Sloveniji. V Avstriji GRIEBL (2015) navaja križance med *E. helleborine* × *E. muelle-rii*.

Poleg medvrstnih križancev nekatere kukavičevke tvorijo tudi medrodovne (intergenus) križance. Ti križanci so izredno redki in mnogi med njimi tudi niso fertilni. Do danes za rod *Epipactis* navajajo dva medrodovna križanca: *Cephalanthera damasonium* × *Epipactis atrorubens* in *Cephalanthera damasonium* × *Epipactis helleborine* (DELFORGE 2006; KRETSCHMAR 2013).

Križanci pa lahko vsebujejo tudi mutacije. To pomeni, da se osebki znotraj ene populacije lahko pojavljajo z različnimi fenotipskimi kombinacijami taksonomsko pomembnih lastnosti, ki lahko onemogočajo

natančno identifikacijo osebkov, kar lahko prav tako vodi v zmotno določitev vrste (EHLERS in sod. 2002; JAKUBSKA-BUSSE & GOLA 2010; IVANUŠ 2018).

Genetska odstopanja

Do napačnih identifikacij prihaja tudi zaradi genetskih odstopanj. Ta se nanašajo predvsem na socvetje, kar vodi do spremenjene oblike cveta, predvsem spremenjene oblike medene ustne. Lahko se zgodi, da pride do odsotnosti katerega cvetnega dela, npr. medene ustne, kar lahko povzroči zmedo pri določanju. To odstopanje je na splošno izredno redek pojav. Pri nekaterih avtogamnih vrstah pa so odstopanja tako pogosta, da so jih celo poimenovali, na primer: *Epipactis phyllanthos* var. *degenera*, *Epipactis phyllanthos* var. *phyllanthos* ter *Limodorum abortivum* var. *trabutianum* (DELFORGE 2006).

Klinalna raznolikost

Pri opazovanih prehodih v morfoloških lastnostih in zamikih v fenofazi taksonomsko vprašljivih močvirnic moramo prednostno upoštevati klinalno raznolikost, povezano z geografsko razširjenostjo, na katero vpliva več okoljskih dejavnikov. Gre za t.i. ekotipe, ki na določenem geografskem območju, glede na ekološki gradient, prehajajo eden v drugega. Klinalna raznolikost v povezavi s populacijsko sistematiko je pri kukavičevkah slabo raziskana. Med nedavno objavljenimi raziskavami velja omeniti raziskavo morfoloških značilnosti cvetnih delov oblikovnega kroga *Ophrys fuciflora* v Istri, Kvarnerju in Dalmaciji v povezavi z lokalnimi klimatskimi značilnostmi in geografsko razširjenostjo (PAUŠIČ in sod. 2019).

Eden od ključnih mikroklimatskih dejavnikov, ki jih je potrebno upoštevati pri proučevanju širokolistne močvirnice, je osončenost rastišča z vidika vpliva svetlobe na spremembe v morfologiji rastlin. V literaturi se pogosto navajajo 'sončni' in 'senčni' tipi širokolistne močvirnice, ki se razlikujejo na nivoju habitusa, morfoloških lastnosti listov in cvetov ter času cvetenja (KRETSCHMAR 2013; LETI 2013; Orchideen Europas 2019).

Dosedanji vpogled v genetsko strukturo močvirnic

Za rod *Epipactis* je značilen zelo kompleksen kariotip z raznolikim številom kromosomov in velikostjo geno-

ma (VERLAQUE in sod. 1987; REWICZ in sod. 2018). Somatsko kromosomsko število za *E. helleborine* variira od $2n = 20$ za diploiden genotip (WEIJER 1952) do $2n = 60$ za hexaploiden genotip (MEILI-FREI 1965; AVERANOV in sod. 1982), vendar avtorji navajajo tudi kromosomska števila $2n = 36, 38, 39, 40$ (SILVESTRE 1983).

Pretočna citometrija se uporablja za oceno količine DNA v haploidnih ali diploidnih celičnih jedrih (C ali 2C) v pikogramih (pg). Temelji na fluorometriji, to je analizi relativne intenzitete fluorescence jeder, predhodno obarvanih s fluorokromi. Velikost genoma je ključna za opredelitev ploidnosti in podporna za nadaljnjo uporabo drugih molekulskih tehnik pri širšem razvrščanju genotipov v taksonomske skupine. Podatki o velikosti genoma so na voljo v podatkovni bazi Plant DNA C-values database (BENNETT & LEITCH 2005; LEITCH in sod. 2009). Vrednosti so vrstno specifične in zelo raznolike, merjene so v razponu od 0,66 do 110,8 pg/2C. LEITCH in sod. (2009) v preglednem članku podrobno navajajo raznolikost v velikosti genoma različnih rodov kukavičevk in njihov pomen za filogenijo. Znotraj rodu *Epipactis* obravnavajo 64 primerkov in navajajo povprečno velikost genoma 19,82 pg/2C.

Pri proučevanju močvirnic iz oblikovnega kroga širokolistne močvirnice na območju Goriškega smo s tehniko pretočne citometrije velikost genoma genotipov izmerili v razponu od 25,9 do 27,6 pg/2C (IVANUŠ 2018), kar sovpada z navedbami PRAT in sod. (2014) (25,5 pg/2C), BAI in sod. 2012 (27,6 pg/2C) in REWICZ in sod. 2018 (27,32 do 28,39 pg/2C). Neposredna primerjava velikosti genoma med avtorji je težavna, predvsem zaradi različnih internih standardov in pufrov. Genotipe iz oblikovnega kroga širokolistne močvirnice iz Goriškega smo statistično uvrstili v tri ločene skupine (IVANUŠ 2018). V nadaljevanju bomo s pomočjo multivariatnih analiz proučili povezavo med lokacijo vzorčenja, okoljskimi dejavniki in morfološki značilnostmi, kar bo dalo jasnejši vpogled v raznolikost znotraj oblikovnega kroga širokolistne močvirnice na Goriškem. Nekatere raziskave namreč navajajo povezavo med velikostjo genoma, geografsko širino, dolžino in nadmorsko višino, morfološki parametri ter nekaterimi okoljskimi dejavniki, kot so temperatura (KNIGHT & ACKERLY 2002; KNIGHT in sod. 2005; BOGUNIC in sod. 2007; AHMADIAN in sod. 2017). REWICZ in sod. 2018 navajajo, da je velikost genoma širokolistne močvirnice iz naravnih habitatov v povprečju manjša (27,32 do 27,89 pg/2C) v primerjavi z močvirnicami iz antropogenih habitatov (27,49 do 28,39 pg/2C).

Na rodu *Epipactis* obstaja sorazmerno malo genetskih raziskav. Od 90-ih let se z genetsko strukturo in sorodnostjo močvirnic intenzivneje ukvarja delavna skupina prof. Batemana, pri tem so v analize vključevali

vali večinoma vzorce iz Velike Britanije, Zahodne in Osrednje Evrope (SQUIRRELL in sod. 2001; SQUIRRELL in sod. 2002; BATEMAN in sod. 2005; HOLLINGSWORTH in sod. 2006; BATEMAN 2012, 2019). Za karakterizacijo so uporabljali različne metode, med njimi v zgodnejšem obdobju analizo alocimov, kloroplastno DNA, ITS, RFLP in RAPD v zadnjih letih se poslužujejo določevanja nukleotidnega zaporedja nove generacije, ki omogoča natančnejša proučevanja genetske strukture. V nadaljevanju navajamo kronološki pregled nekaj ključnih objav v povezavi s proučevanjem genetske kompleksnosti močvirnic.

SQUIRRELL in sod. (2002) so proučevali genetsko sorodnost vrst *E. dunensis*, *E. leptochila* in *E. muelleri*. Za analizo alocimov so uporabili 6 encimov (MDH, IDH, PGD, PGM, PGI, AAT), za cRFLP pa so uporabili trnL intron, za katere so leto prej SQUIRRELL in sod. (2001) ugotovili, da so polimorfni za vrsto *E. helleborine*. Potrdili so jasne genetske razlike med vsemi tremi taksoni. Nadalje so SQUIRRELL in sod. (2001) ob uporabi zgoraj omenjenih markerjev proučevali znotrajvrstno raznolikost pri vrsti *E. helleborine*. Vzorčili so 29 različnih populacij, in sicer 17 v Evropi in 12 v S Ameriki. V analizo alocimov so vključili 6 alocimov (AAT, IDH, MDH, 6PGD, PGI, PGM), za analizo kloroplastne DNA, pa so uporabili trnL intron. Pri alocimih je bilo odkritih 9 lokusov, od katerih je bilo na ravni vrste 78 % polimorfni, med populacijami pa je bilo polimorfni 56 % lokusov. Pri kloroplastni DNA je bilo od 29 proučevanih populacij, 15 (52 %) populacij polimorfni. Ameriške populacije so bile bolj raznolike v primerjavi z evropskimi. Od 12 proučevanih severnoameriških je bilo 11 polimorfni (92 %). V Evropi so bile polimorfne štiri populacije (24 %) od 17 proučevanih.

BRZOSKO in sod. (2004) so uporabili analizo alocimov za oceno genetske raznolikosti petih populacij *E. helleborine* iz dveh nacionalnih parkov na SV Poljske in jih primerjali s populacijami iz drugih držav. V raziskavi so uporabili 15 različnih alocimov z 22 lokusi, od tega je bilo 9 polimorfni. Dokazali so, da se populacije vzorčene v dveh nacionalnih parkih razlikujejo v genetski strukturi, pri čemer ima ena lokacija višjo stopnjo genetske raznolikosti kot druga. Raziskave se ne da primerjati z rezultati drugih avtorjev, zaradi razlik v številu obravnavanih populacij, uporabi različnih alocimov in opisanih lokusov.

HOLLINGSWORTH in sod. (2006) so v raziskavi uporabili kombinacijo genetskih markerjev [alocime, kloroplastno DNA, ribosomalno DNA (ITS regijo), mikrosatelite in RFLP], da bi določili taksonomski položaj endemične pretežno avtogamne vrste *E. youngiana* iz različnih lokacij Velike Britanije. Vrsta *E. youngiana* se pogosto pojavlja skupaj s širokolistno močvirnico. Veli-

kokrat so opažani tudi morfotipi, ki združujejo značilnosti obeh vrst. Proučevanih je bilo 23 taksonov iz skupine širokolistne močvirnice, v raziskavo je bilo skupno vključenih 2828 rastlin iz 164 populacij. Od proučevanih encimov je bilo odkritih 10 lokusov odgovornih za njihovo izražanje, od katerih je bilo 8 polimorfnih. Nukleotidno zaporedje jedrne ITS regije je pri 63 proučevanih osebkih razkrilo filogenetske razlike znotraj rodu, medtem ko je bilo med taksonomsko zapleteno skupino *E. helleborine* odkritih malo razlik. Monofiletskega položaja *E. youngiana* niso uspeli določiti, saj so opredelili večjo sorodnost med osebki *E. youngiana* in *E. helleborine* iz iste lokacije, kar nakazuje, da *E. youngiana* ne predstavlja disjunkten, reproduktivno izoliran takson, ki ga stabilizirala avtogamija. Rezultati nakazujejo, da se *E. youngiana* evolucijsko še ni povsem odcepila od simpatričnih populacij *E. helleborine*.

TRANCHIDA-LOMABARDO in sod. (2011) so ob uporabi ITS in kloroplastnih markerjev proučili nekaj vrst iz rodu *Epipactis*, in sicer kot modelno zanimiv rod za raziskovanje posledic geografske razdrobljenosti in kvartarnih poledenitev v Južni Evropi. V analizo so vključili 1004 rastlin iz 151 populacij Srednje in Južne Evrope (Italija, Francija, Nemčija, Slovenija, Avstrija, Anglija in Španija). Za oceno filogenetskih odnosov je bila uporabljena ribosomalna DNA (rDNA), za oceno filogeografskih odnosov med plastidnimi haplotipi, pa je bilo uporabljeno plastidno zaporedje variacij na rbcL-accD vmesniku. Kot jedrni marker je bil izbran jedrni ribosomalni DNA ITS 1 vmesnik, ker je bilo ugotovljeno, da vsebuje večjo nukleotidno razlikost kot ITS 2. Pri rDNA je bila odkrita manjša genetska raznolikost, medtem ko je bilo pri proučevani plastidni regiji, odkritih več variabilnih nukleotidnih zaporedij, kar je pripomoglo k natančnejši filogeografski strukturi. Vendar pa analiza ni bila dovolj učinkovita za proučevanje filogenetskih odnosov na taksonomskem nivoju posameznih vrst. S plastidno regijo so določili dve glavni ločeni skupini, prva je vključevala vrste *E. atrorubens*, *E. microphylla*, *E. muelleri* in *E. leptochilla*, druga skupina je vključevala širši oblikovni krog *E. helleborine* ter več lokalnih in endemičnih taksonov.

PELTEKI (2014) je v diplomski nalogi proučevala 22 različnih taksonov iz rodu *Epipactis* iz 25 različnih populacij v Grčiji in eni populaciji iz Cipra z namenom proučiti raznolikost ob uporabi različnih molekularskih markerjev, ki bi kar najbolje razložili taksone znotraj rodu močvirnic. Uporabili so metodo RFLP, ki so jo izvedli na kloroplastnih lokusih trnL, matK in trnH-psbA ter analizo ITS, ki so jo izvedli na lokusu trnL. Na splošno so znotraj rodu močvirnic z naborom molekularskih analiz potrdili relativno nizko diverziteto. Z lokusom trnL so opredelili vrste *E. microphylla*, *E. palustris*

in *E. subclausa*, medtem ko so z lokusom trnH-psbA identificirali samo vrsto *E. palustris*. Ostali lokusi pri določevanju taksonov niso bili dovolj informativni.

ZHOU in JIN (2018) so v filogenetsko študijo tribusa Neottieae vključili 68 vrst iz 8 rodov, da bi proučili povezavo z evolucijskimi vzorci mikoheterotrofije. V analizo so vključili 19 taksonov iz rodu močvirnic. Potrdili so, da je rod *Epipactis* monofiletičen in sorodnejši rodovima *Aphyllorchis* in *Limodorum*. S kombinacijo nrDNK, ITS, matK in rbcL markerjev so jasno opredelili vrste *E. veratrifolia*, *E. flava*, *E. mairei*, *E. palustris* in *E. purpurata*, medtem ko so ostale taksone uvrstili v širšo skupino, ki se cepi na krajše in daljše veje posameznih taksonov, pri katerih je s kombinacijo uporabljenih markerjev genetske povezave težje zanesljivo določiti.

Če v zadnjih nekaj letih na področju ožje filogenetske strukture močvirnic ni bilo večjih premikov, je veliko dopolnitev k obstoječemu filogenetskemu drevesu doprinesel nedavno objavljen članek SRAMKÓ in sod. (2019). Avstrijsko-madžarska projektna skupina je v obsežni filogenetski študiji s pomočjo določanja nukleotidnega zaporedja nove generacije (restriction site-associated sequencing, RAD-seq) obravnavala 109 rastlin znotraj 27 opredeljenih taksonov po DELFORGE (2016) s posebnim poudarkom na problematiki oblikovnega kroga *E. helleborine*. Od obravnavanih taksonov, ki so jih vzorčili širom Evrope (in Male Azije), so jasno opredelili enajst genetsko ločenih skupin, štiri dominantno alogamne in sedem dominantno avtogamnih. Filogenetsko izvornejši so taksoni *E. lusitanica*, *E. atrorubens* (*E. persica*, *E. phyllanthes*, *E. exilis*), *E. purpurata* (*E. pseudopurpurata*), *E. leptochilla* (*E. neglecta*, *E. futakii*, *E. peitzii*) in *E. microphylla*. Izpeljana skupina izhaja iz parafiletskega ozadja vrste *E. helleborine* in v njej se monofiletsko loči vrste *E. greuteri*, *E. pontica*, *E. muelleri*, *E. albensis* (*E. tallosii*, *E. norderiorum*) in *E. dunensis* (*E. rhodanensis*, *E. bugacensis*, *E. tynensis*). Slednji taksoni so bili že na podlagi prehodnih ITS analiz in analize plastidne DNA (BATEMAN in sod. 2005; HOLLINGWORTH in sod. 2006; ZHOU & JIN 2018) opredeljeni kot ožje sorodni in jih upravičeno uvrščamo v oblikovni krog širokolistne močvirnice.

Botaniki so še vedno deljenega mnenja glede taksona *E. distans*. Nekateri avtorji kratkolistno močvirnico priznavajo kot samostojno vrsto (TYTECA & DUFRÊNE 1994; TYTECA 1995; KLEIN 2005; HOLLINGSWORTH in sod. 2006; WUCHERPENNIG 2006), drugi pa kot podvrsto oz. različico *E. helleborine* subsp. / var. *orbicularis* (ENGEL & QUENTIN 1996; DELFORGE 2001). Na osnovi dosedanjih molekularskih analiz (SRAMKÓ in sod. 2019) monofiletske ločenosti pri taksonu *E. distans* kot tudi pri *E. voethii* ne moremo potrditi. Vzorci,

pridobljeni iz različnih lokacij v Evropi, se genetsko uvrščajo v skupino skupaj z nekaterimi vzorci vrste *E. helleborine* s.s., kar nakazuje na ozko genetsko sorodnost. Posledično ta dva taksona ne moremo postaviti na nivo samostojne vrste.

Na podlagi pregleda literature lahko zaključimo, da je oblikovni krog *E. helleborine* podvržen evolucijski speciaciji, ki jo pod vplivom širokega spektra genotipskih, fenotipskih in okoljskih dejavnikov. Za širokolistno močvirnico so značilne številne lokalne različice, ki kažejo nagnjenost k avtogamiji. Prehod na avtogamijo je torej sprožilec začetne speciacije iz genetskega ozadja *E. helleborine* s.s.. Širokolistna močvirnica torej predstavlja alogamnega prednika in prepričljivo parafiletsko vrsto, iz katere v filogenetskem drevesu izhajajo daljše in krajše veje na evolucijski poti k monofiletskemu taksonu.

Pregled v Sloveniji razširjenih taksonov iz oblikovnega kroga širokolistne močvirnice

V Sloveniji je bilo vse do danes rodu močvirnic posvečeno malo pozornosti. Prva izdaja Male Flore Slovenije (MARTINČIČ & SUŠNIK 1969) navaja pet vrst, in sicer *E. helleborine*, *E. purpurata*, *E. atrorubens*, *E. microphylla* in *E. palustris*. Že RAVNIK (1976) sicer poudarja, da obsega širokolistna močvirnica več taksonov, ki se med seboj razlikujejo po avtogamnem in alogamnem načinu opravevanja. V širši oblikovni krog *E. helleborine* je RAVNIK (1976) umestil *E. leptochila* in *E. muelleri*. V 2. izdaji Male Flore Slovenije (RAVNIK in sod. 1984) so kot šesto vrsto dodali še *E. muelleri*. JOGAN (2000) je v ključu za določevanje kukavičevk izpostavil težavnost skupine *E. helleborine* agg. z vidika znotrajvrstne raznolikosti in avtogamnega načina opravevanja nekaterih taksonov. Poleg tipske predstavnice *E. helleborine* subsp. *helleborine* je znotraj agregata opredelil še osem taksonov (*E. latina*, *E. greuteri*, *E. leutei*, *E. pontica*, *E. leptochila*, *E. muelleri*).

V zadnjih dveh desetletjih so rod močvirnic intenzivneje proučevali Brane Dolinar, Nejc Jogan, Igor Dakskobler, Brane Vreš, Boštjan Surina, Miha Kocjan, Branko Anderle, Matej Lipovšek, Igor in Andrej Paušič in Dušan Klenovšek. LIPOVŠEK in sod. (2006) so v prispevku predstavili pregled alogamnih in avtogamnih taksonov znotraj oblikovnega kroga širokolistne močvirnice. Opisali so dva nova taksona za floro Slovenije in sicer *E. helleborine* subsp. *orbicularis* in *E. leptochila* subsp. *neglecta*. Že ime pove, da je bila slednja močvirnica do nedavnega spregledana. V zadnjih letih je bilo potrjenih kar nekaj nahajališč (DOLINAR 2015). Kratkolistna močvirnica je bila v Sloveniji prvič opisa-

na leta 2005 nad Mežico (LIPOVŠEK in sod. 2006) in kot podvrsta širokolistne močvirnice zavedena v Mali flori Slovenije leta 2007 (MARTINIČIČ in sod. 2007).

Hkrati so LIPOVŠEK in sod. (2006) opredelili majhno močvirnico (*E. helleborine* subsp. *minor*), in sicer so jo prvič zasledili v Kočevskem rogu. Majhna močvirnica je takson, pri katerem so mnenja strokovnjakov glede pojavnosti v Sloveniji in sploh upravičenosti, da gre za samostojen takson precej deljena. Njena razširjenost v Sloveniji in v širšem evropskem prostoru še ni dovolj proučena (ARBEITSKREIS HEIMISCHE ORCHIDEEN BAYERN E.V. 2019), čeprav razširjenost tega relativno novega taksona obravnava ÓVÁRI (2019) v nedavno objavljenem znanstvenem prispevku o orhidejah županije Zala na Madžarskem.

V zadnji izdani Mali flori Slovenije (JOGAN 2007) je rod *Epipactis* zastopan z 11 vrstami in sicer: *E. palustris*, *E. microphylla*, *E. atrorubens*, *E. purpurata*, *E. latina*, *E. greuteri*, *E. pontica*, *E. leptochila*, *E. muelleri*, *E. nordenorum* in tremi podvrstami širokolistne močvirnice, in sicer *E. helleborine* subsp. *helleborine*, *E. helleborine* subsp. *orbicularis*, *E. helleborine* subsp. *leutei*. Vendar je JOGAN (2007) opozoril na možno vključevanje Leutejeve močvirnice v krog *E. neglecta*. Da je Leutejeva močvirnica sorodnejša oblikovnemu krogu *E. leptochila* potrjujejo molekulske analize ITS (IVANUŠ in sod. 2015). Vendar so za jasnejšo opredelitev genetske sorodnosti potrebne še dodatne molekulske analize. Prvotni opis Leutejeve močvirnice sta objavila PERKO & ROBATSCH (1989). Klasično nahajališče (*locus classicus*) je na območju Malega Obirja na Avstrijskem Koroškem. Potem, ko je Leutejevo močvirnico na strminah pod Vrščem opazil Karl Robatsch v spremstvu Vlada Ravnika že v 80 letih, smo to močvirnico nato vrsto let iskali zaman. Ponovno jo je odkril DOLINAR (2015) in kot navaja, se ta močvirnica nahaja v alpsko fitografskem območju Slovenije. V letu 2013 smo jo našli v okolici Senovega (LIPOVŠEK in sod. 2017) in jo intenzivneje vključili v analize. Kot nov takson je opisana tudi na Madžarskem (ÓVÁRI 2019). Mnenje skupine epipaktologov »AHO Bayern« na spletni strani opisuje zanesljivo rastišče le na klasičnem mestu na Koroškem. Na območju Triglavskega narodnega parka in drugje po Sloveniji pa v zadnjih letih taksona *E. leutei* ne morejo zanesljivo potrditi. V okviru raziskav smo opravili primerjalno molekulsko študijo med avstrijsko, madžarsko in slovensko Leutejevo močvirnico iz Kališovca pri Senovem. Ugotovili smo skladnost v velikosti genoma in ožjo sorodnost pri analizi ITS regije (IVANUŠ in sod. 2015). Rezultati AFLP kažejo sicer bližjo sorodnost med avstrijskimi, madžarskimi in slovenskimi primerki, vendar jih uvršča skupaj v skupino z nekaterimi drugimi primerki iz opisanega območja v Sloveniji, za katere skladnost z

morfološki opisi nismo potrdili. Tako Leutejeva močvirnica ostaja predmet nadaljnjih raziskav.

Avtorji Male flore Slovenije (JOGAN 2007) kot opombo navajajo, da je *E. helleborine* subsp. *helleborine* podobna Voethovi močvirnici (*E. voethii* ROBATSCH). Pričakujemo jo lahko v hrasto-gabrovih nižinskih gozdovih (JOGAN 2007). V Sloveniji jo je Dolinar našel na Goričkem v območju Špic Brega že 2004 (DOLINAR 2004; DOLINAR & LIPOVŠEK 2007). Pregled nekaj kasneje opisanih rastišč v SV Sloveniji in opis morfoloških značilnosti navajajo LIPOVŠEK (2008), DOLINAR in ŠENICA (2009) ter DOLINAR (2010).

Pregledno morfometrično analizo močvirnic na območju Slovenije obravnava magistrska naloga KUHELJ (2010) pod mentorstvom prof. dr. Nejca Jogana. V raziskavo so vključili 246 rastlin s 35 lokacij in ovrednotili kar 55 lastnosti. Podatke so obdelali z naprednimi multivariatnimi analizami. Kljub veliki raznolikosti je bilo mogoče taksone ločevati na podlagi kombinacij več lastnosti. Sinteza dobljenih podatkov je bila osnova za izdelavo opisov vrst, določevalnega ključa in zemljevidov razširjenosti. KUHELJ (2010) je tako jasno morfološko opredelila 15 taksonov močvirnic, ki so jih predhodno opisali LIPOVŠEK in sod. 2006, JOGAN 2007, LIPOVŠEK (2008, 2009) in DOLINAR 2010, in sicer *E. palustris*, *E. atrorubens*, *E. leptochila* subsp. *leptochila*, *E. leptochila* subsp. *neglecta*, *E. purpurata*, *E. microphylla*, *E. pontica*, *E. norderiorum*, *E. muelleri*, *E. greuteri*, *E. latina*, *E. voethii*, *E. helleborine* subsp. *helleborine*, *E. helleborine* subsp. *leutei*, *E. distans*. Med pričakovane vrste avtorica navaja *E. albensis*, *E. exilis*, *E. leptochila* subsp. *dinarica* in *E. placentina*.

DOLINAR (2015) v monografiji Kukavičevke v Sloveniji navaja 15 taksonov. Znotraj širokolistne močvirnice opredeljuje 3 podvrste, in sicer *E. helleborine* subsp. *helleborine*, *E. helleborine* subsp. *orbicularis*, *E. helleborine* subsp. *leutei*. Opredeljuje jih z jasno podprtimi morfološki opisi, pri tem pa izpostavi težavnost določnja in ključne razlike sorodnih taksonov. Znotraj ozkoustne močvirnice avtor poleg *E. leptochila* subsp. *leptochila* in *E. leptochila* subsp. *neglecta* navaja prisotnost *E. leptochila* subsp. *dinarica* na širšem območju Snežnika. Nadalje navaja križanca *E. atrorubens* × *E. helleborine* (*Epipactis* × *schmalhauseni* K. Richt).

V zadnjih letih velja izpostaviti postružkovo močvirnico (*E. helleborine* subsp. *moratoria*), ki so jo pri nas kot novo podvrsto opisali LIPOVŠEK in sod. (2017) na območju Gorice pri Raztezu. Strokovnjaki navajajo še nahajališči na Lisci (osebna komunikacija D. Klenovšek) in Bohorju (osebna komunikacija M. in T. Brinovec).

V nadaljevanju povzemamo krajši opis problematike posameznih taksonov, ki so prisotni v Sloveniji. V

ožji krog širokolistne močvirnice umeščamo alogamne taksone, in sicer tipsko podvrsto [*E. helleborine* (L.) Crantz subsp. *helleborine*], postružkovo močvirnico (*E. helleborine* subsp. *moratoria* Riech. & Zirnack) in majhno močvirnico [*E. helleborine* subsp. *minor* Engel]. V širšem krogu opredeljujemo kratkolistno močvirnico [*E. helleborine* subsp. *orbicularis* (Richter) Klein], Voethovo močvirnico (*E. voethii* Robatsch) in italijansko močvirnico [*E. latina* (Rossi & Klein) B. & H. Baumann]. Monofiletsko avtogamni taksoni, ki izhajajo iz ozadja *E. helleborine* in jih po pravilih (SRAMKÓ in sod. 2019) upravičeno razvrščamo na nivo vrste, so Greuterjeva močvirnica (*E. greuteri* H. Baumann & Künkele), Müllerjeva močvirnica (*E. muelleri* Godfery) in pontska močvirnica (*E. pontica* Taubenheim). Nordenovo močvirnico (*E. norderiorum* Robatsch) so SRAMKÓ in sod. (2019) umestili v skupino *E. albensis* skupaj s sorodno *E. tallosii*, genetska oddaljenost med njimi je majhna, v teoriji torej predstavljajo en monofiletski takson.

Epipactis helleborine* (L.) Crantz subsp. *helleborine

Epipactis helleborine CRANTZ, Stirp. Austr. II (6): 467 (1769)

Bazionim: LINNÉ, Spec. Plant. 2: 949 (1753)

Sin.:

Serapias helleborine L. 1753

Epipactis helleborine b. *viridans* CRANTZ 1769

Epipactis latifolia (L.) ALLIONI 1785

Epipactis viridans (CRANTZ) BECK 1890

Helleborine latifolia (L.) DRUCE 1907

Širokolistna močvirnica je v Sloveniji pogosta in razširjena v vseh fitogeografskih regijah. Najdemo jo na različnih rastiščih, v skoraj vseh gozdnih združbah, pretežno polsenčnih legah, ob gozdnih robovih in cestah, na jasah, najpogosteje raste v bukovih gozdovih, na svežih, z apnencem in dušikom bogatih tleh (LIPOVŠEK in sod. 2006; KRETZSCHMAR 2013; DOLINAR 2015). Navedbe nahajališč v Sloveniji (Slika 5) bi bilo potrebno sistematično pregledati, saj mogoče ne gre za tipsko predstavnico, marveč za druge taksone iz agregata širokolistne močvirnice, saj je v vseh vegetativnih značilnostih kot tudi v barvnem odtenku cvetov, zelo raznolika. Tipične morfološke lastnosti smo pregledno že navedli v drugem poglavju, jih pa podajamo v Preglednici 1 in Sliki 6. Na osnovi dileme o avtentičnosti *E. helleborine* s.s. smo genetsko analizirali nekaj primerkov iz različnih ekogeografskih območij Slovenije, ki jih vključujemo v nadaljnje primerjalne analize z ostalimi bližje sorodnimi taksoni. Raziskave so v teku in bodo v bodoče razsvetlile problematiko ožje genetske

sorodnosti in taksonomskega razvrščanja, predvsem pa dvome o pojavnosti nekaterih taksonov v Sloveniji.

***Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* Riech. & Zirnsack**

Epipactis helleborine subsp. *moratoria* RIECHELMANN & ZIRNSACK, Ber. Arbeitskrs. Heim. Orch. 25(1): 80 (2008)

Sin.:

Epipactis moratoria (RIECH. & ZIRNSACK) RIECH. & ZIRNSACK 2015

Ime izvira iz latinščine, in sicer pomeni »morator« pozen, postružek, zato se je v slovenščini uveljavilo ime postružkova močvirnica. Ključen pri postružkovi močvirnici je predvsem zamik fenofaze cvetenja. Navedbe o razširjenosti postružkove močvirnice pogosto niso zanesljive. Na nahajališčih postružkove močvirnice je sicer tipska predstavnik širokolistne močvirnice redka, zamenjujejo jo predvsem z majhno močvirnico (*E. minor*).

O nahajališčih postružkove močvirnice poročajo v Nemčiji, Italiji (Trentino), Slovaški, Madžarski in severni Grčiji (RICHELMANN & ZIRNSACK 2008; BERGFELD 2009; ANTONOPOULOS in sod. 2011; BERGFELD & SISCHKA 2011; LORENZ 2011; ÓVÁRI 2019). Na Madžarskem o postružkovi močvirnici poročajo od leta 2009, in sicer jo navajajo kot pozen nerazrešen takson (ÓVÁRI 2019). V Sloveniji jo je prvič opisal LIPOVŠEK in sod. (2017), in sicer južno od Gorice pri Raztezu, v mešanem, predvsem bukovem in delno hrastovem gozdu. Vsako leto na tem rastišču vzcveti od 35 do 50 primerkov te močvirnice. V zadnjih letih jo navajajo tudi na Bohorju (osebna komunikacija, M. in T. Brinovec) in na Lisci (osebna komunikacija, D. Klenovšek). Objava te nove podvrste v krogu slovenskih strokovnjakov ni povzročila razprav, pač pa je nekaj tujih avtorjev podvomilo o obstoju postružkove močvirnice v Sloveniji. Čeprav je Riechelmann, avtor prve objave postružkove močvirnice na Bavarskem (RICHELMANN & ZIRNSACK 2008), predložen vzorec potrdil, so nekateri drugi strokovnjaki (Stefan Hertel, Helmut Presser) iz kroga »Die Gattung *Epipactis* AHO Bayern« in hrvaški orhidolog Roko Čičmir podvomili, da gre pri primerku za postružkovo močvirnico. Riechelmann nam je posredoval svež vzorec postružkove močvirnice iz Bavarske, ki smo ga vključili v analize. Poleg morfološke skladnosti obeh taksonov smo ugotovili skladnost velikosti genomov s pretočno citometrijo. Genetske analize ITS in AFLP so v teku in lahko upamo, da bomo na ta način razjasnili skladnost in taksonomski položaj postružkove močvirnice v Sloveniji.

***Epipactis helleborine* subsp. *minor* (Engel) Engel**

Epipactis helleborine subsp. *minor* ENGEL, Ann. Sci. Rés. Bios. Vosges N. 2: 31 (1992)

Sin.:

Epipactis helleborine var. *minor* ENGEL: l'Orchidophile 63: 664 (1984)

Majhno močvirnico je prvič opisal ENGEL (1984), in sicer kot različico širokolistne močvirnice (*E. helleborine* var. *minor*) v klasičnem nahajališču v Severnih Vogezi, Francija (n.v. 250 m). V kasnejši objavi ENGEL (1992) taksonu daje status podvrste. Vendar je glede tega taksona še veliko nejasnosti. Avtor je pri *E. helleborine* subsp. *minor* izpostavil tri značilnosti, da je v primerjavi s tipsko širokolistno močvirnico manjša z manjšimi cvetovi, ekološko jo najdemo na kislih peščenih tleh v sestoji bukve, fenološki zamik cvetenja je za dva tedna kasneje v primerjavi s tipsko predstavnico.

Tipična širokolistna močvirnica je od majhne močvirnice bistveno višja, listi so širši (30-65 mm) v primerjavi z majhno močvirnico (23-39 mm), temnejši, planifilni, neprevisni (Preglednica 1, Slika 6). Hkrati je socvetje višje, cvetovi pa večji. Postružkova močvirnica je v primerjavi z majhno močvirnico prav tako višja, z ožjim stebлом, ki je cikcakasto. Cvetovi so barvitejši.

S problematiko taksona se je ukvarjal WUCHERPENNIG (2006) ki razen zamika v fenofazi cvetenja ne ugotavlja bistvenih morfoloških razlik in zaključuje, da pri primerkih gre za različne ekotipe, ki se prilagajajo rastiščnim pogojem. Sicer navaja bistvene morfološke karakteristike, ki razlikujejo majhno od Voethove močvirnice. LETI (2013) izraža pomisleke, da gre samo za ekološko prilagoditev in podpira, da se skupini podeli status različice. Hkrati opisuje nahajališče v Severnih Vogezi, kjer je na sončnem robu ceste (n.v. 250 m) zastopanih okoli 20 primerkov, cvetočih v času, ko je tipska predstavnik v Schwarzwald, Nemčija (n.v. 550 m) že zdavnaj odcvetela, oziroma je že deloma v semenski zrelosti. Sicer so v populaciji tipske širokolistne močvirnice tudi manjši primerki, podobni majhni močvirnici, ki pa že prej odcvetijo.

Pri nas je na možno prisotnost majhne močvirnice opozoril LIPOVŠEK in sod. (2006). In sicer so jo našli v začetku avgusta 2000 v Kočevskem rogu ob gozdni cesti. Močvirnica je merila v višino 30 cm, cvetovi so bili rdečkasto zelene barve zelo podobni tipski predstavnici. Listi so bili drugačni, precej ožji z valovitim robom. Kosec jo je sicer že 2004 navajal v Dobravi pri Brežicah (LIPOVŠEK in sod. 2006). Takrat smo o nahajališču obvestili P. Delforga, ki pa je v pojavnost majhne močvirnice v Sloveniji podvomil. Do danes je majhna močvirnica potrjena le v Franciji (Vogezi) ob meji z

Nemčijo. Vse ostale lokacije tako v Franciji kot v Italiji so vprašljive (ARBEITSKREIS HEIMISCHE ORCHIDEEN BAYERN E.V. 2019). V nedavno objavljenem prispevku o orhidejah županije Zala ÓVÁRI (2019) navaja majhno močvirnico kot novo podvrsto, ki so jo na Madžarskem sistematično opisovali od leta 2012 v kar 20. kvadrantih, zastopano ponekod v večjih populacijah, med njimi navaja Gőcsej, gozd Szentpéterfőldé, gozd Ol-tárc.

Kar nekaj let smo iskali lokacijo pri nas z večjo populacijo teh taksonov. V zadnjih letih jo navajajo na Bohorju, kar blizu postružkove močvirnice, nadalje na JV Oslice ob cesti nad saniranim kamnolomom (M. & T. Brinovec, osebna komunikacija), kjer vsako leto vzcveti kar nekaj primerkov. Majhna močvirnica zahteva dodelan morfološki opis in molekulske analize in ostaja predmet nadaljnjih raziskav.

***Epipactis helleborine* subsp. *orbicularis* (Richt.) Klein**

Epipactis helleborine subsp. *orbicularis* (RICHTER) KLEIN, Phytol. 37(1): 74 (1997)

Basionim: *Epipactis distans* ARVET-TOUVET 1872; Essai sur l'espèce et les variétés principalement dans les plantes: 11 (1872)

Sin:

Epipactis orbicularis RICHTER, Verhandl. zoolog.-botan. Ges. Wien 37: 190 (1887)

Lectotypus: Österreich, Niederösterreich, Semmering *Epipactis helleborine* subsp. *distans* (ARVET-TOUVET) ENGEL & QUENTIN, l'Orchidophile 124: 205 (1996)

Epipactis latifolia c) *orbicularis* RICHTER, Plantae Europaeae 1: 284 (1890)

Epipactis latifolia var. *subrotundifolia* f. *parvifolia* ZAPALOWICZ, Conspectus fl. Galiciae Crit. 1: 226 (1906)

Epipactis molochina DELFORGE, Nat. belges 85: 173 (2004)

Kratkolistna močvirnica je bila prvič opisana leta 1872, in sicer v francoskih Zahodnih Alpah (Arvet-Touvet). Šele 120 let kasneje, sta jo CHAS & TYTECA (1992) ponovno odkrila in opisala. Glede na jasen opis morfoloških lastnosti so vrsto kmalu potrdili tudi drugod v Franciji in sicer S od Montpelierja in v Pirenejih (ENGEL & QUENTIN 1996; SOUCHE 2004). V Španiji kratkolistno močvirnico navajajo kar v 7 provincah (GAMARRA in sod. 2013). Številne lokacije navajajo v Severni Italiji vse do Abruzije (LORENZ 2005; LINDIG & LINDIG 2012; PERAZZA & LORENZ 2013; REMPICCI in sod. 2015; GIROS 2016; ÓVÁRI 2019). V Avstriji se takson pojavlja na Koroškem, Doljni Avstriji, Štajerskem, Tirolskem in Gradiščanskem (KLEIN & KERSCHBAUMSTEINER 1996; PERKO 1999; WEINZETTL 2006; GRIEBL

2013). O taksonu poročajo tudi v Nemčiji, Švici, Poljski, Švedski, Litvi, Slovaški, Češki, Romuniji, in sicer v zadnjih letih navajajo kar nekaj novih rastiščih (PRESSER 2006; GLIWA 2010; PROCHAZKA in sod. 2017; BERGFELD in sod. 2019; HENNIGS 2019). Na Hrvaškem je takson razširjen v Istri in na področju NP Plitvice (DELFORGE 2006; WUCHERPFENNIG 2006; GRIEBL 2009). ÓVÁRI (2019) navaja nekaj novih nahajališč v Italiji, Hrvaškem, Srbiji, Bolgariji, Črni Gori, Bosni in Hercegovini, Grčiji, Romuniji, Ukrajini, Avstriji, ki pa se nahajajo na nadmorski višini 560-2040 m. V Sloveniji so kratkolistno močvirnico prvič odkrili šele leta 2005 nad Mežico in jo po prvotnem opisu Ericha Kleina označili kot *E. helleborine* subsp. *orbicularis* (LIPOVŠEK in sod. 2006). ÓVÁRI (2019) navaja, da ga je s kratkolistno močvirnico na Mali Peci prvič seznanil M. Lipovšek v letu 2009.

Takson je že od 90. let prejšnjega stoletja predmet nomenklaturnih in taksonomskih razhajanj. Mnenja o tem, ali gre za samostojno vrsto (*E. distans*), podvrsto širokolistne močvirnice (*E. helleborine* subsp. *orbicularis*) ali samo različico širokolistne močvirnice kot to zagovarja DELFORGE (2006), so namreč še danes deljena. KLEIN (1997) je z argumentom, da so cvetovi kratkolistne močvirnice zelo podobni širokolistni močvirnici, ta takson umestil na nivo podvrste in ga poimenoval *E. helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *orbicularis* (RICHTER) KLEIN. Mala flora Slovenije (JOGAN 2007) takson prav tako obravnavana kot podvrsto širokolistne močvirnice.

Za taksonomsko zmedo je poskrbel DELFORGE (2001, 2005, 2006), ki je takson *E. distans* omejil na zahodno alpske populacije Francije, vsa nahajališča Osrednjih in Vzhodnih Alp pa je opredelil kot ločen takson *E. helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *orbicularis* (RICHTER) VERMEULEN. Morfološka opredelitev obeh ločenih taksonov je bila nejasna in skopa (DELFORGE 2001). Argumente, da gre za dva ločena taksona, je kasneje podprl na podlagi lastnih vzorčnih ekskurzij na primerkih iz Avstrije, Nemčije, Grčije, Italije in Španije (DELFORGE 2005, 2006).

WUCHERPFENNIG (2006) se je do delitve na dva taksona opredelil kritično in jasno navaja argumente, podprte z biometričnimi podatki, da gre pri zahodno alpskih in srednjeevropskih populacijah za isti takson, ki ga umešča v samostojno vrsto *E. distans*. Prav tako uvrščajo *E. distans* na nivo vrste TYTECA & DUFRÊNE (1994), TYTECA (1995), CARAPOLI in sod. (2000), PRESSER (2002), HOLLINGSWORTH in sod. (2006) in GRIEBL (2013).

SRAMKÓ in sod. (2019) v obsežni genetski analizi izpostavljajo, da se kratkolistna močvirnica ne more uvrstiti na nivo vrste, ker se filogenetsko prepleta z *E.*

helleborine s.s. Vzorce pridobljene iz Avstrije, Bolgarije, Grčije in Rusije filogenetsko drevo umešča kot med seboj sorodne taksone.

Za kratkolistno močvirnico je značilno, da raste na apnencu v bližini borovcev (*Pinus sylvestris*, *P. uncinata*, *P. abies*) in je v sožitju z glivo iz rodu *Wilcoxina* (WUCHERPFENNIG 2006; DEARNALEY 2007; TĚŠITELOVA in sod. 2012; LIPOVŠEK in sod. 2017, ÓVÁRI 2019). Med ključnimi razlikami med *E. helleborine* subsp. *helleborine* in *E. distans* je potrebno izpostaviti, da ima kratkolistna močvirnica debelejša stebela, pogosto iz rizoma izrašča več stebel. Listi so krajši, konkavno žličasti. Petali so pogosto intenzivno rožnati, epihil pa svetel z izrazitim grebenom. Raznolikost kratkolistne močvirnice se izraža pri nekaterih senčnih oblikah močvirnic, in sicer so lahko listi pri teh primerkih daljši ter manj togi (Preglednica 1, Slika 6).

WUCHERPFENNIG (2006) opozarja na zmotno navajanje nekaterih lokacij, kjer gre za osebkke *E. helleborine* s.l. z nekaj morfološkimi odstopanji in ne za kratkolistno močvirnico. Nadalje je DELFORGE (2005) nekaj nahajališč na Balkanskem polotoku zmotno uvrstil v *E. helleborine* subsp. *orbicularis*, so se pa te populacije kasneje izkazale kot *E. greuteri*, *E. halacsy* in *E. olympica* (ÓVÁRI 2019). Tudi v Sloveniji vseh navedenih lokacij ne moremo z zagotovostjo potrditi, ker so strokovnjaki pogosto primerke opazovali v času, ko so ti že odcveteli (DAKSKOBLER 2019, osebna komunikacija).

Po doslej znanih podatkih je *E. helleborine* subsp. *orbicularis* pri nas znana v kvadrantih 9549/1 (Gozd Martuljek), 9455/3 (Črna na Koroškem), 0158/4 (Kostanjevica), 9955/2 (med Litijo in Zagorjem ob Savi) in 9956/1 (Podkum; LIPOVŠEK in sod. 2006), čeprav je glede na razširjenost v Avstriji (skoraj po vsej državi, tudi na Koroškem; Fischer in sod. 2008) tudi v Sloveniji verjetno bolj pogosta. V popisu flore okolice kraja Jezersko TONEJEC (2012) poroča o kratkolistni močvirnici v kvadrantu 9653/1. In sicer je nahajališče na gozdnem robu Krakovega, kjer na manjšem območju rase približno 10 rastlin.

***Epipactis helleborine* (L.) (Crantz) subsp. *latina* Rossi & Klein**

Epipactis helleborine (L.) CRANTZ subsp. *latina* ROSSI & KLEIN subspecies nova: Die Orchidee 38 (2), 93-95 (1987).

Sin.:

Epipactis latina B. BAUMANN & H. BAUMANN

Epipactis tremolsii PAU subsp. *latina* (ROSSI & KLEIN) HERTEL & RIECHELMANN.

Italijanska močvirnica je ime dobila po južni italijanski pokrajini Lacio (Latium). Razširjena je na Apeninskem polotoku in v Istri (JOGAN 2007; ROTTENSTEINER 2014). Raste na sončnih in delno zasenčenih mestih, v svetlih hrastovih gozdovih in gozdnih robovih, na travniku, v grmovju, obcestnih voziščih in cestnih nasipih. Ustrezajo ji suha rastišča z alkalno do apnenčasto podlago. V Sloveniji se pojavlja pod Kraškim robom na več mestih blizu Podpeči in Zazidom (Slika 9), ter ob cesti Gračišče-Brezovica (JOGAN 2007).

Pogosto jo zamenjujejo z *E. helleborine* subsp. *helleborine*, od katere jo ločimo predvsem po stebelnih listih, ki so valoviti, značilno nabiti na dnu stebela in cvetovih, ki so bolj obarvani. Nad stebelnimi listi in socvetjem, ki je lahko gosto obstaja segment na stebelu, ki je relativno prazen z največ dvema listoma, ki sta podobna krovnim listom (Preglednica 1, Slika 6). Nekateri avtorji so še danes mnenja, da je *E. latina* samo morfološka modifikacija *E. helleborine* subsp. *helleborine* (ARBEITSKREIS HEIMISCHE ORCHIDEEN BAYERN E.V. 2019).

***Epipactis voethii* Robatsch**

Epipactis voethii ROBATSCH; Mitt. Abt. Bot. Landesmus. Joanneum Graz 21/22: 21-26 (1993)

Voethovo močvirnico je leta 1993 odkril Walter Vöth na Bisambergu severno od Dunaja v sestoju hrasta in gradna (Querco-Carpinetum). Karl Robatsch jo je nato opisal kot ločeno vrsto in jo poimenoval po najditelju (ROBATSCH 1993). Uspeva v Avstriji, Sloveniji, na Hrvaškem, Madžarskem, Češkem in na Slovaškem (Slika 13, BATOUŠEK 2005; KRAJNČEV 2005; DELFORGE 2006). Na Češkem je prvo lokacijo odkril Kezlinek v letu 2001 na področju Ždanický les (Kloboučky) (BATOUŠEK & KEZLINEK 2002, 2003), kasneje pa Batoušek navaja več lokacij še na Moravskem. Na Madžarskem je bila Voethova močvirnica najdena na skupaj 52-ih kvadrantih (BIHARI in sod. 2007).

Voethova močvirnica je v Mali Flori Slovenije zavedena kot pričakovana podvrsta *E. helleborine* (JOGAN 2007). Od tipske predstavnice jo ločimo po tem, da je gracilna in ima steblo pogosto cikcakasto. Visoka je do 30 cm in ima razločno suličaste liste. Socvetje je rahlo cvetno. Cvetovi so razmeroma lepo odprti, rahlo viseči in spodnja stranska sepala tvorita kot približno 120°. Pecelj je dolg, plodnica pa ozka in zmerno dlakava. Hipohil je znotraj olivno zelen do rožnat, viscidij pa je lahko le na začetku cvetenja aktiven (Preglednica 1, Slika 6). V Sloveniji jo je Dolinar našel na Goričkem v območju Špic Brega (izvir Velike Krke, kvadrant 9163/1) že 2004 (DOLINAR 2004), leta 2007 sta jo skupaj potrdila (DOLINAR in LIPOVŠEK 2007) na Srebrnem Bregu, gozd zahodno od mejnega prehoda Martinje na

Goričkem, kvadrant 9162/2. Naslednja potrditev Voethove močvirnice je sledila dve leti kasneje v Godenincih, gozd J od zaselka Breg, kvadrant 9563/4 (DOLINAR & ŠENICA 2009). Pregled nahajališč v SV Sloveniji in opis morfoloških značilnosti navajata LIPOVŠEK (2008) in DOLINAR (2010). KUHELJ (2010) v svojem diplomskem delu navaja Voethovo močvirnico v pregledu literature, a je morfometrično ni obdelala, ker je na obravnavanem območju ni našla. Z obiskom Stefana Hertla, epipaktologa iz Nemčije, julija 2013 v Sloveniji, ki je primerke videl in zanikal, da gre za Voethovo močvirnico, se je mnenje o obstoju Voethove močvirnice v Sloveniji pričelo zapletati. Tako kot S. Hertel je pojavnost vrste *E. voethii* v Sloveniji zanikal tudi hrvaški orhidolog Roko Čičmir. V genetsko raziskavo močvirnic iz oblikovnega kroga *E. helleborine* na Goričkem smo vključili zanesljiv primerek *E. voethii* iz Madžarske. V ločeni podskupini znotraj osrednje skupine *E. helleborine* s.s. je madžarski primerek najožje soroden domnevnim primerkom Voethovo močvirnice iz Martinja ter vzorcem iz Čepincev in Lucove. V interpretaciji rezultatov smo zadržani predvsem zaradi hierarhičnega nivoja in relativno centralne pozicije standardnega primerka ter bližje sorodnosti s tipskimi primerki *E. helleborine* s.s.. Glede na obravnavane spremenljivke morfoloških meritev cvetnih znakov smo zgradili posplošeni mešani aditivni model GMM. Struktura modela temelji na morfoloških spremenljivkah morfotipov za taksone *E. helleborine* s.str., *E. voethii*, *E. purpurata*, *E. pontica*, *E. muellerii*, *E. leptochila*, *E. greuteri* ter *E. tallosii*, ki smo jih povzeli iz literature. V strukturo tega modela smo vključili povprečja morfoloških spremenljivk genotipov, ki smo jih obravnavali v nalogi (IVANUŠ 2018). GMM analiza morfoloških značilnosti jasno približa madžarski primerek in dva slovenska primerka povprečju morfoloških značilnosti, ki smo jih povzeli iz literature (MOLNAR in sod. 1996; PERKO 1999; DELFORGE 2006; WUCHERPFENNIG 2006; KUHELJ 2010; ARBEITSKREIS HEIMISCHE ORCHIDEEN BAYERN E.V. 2019).

Problematico parafiletskega ozadja *E. helleborine* v taksonomskem razvrščanju *E. voethii* so potrdili SRAMKÓ in sod. (2019). V filogenetskem drevesu, ki so ga izdelali na podlagi polimorfizma posameznih nukleotidov (SNP polimorfizem), so vzorci *E. voethii* iz Madžarske in Slovaške bližje sorodni, vendar preblizu *E. helleborine* s.s., da bi lahko govorili o samostojni vrsti.

Voethovo močvirnico najdemo v sestoji cera, bukve in gradna, na pretežno nevtralnih tleh, gozdnih robovih in ob potokih. ROBATSCH (1993) navaja, da je Voethovo močvirnico od širokolistne močvirnice na terenu najlažje prepoznati po ozkem, cikcakastem stebelu ter ozkih in dolgih listih, ki so po osrednji žili na

spodnji strani lista porasli s trihomi. Oblika cveta spominja na pontsko močvirnico, predvsem po prostornem, globokem, skledasto oblikovanem hipohilu. Nadalje ROBATSCH (1993) navaja kar 16 prepoznavnih lastnosti. Razlikuje pa se tudi v fenofazi. Na podlagi herbarijskih primerkov je povprečna fenofaza cvetenja sredi julija (BIHARI 2007), cveti pa od konca junija do prvega tedna avgusta. Pontska močvirnica cveti bistveno kasneje (avgust do začetka septembra).

Tudi BATOUŠEK (2005) navaja podobnost s pontsko močvirnico, jasno pa opredeljuje razlike tudi na nivoju oblikovnih značilnosti brazde, ki smo jo opredelili v okviru lastnih analiz (Slika 4). Brazda je trapezasta. Zgornji del brazde je konveksen z osrednjim grebenom, ki jo predeljuje na videz v dva dela. Rob brazde je raven, na sredini zažet, le malo zamaknjen navzven. Staminodiji so ozki, trikotni, na vrhu priostreni. Klinandrij je na zadnji strani močno zažet, proti kljunu plitev (ROBATSCH 1993; BATOUŠEK 2005).

Monofiletski taksoni oblikovnega kroga širokolistne močvirnice

Epipactis greuteri H. Baumann & Künkele

Epipactis greuteri H. BAUMANN & KÜNKELE, Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch., Baden-Württemberg, 13 (3): 344 (1981)

Sin.:

Epipactis flaminia SAVELLI & ALESSANDRINI (1994)

Epipactis greuteri subsp. *flaminia* (SAVELLI & ALESSANDRINI) H. BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ

Epipactis greuteri var. *flaminia* (SAVELLI & ALESSANDRINI) KREUTZ

Taksonomska zgodovina Greuterjeve močvirnice je razmeroma kratka. Čeprav so o najdenih primerkih v Srednji Evropi poročali že vrsto let prej, sta šele leta 1981 vrsto opisala BAUMANN & KÜNKELE na pogorju Pindosa v srednji Grčiji. Na Slovaškem naj bi vrsto našli že leta 1936 v križišču Malá Fatra, leta 1946 v Javorníkyju ter leta 1971 v Pieniny Mts. Na Češkem poročajo celo o herbariziranem primerku *E. greuteri* iz leta 1884, najdenega v gorovju Beskydy. V naslednjih 30 letih so Greuterjevo močvirnico našli na Hrvaškem, v Sloveniji, Italiji, Avstriji, na Češkem, v Nemčiji, na Slovaškem, v Bolgariji ter Romuniji (SZELĄG in sod. 2017). Pojavlja se skoraj izključno v gozdovih s prevladujočo jelko ali smreko ali v mešanih gozdovih z bukvijo. Raste na svežih tleh, z zadostno količino vlage v času cvetenja (ARDELEAN 2011; ARBEITSKREIS HEIMI-

SCHE ORCHIDEEN BAYERN E.V. 2019). V Sloveniji jo najdemo v Kočevskem rogu, na Bohorju, Javornikih iz Kaliča proti Mašunu in Trnovskem gozdu ob cesti iz Male Lazne proti Lokvam (LIPOVŠEK in sod. 2006).

Karakteristične morfološke znake podajamo v Preglednici 1 in Sliki 6.

***Epipactis pontica* Taubenheim, pontska močvirnica**
Epipactis pontica * TAUBENHEIM; Die Orchidee 26 (2): 68 (1975)

Sin.:

Epipactis helleborine subsp. *pontica* (TAUBENHEIM) SUNDERMANN, Eur. Medit. Orch. ed. 3: 41 (1980)

Pontska močvirnica se pojavlja v gorovju Severne Turčije, kjer je bila tudi prvič opisana, okoli Črnega morja, v Italiji, S Grčiji, na Madžarskem, Romuniji, Bolgariji, Češkem, Slovaškem, Sloveniji in V Avstriji. Vrsta raste v polsenčnih do senčnih bukovih gozdovih, lahko pa jo najdemo tudi v notranjosti na relativno temnem rastišču, vezana je predvsem na bukev. Ustrezajo ji nevtralna do rahlo kislila tla (CLAESSENS & KLEYNEN 2011).

V Sloveniji je pontska močvirnica navedena na več lokacijah, največ jih je na Štajerskem (BAKAN 2006; IVANUŠ 2018; Legit JOGAN, BAČIČ, FRAJMAN ŠENICA, neobjavljeni podatki). Podatek za kvadrant 9653/4 v Kamniških Alpah so objavili MARINČEK in sod. (1995). LIPOVŠEK in sod. (2008) navajajo pontsko močvirnico v Mednem pri Ljubljani (kvadrant 9852/4). TONEJEC (2012) navaja pontsko močvirnico ob planinski poti na Veliki vrh, na n.v. 1200 m s približno 10 rastlinami (Slika 11). V Avstriji je vrsta znana le v vzhodnem delu države (Gradiščansko), medtem ko na Avstrijskem Koroškem še ni bila zabeležena (FISCHER in sod. 2008).

Taksonomska uvrstitev pontske močvirnice je bila precej časa negotova. Fenotipsko je podobna senčnemu tipu širokolistne močvirnice in mnogi jo zamenjujejo z *E. voethii* in *E. albensis* (BATOUŠEK 2005). PRESSER (2002) jo uvršča v oblikovni krog širokolistne močvirnice. SRAMKÓ in sod. (2019) navajajo, da imajo primerki pontske močvirnice visoko stopnjo sorodnosti, kar jasno nakazuje, da gre za samoprašni avtogamni takson. Hkrati navajajo, da je upravičeno uvrščena na nivo samostojne vrste.

Morfološki pregled podajamo v Preglednici 1, ki ga slikovno dopolnjuje Slika 6. Od obravnavanih cvetnih znakov bi izpostavili brazdo, ki je štirikotna, blazinasta z režo, ki sega od zgornjega roba po sredini brazde in daje spodaj lijakast videz (Slika 4). Spodnji rob brazde je močno izvihan in sega naprej, v sprednjem pogledu je raven in na sredini očitno zažet (BA-

TOUŠEK 2005; ARBEITSKREIS HEIMISCHE ORCHIDEEN BAYERN E.V. 2019).

***Epipactis muelleri* Godfery, Muellerjeva močvirnica**
Epipactis muelleri GODFERY; J. Bot. (London) 59: 106 (1921)

Sin.:

Parapactis epipactoides W. ZIMMERMANN, Mitt. Bad. Landesver. Naturk. Naturschutz N.F. 1 (9): 32 (1922)
Epipactis latifolia subsp. *muelleri* (GODFERY) Soó, Repert. Spec. Nor. Regni Veg. 24: 35 (1927)
Epipactis latifolia var. *muelleri* (GODFERY) SCHLECHTER, Monogr. Iconogr. Orchid. Eur. 1: 217 (1928)
Helleborine muelleri (GODFERY) BECH., 1936, Bech. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 45: 266.
Epipactis helleborine subsp. *muelleri* (GODFERY) O. BOLÓS, MASALLES & VIGO, Collect. Bot. (Barcelona) 17 (1): 96 (1988)
Epipactis muelleri var. *salutaria* (GODFERY) KREUTZ, Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 26 (2): 38 (2009)
Epipactis viridiflora HOFFMANN ex KROCKER, Fl. Siles. 3: 41 (1814)

Müllerjevo močvirnico je prvi opisal GODFERY v Alpes-Maritimes (Francija) leta 1918. Znana je kot srednjeevropska vrsta. V Evropi je široko razširjena, vendar lokalno in pogosto redko z razdrobljeno in upadajočo populacijo. Do sedaj znana nahajališča so od Pirenejev do srednje Italije, Sardinije, v Sloveniji, na Hrvaškem, Madžarskem, Češkem, Slovaškem in na Poljskem, na severozahodu v Belgiji in južnem delu Nizozemske. Najdemo jo v sestojih rdeče bukve in borovcev, na jasnih, ob poteh, najpogosteje ob robu gozda, saj ima veliko potrebo po svetlobi, redkeje ob potokih. Raste na razmeroma suhih, apnenčastih tleh, na jugu na rahlo vlažnih tleh (FATERYGA in sod. 2013; ARDELEAN in sod. 2018; ARBEITSKREIS HEIMISCHE ORCHIDEEN BAYERN E.V. 2019). V Sloveniji jo najdemo od Istre do Karavank, na Kočevskem, na Bloški planoti, Lisci, Bohorju in na Goričkem (LIPOVŠEK in sod. 2006, IVANUŠ 2018).

Müllerjeva močvirnica je v različnih okoljih zelo spremenljiva vrsta. Zmedo lahko povzroči velikost cvetov, ki se na različnih območjih razlikujejo, prav tako lahko pride do odstopanja v barvi in obliki medene ustne. Zanj je predvsem značilen širok prehod med hipohilom in epihilom. Rob brazde je karakteristično ukrivljen (Preglednica 1, Slika 6). Zaradi morfološke podobnosti z *E. helleborine* taksonomski status *E. muelleri* ni splošno sprejet in zato jo nekateri obravnavajo kot podvrsto *E. helleborine* subsp. *muelleri* GODFERY (FLORA CATALANA 2012; JAKUBSKA-BUSSE in GOLA 2014). Filogenetska analiza SRAMKÓ in sod. (2019) jasno nakazuje samostojen monofiletski takson.

***Epipactis norderiorum* Robatsch**

Epipactis norderiorum ROBATSCH Mitt. Abt. Bot. Landesmus., Joanneum Graz 20: 31–35 (1991)

Vrsta je bila prvič opisana v Avstriji leta 1991 (ROBATSCH 1991). Do sedaj znana nahajališča Nordenove močvirnice so ob reki Muri v Avstriji (Severna Štajerska, Gradiščansko), Sloveniji, na Madžarskem, severni Hrvaški do Zagreba ter v Romuniji (ROBATSCH 1991). Kot vlagoljuba vrsta rada raste predvsem ob stoječih vodnih virih na ilovnato-peščenih tleh ali rahlo kisli silikatni podlagi. Opazimo jo lahko tudi drugje, kjer je zadostna oskrba z vodo, kot je npr. v ilovnatih vlažnih gorskih gozdovih (gorovja Mecsek, Madžarska), v močvirnih gozdovih (Krakovski gozd, Slovenija) ali celo na delno senčnih travnikih z zadostno vlago (Pinkafeld, Avstrija) (HERTEL 2015). Značilni habitati so mešani gozdni sestoji (hrast, oreh, gaber) z gozdnimi vodotoki (ROBATSCH 1991; DELFORGE 2006; HERTEL 2015; ARBEITSKREIS HEIMISCHE ORCHIDEEN BAYERN e.V. 2019). V Sloveniji jo je Jože Kosec najprej odkril v Krakovskem gozdu, nato še v Dobravi pri Brežicah. Na Štajerskem je bila Nordenova močvirnica odkrita ob Blaguškem jezeru (LIPOVŠEK 2008). Istega leta je Marjan Šenica našel še dve novi lokaciji in sicer v Spodnjem Velovleku ob sta-

rem ribniku. Navedel je čez 20 primerkov, ki na tej lokaciji vzcvetijo vsako leto. Druga lokacija je v krajinskem parku v Račah ob poti pri nekdanjem malem ribniku. Lokacijo na poti na Kalvarijo iz Z strani Račjega dvora pri Mariboru je odkril Igor Paušič leta 2014.

Raznolikost Nordenove močvirnice se odraža v velikosti primerkov, zlasti pa v obsegu rdeče obarvanosti cvetov (posebej epihila) ter njihove namestitve. Cvetovi so lahko bolj viseči in manj odprti (Preglednica 1, Slika 6). Običajno jo zamenjujejo z *E. albensis*, *E. moravica*, *E. danubialis*, *E. bugacensis* ali z *E. mecsekensis*, saj so habitatni tipi podobni (ROBATSCH 1991; ARBEITSKREIS HEIMISCHE ORCHIDEEN BAYERN e.V. 2019). Genetska karakterizacija (SRAMKÓ in sod. 2019) je pokazala bližjo sorodnost omenjenih taksonov. Najverjetneje gre v primeru *E. norderiorum*, *E. albensis*, *E. mecsekensis* in *E. tallosii* za eno monofiletsko skupino, kjer lahko posamezne taksone obravnavamo kot različice. HERTEL (2015) v svojem delu navaja 2 tipa Nordenove močvirnice. Za tip A (primerki iz Avstrije) navaja rdečkast epihila z manj vidnimi grbinami, rob epihila je le rahlo zavrt navzgor ali štrleč. Za tip H (primerki iz Madžarske) navaja belkast epihila, z rahlo obarvanimi grbinami, ki sta gladki ter širokim prehodom iz hipohila v epihila.

ZAKLJUČEK

Opredelevanje nekaterih v zadnjih letih opisanih taksonov iz oblikovnega kroga širokolistne močvirnice ostaja izziv. Pri tem je eden izmed ključnih dejavnikov klinalna raznolikost, kjer gre za kompleksne interakcije med osebki in okoljem ter slabo raziskanimi epigenetskimi procesi in ontogenetskimi dejavniki. Vzrok relativno hitre speciacije je prehod v avtogamijo. Znotraj oblikovnega kroga širokolistne močvirnice najdemo številne lokalne različice, ki kažejo nagnjenost k avtogamiji in občasno h kleistogamiji. Različice nakazujejo na začetno speciacijo znotraj genetskega ozadja *E. helleborine* subsp. *helleborine*, ki modelno odraža univerzalnega prednika in prepričljivo parafiletsko vrsto. Zaradi vzajemnega delovanja omenjenih dejavnikov je natančen razpon raznolikosti nekega taksona na sorazmerno ozkem območju težko opredeliti brez na-

tančnih morfoloških meritev v kombinaciji z molekulskimi analizami. Natančnost obstoječega filogenetskega drevesa znotraj rodu *Epipactis* je bistveno izboljšala nedavno objavljena raziskava, ki je s pomočjo določenega nukleotidnega zaporedja nove generacije proučila širok nabor taksonov širom Evrope in Male Azije ter ga zožala na enajst taksonomskih skupin. V prihodnje bi bilo ključno na širšem geografskem območju morfološko raziskati variacijske razpone za vse ključne morfološke znake *E. helleborine* s.s. in sorodnih taksonov. Vse skupaj pa je potrebno podpreti z dodatnimi molekulskimi analizami. Pomen genetskega zapisa v interakciji z epigenetskim ali ekofenotipskim vplivom na fenotip ter partnerstvo z opraševalci in mikoriznimi glivami ostajajo za prihodnost odprti raziskovalni izzivi.

POVZETEK

Oblikovni krog širokolistne močvirnice (*Epipactis helleborine* s.l.) predstavlja taksonomsko zapleteno skupino s široko morfološko raznolikostjo in ožjo genetsko sorodnostjo taksonov. K težavnosti pri določanju taksonov prispevajo še klinalna variabilnost, križanja med različnimi alogamnimi taksoni in prehod nekaterih taksonov k samoopraševanju, ki vodi k začetni speciaciji iz parafiletskega ozadja širokolistne močvirnice.

V preglednem članku izpostavljamo, da je zaradi vzajemnega delovanja omenjenih dejavnikov pri reševanju taksonomskih odnosov ključna uporaba ustrezne kombinacije tako morfoloških kot tudi molekularskih markerjev. Hierarhično razvrščanje močvirnic na nižjih taksonomskih nivojih je med strokovnjaki neenotno in pomanjkljivo proučeno. Raziskovalci želijo z novimi molekularskimi pristopi določanja nukleotidnega zaporedja nove generacije povečati zanesljivost filogenetske sorodnosti in ujeti evolucijski tok speciacije, katere glavni sprožilec je avtogamija.

Prispevek nadalje na podlagi lastnih raziskav in širokega pregleda literature obravnava v Sloveniji ra-

stoče taksone iz oblikovnega kroga širokolistne močvirnice. V ožji krog širokolistne močvirnice umeščamo alogamne taksone, ki so na zgodnji stopnji ločitve od tipske podvrste *E. helleborine* (L.) Crantz subsp. *helleborine*, in sicer sta to postružkova močvirnica [*E. helleborine* subsp. *moratoria* Riech. & Zirnack] in majhna močvirnica [*E. helleborine* subsp. *minor* Engel]. V širšem krogu obravnavamo kratkolistno močvirnico [*E. helleborine* subsp. *orbicularis* (Richter) Klein], Voethovo močvirnico (*E. voethii* Robatsch) in italijansko močvirnico [*E. latina* (Rossi & Klein) B. & H. Baumann]. Monofiletsko avtogamni taksoni, ki jih upravičeno razvrščamo na nivo vrste, so: Greuterjeva močvirnica [*E. greuteri* H. Baumann & Künkele], Müllerjeva močvirnica (*E. muelleri* Godfery), pontska močvirnica (*E. pontica* Taubenheim) in Nordenova močvirnica (*E. norderiorum* Robatsch).

Na podlagi pregleda literature lahko povzamemo, da je oblikovni krog širokolistne močvirnice podvržen evolucijski speciaciji, ki je pod vplivom širokega spektra genotipskih, fenotipskih in okoljskih dejavnikov.

SUMMARY

The Broad-leaved Helleborine aggregate (*Epipactis helleborine* s.l.) represents taxonomic complex group with a wide morphologic diversity and narrow genetic affinity. Determination of taxa can be aggravated by clinal variability, hybridisation among different allogamous taxa and transition of some taxa to autogamy leading self-pollinated taxa to initial speciation from paraphyletic background of the Broad-leaved Helleborine. In the review article we uncover that due to common activity of described factors, the crucial point to solve taxonomic relationship is the employment of adequate combination of morphological as well as molecular markers. Hierarchic classification of *Epipactis* taxa on the lower taxonomic levels remains among researchers non uniform and insufficiently investigated. With the modern molecular approaches based on next-generation DNA sequencing scientists endeavour to increase the certainty of phylogenetic relationship as well as disclose evolutionary run of speciation which remains the chief stimulus of autogamy.

The article further deals with *Epipactis* taxa of Broad-leaved Helleborine aggregate in Slovenia on the

grounds of self-research studies and extensive reviews of literature. The cross-pollinated taxa that are viewed as recent divergents of *E. helleborine* (L.) Crantz subsp. *helleborine* include the Late Helleborine [*E. helleborine* subsp. *moratoria* Riech. & Zirnack] and the Small Helleborine [*E. helleborine* subsp. *minor* Engel]. The wider group of taxa, apparently undergoing incipient speciation, include the Short-leaved Helleborine [*E. helleborine* subsp. *orbicularis* (Richter) Klein], the Voeth's Helleborine (*E. voethii* Robatsch) and the Italian Helleborine [*E. latina* (Rossi & Klein) B. & H. Baumann]. The monophyletic self-pollinated taxa classified at the species level are: Greuter's Helleborine [*E. greuteri* H. Baumann & Künkele], Müller's Helleborine (*E. muelleri* Godfery), Pontic Helleborine (*E. pontica* Taubenheim) and Norden's Helleborine (*E. norderiorum* Robatsch).

On the basis of literature reviews we can summarise that the Broad-leaved Helleborine aggregate taxa remain a subject of evolutionary speciation which is under the influence of wide genetic, phenotypic and environmental factors.

LITERATURA

- AHMADIAN, M., BABAEI, A., AHMADI, N. & RASOLI, O., 2017: Genome size diversity of some species of *Cephalanthera* from Iran. *Caryologia* 70 (3): 206–210.
- ANTONOPOULOS, Z., BERGFELD, D. & TSIFTSIS, S., 2011: *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* RIECH. & ZIRNSACK, a new subspecies for the flora of Greece. *Journal Europäischer Orchideen* 43 (1): 85–98.
- ARBEITSKREIS HEIMISCHE ORCHIDEEN, 2019: Bayern e.V. AHO Bayern e.V., Einblicke in die Gattung *Epipactis*. 8.10.2019. http://www.aho-bayern.de/epipactis/fs_epipactis_1.html
- ARDELEAN, C., 2011: *Epipactis greuteri* (Orchidaceae) a new species for Romanian flora. *Journal Europäischer Orchideen* 43 (3): 527–534.
- ARDELEAN, C., BOCEANU, B. & NICOLIN, A.L., 2018: *Epipactis muelleri* GODFREY and *Epipactis neglecta* (KÜMPEL) KÜMPEL (Orchidaceae) new species for the Romanian flora. *Proceedings of the International Conference in Life Sciences Timisoara*, p. 54–60.
- ARVET-TOUVET, C., 1872: *Essai sur l'espèce et les variétés principalement dans les plantes*: 16p. Imprimerie de Prudhomme, Grenoble.
- AVERYANOV, L.V., AVERYANOVA, E.L. & LAVRENKO, A.N., 1982: Karyo systematic study of orchids (Orchidaceae) on the territory of the Komi ASSR. *Botanicheskii Zhurnal* 67: 1491–1499.
- BAI, C., ALVERSON, W.S., FOLLANSBEE, A. & WALLER, D.M., 2012: New reports of nuclear DNA content for 407 vascular plant taxa from the United States. *Annals of Botany* 110 (8): 1623–1629.
- BAKAN, B., 2006: Slikovni pregled višjih rastlin Prekmurja: prispevek k poznavanju flore Prekmurja. *Razvojni center, Lendava*.
- BATEMAN, R.M., HOLLINGSWORTH, P.M., SQUIRRELL, J. & HOLLINGSWORTH, M.L., 2005: Neottieae: phylogenetics. In: PRIDGEON, A.M., CRIBB, P., CHASE, M.W. & RASMUSSEN, F.N. eds. *Genera Orchidacearum, Epidendroideae*. Oxford: Oxford University Press 4: 487–495.
- BATEMAN, R.M., 2012: Circumscribing genera in the European orchid flora: a subjective critique of recent contributions. *Berichte aus den Arbeitskreisen heimische Orchideen Suppl.* 8: 94–126.
- BATEMAN, R.M., 2012: Circumscribing species in the European orchid flora: multiple datasets interpreted in the context of speciation mechanisms. *Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen Suppl.* 8: 160–212.
- BATEMAN, R.M., 2019: Implications of next-generation sequencing for the systematics and evolution of the genus *Epipactis*, with particular reference to the British Isles. *Kew Bulletin* (in press).
- BATOUŠEK, P. & KEŽLÍNEK, Z., 2002: *Epipactis voethii* ROBATSCH – nový druh autogamického kruštíku pro Českou republiku. *Rozliana, Brno*, 31: 45–46.
- BATOUŠEK, P. & KEŽLÍNEK, Z., 2003: *Epipactis voethii* ROBATSCH – nový druh kruštíku pro Českou republiku. *Zpráva České botanické společnosti, Praga*, 38: 169–176.
- BATOUŠEK, P., 2005: Klíč k určování druhu *Epipactis* ZINN rostoucích na území České republiky. *Rozliana, Brno*.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S., 1981: Beiträge zur Taxonomie europäischer Orchideenarten. *Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch.*, Baden-Württemberg 13 (3): 344.
- BAUMANN, H. & LORENZ, R., 2005: Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideen. *Journal Europäischer Orchideen* 37: 939–974.
- BENNETT, M.D. & LEITCH, I.J., 2005: Plant DNA C-values database. 15.10.2018 <http://www.kew.org/genomesize/homepage>
- BERGFELD, D., 2009: *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* RIECH. & ZIRNSACK, neu für Baden-Württemberg. *Journal Europäischer Orchideen* 41(3/4): 519–528.
- BERGFELD, D. & SISCHKA, N., 2011: *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK auch für Rheinland-Pfalz (SW Deutschland) nachgewiesen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 28 (1): 116–121.
- BERGFELD, D., BAUMANN, H. & BOILLAT, C., 2019: 5. Die Orchideen Baden-Württembergs - Arten, Unterarten und Varietäten mit Text, Bild, Verbreitungskarten. *J. Eur. Orch.* 51 (1-2): 60–268.
- BIDARTONDO, M.I., READ, D.J., TRAPPE, J.M., MERCKX, V., LIGRONE, R. & DUCKETT, J.G., 2011: The dawn of symbiosis between plants and fungi. *Biology Letters* 7 (4): 574–577.
- BIHARI, Z., CSORBA, G., HELTAI, M. & BAGOSI, Z., 2007: Magyarország emlőseinek atlasza. *Madžarski priročnik*.
- BOGUNIC, F., MURATOVIC, E., BALLIAN, D., SILJAK-YAKOVLEV, S. & BROWN, S., 2007: Genome size stability among five subspecies of *Pinus nigra* ARNOLDS. I. *Environmental and Experimental Botany* 59 (3): 354–360.
- BRADSHAW, A.D., 1965: Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115–155.

- BRENAN, J.P.M., 1983: The British flora – a changing picture. *Watsonia* 14: 237–243.
- BRZOSKO, E., WRÓBLEWSKA, A. & TALALAJ, I., 2004: Genetic variation and genotypic diversity in *Epipactis helleborine* populations from NE Poland. *Plant Systematics Evolution* 248: 57–69.
- CAPORALI, E., GRÜNANGER, P., IGUERA, R., MARZIANI, G. & TURATI, S., 2000: Morphometric and molecular analyses of some *Epipactis* taxa in northern Apennines. *Journal Europäischer Orchideen*, Baden-Württ, 32: 609–621.
- CHAS, E. & TYTECA, D., 1992: Un *Epipactis* méconnu de la Flore de France. *L'Orchidophile* 23: 7–16.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J., 1998: Column structure and pollination of *Corallorrhiza trifida* Châtelain (Orchidaceae). *Journal Europäischer Orchideen* 30 (3): 629–637.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J., 2011: The flower of European Orchid. Form and function. Voerendal, Stein, 440 pp.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J., 2012: Bestäubung bei Europäischen Orchideen zwischen Allogamie und Autogamie – einige Beispiele. *Berichte aus den Arbeitskreisen heimische orchideen* 8: 14–32.
- CRANTZ, H.J.N., 1769: *Stirpium Austriarum Fasciculus*, ed. 2. Aucta, Wien, 508 pp.
- DAKSKOBLER, I., 2019: Sukcesijske stopnje v razvoju gozdne vegetacije v krnicah dveh alpskih dolin v Julijskih alpah (severovzhodna Slovenija). *Folia Biologica et Geologica* 60 (1): 101–127.
- DEARNALEY, J.D.W., 2007: Further advances in orchid mycorrhizal research. *Mycorrhiza* 17 (6): 475–86.
- DELFORGE, P., 1994: *Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. Delachaux & Niestlé, Lausanne-Paris.
- DELFORGE, P., 1995: Contribution a la connaissance des orchidees de la province de Burgos (Vieille Castille, Espagne). *Naturalistes Beiges* 76 (Orchid 8).
- DELFORGE, P., 2001: *Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. 2eme 6d. Delachaux et Niestlé, Lausanne, Paris.
- DELFORGE, P., 2005: *Guide des orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. Delachaux & Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P., 2006: *Orchids of Europe, North Africa and the Middle East*. A & C Black Publishers Ltd., London, p. 23–30 and p. 47–86.
- DELFORGE, P., 2016: *Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. 4e édition revue et augmentée. Paris: Delachaux et Niestlé.
- DOLINAR, B., 2010: *Epipactis voethii* K. ROBATSCH. *Hladnikia* 25: 45–67.
- DOLINAR, B., 2015: *Kukavičevke v Sloveniji*. Pipinova knjiga p. 56–83.
- DULUGEAC, R., BOBOCEA, M., SIRBU, C. & OPREA, A., 2019: *Epipactis × schmalhauseni* K. RICHT. (Orchidaceae), a newly identified taxon in Romanian flora. *Journal of Plant Development* 26: 137–146.
- EHLERS, B.K., OLESEN, J.M. & AGREN, J., 2002: Floral morphology and reproductive success in the orchid *Epipactis helleborine*: regional and local across-habitat variation. *Plant Systematics Evolution* 236: 19–32.
- ENGEL, A., 1984: *Epipactis helleborine* var. *minor*. *L'Orchidophile* 63: 664.
- ENGEL, A., 1992: *Epipactis helleborine* ssp. *minor*. *Ann. Sci. Rés. Bios. Vosges* 2: 31.
- ENGEL, R. & QUENTIN, P., 1996: Reflexion sur certains groupes d'Orchidaceae de la flore de France. *L'Orchidophile* 124: 203–205.
- FATERYGA, V.V., KREUTZ, C.A.J., FATERYGA, A.V. & REINHARDT, J., 2013: *Epipactis muelleri* GODFERY (Orchidaceae), a new species for the flora of Ukraine. *Ukr. Bot. J.* 70 (5): 652–654.
- FISCHER, M.A., ADLER, W. & OSWALD, K., 2008: *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol*. 3. Auflage, Land Oberösterreich, Biologiezentrum der OÖ Landesmuseen, Linz, 1392 pp.
- FOLEY, M. & CLARKE, S., 2005: *Orchids of the British Isles*. Colesbourne, Cheltenham GL53 9NP (UK): p. 23–25 and p. 84–95.
- FORDYCE, J.A., 2006: The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *Journal Experim. Biol.* 209: 2377–2383.
- Flora Catalana, 2012: *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *muelleri* (GODFERY) O. BOLO's, Masalles et Vigo. <http://www.floracatalana.net/epipactis-helleborine-l-crantz-subsp-muellerigodfery-o-bolos-masalles-et-vigo>
- GAMARRA, R.G., CELA, P.G. & ALVAREZ DIAZ, S., 2013: *Epipactis distans* ARV.TOUV.- In: *Orquídeas Ibéricas. La familia ORCHIDACEAE en la Península Ibérica e Islas Baleares*. 10.1.2020. <https://www.orquideasibericas.info/genre/epipactis/species/epipactisdistans>
- GIROS (Gruppo Italiano per la Ricerca sulle Orchidee Spontanee) 2016: *Orchidee d'Italia: guida alle orchidee spontanee*. Ed. Il Castello, Cornaredo (MI).

- GLIWA, B. & STUKONIS, V., 2010: *Epipactis distans* in Litauen. Jour. Eur. Orch. 42 (1): 111–126. Global Compendium of Weeds. 21.10.2019. <http://www.hear.org/gcw/scientificnames/scinamee.htm>
- GODFREY, M.J., 1921: A new European *Epipactis*. J. Bot., Lond. 59, p. 101–106.
- GRIEBL, N., 2009: Die Orchideen Istriens und deren Begleitflora. Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen 26 (2): 98–165.
- GRIEBL, N., 2013: Orchideen-wanderungen in Österreich. Germany, p. 61–62, p. 94–100 und p. 182–189.
- GRIEBL, N., 2015: Die Orchideen des “Lykischen Weges” (Anatolien). Journal Europäischer Orchideen 47: 32–64.
- HENNINGS, S., 2019: Notizen zum aktuellen Kenntnisstand von *Epipactis albensis*, *Epipactis atrorubens* subsp. *triploidea* und *Epipactis distans* in Brandenburg. Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 35 (2): 148–178.
- HERTEL, S., 2015: Anmerkungen zu *Epipactis nordeniorum* ROBATSCH. Some notes on *Epipactis nordeniorum* ROBATSCH. Folia Biologica et Geologica 56 (3): 51–56.
- HOLLINGSWORTH, P.M., SQUIRRELL, J. & HOLLINGSWORTH, M.L., 2006: Taxonomic complexity, conservation and recurrent origins of self pollination in *Epipactis* (Orchidaceae). In: BAILEY, J. (ed.) Contributions to taxonomic research on the British and European Flora. BSBI, London, p.27–44.
- ILLYÉS, Z., RUDNÓY, S., QUANPHANIVANH, N. & BRATEK, Z., 2010: The most recent results on orchid mycorrhizal fungi in Hungary. Acta Biologica Hungarica 61 (1): 88–96.
- IVANUŠ, A., URBANEK-KRAJNC, A., LIPOVŠEK, M., ŠIŠKO, M., BOHANEK, B. & LUTHAR, Z., 2015: Genetic analysis and floral morphology of some *Epipactis* taxa from different geographic regions. V: 7th Congress of the Genetic Society of Slovenia and 7th Meeting of the Slovenian Society of Human Genetics, 20-23 September 2015, Rogaška Slatina, Slovenia.
- IVANUŠ, A., 2018: Morfološke in genetske analize posameznih genotipov iz oblikovnega kroga širokolistne močvirnice (*Epipactis helleborine* s.l.) na območju Goričkega. Magistrsko delo. Univerza v Mariboru, Fakulteta za kmetijstvo in biosistemske vede.
- JACQUEMYN, H., VAN DER MEER, S. & BRYN, R., 2016: The impact of hybridization on long-term persistence of polyploid *Dactylorhiza* species. Am. J. Bot. 103 (10): 1829–1837.
- JAKUBSKA, A., 2003: Rodzaj *Epipactis* ZINN na Dolnym Śląsku. Ph thesis, Institute of Plant Biology, University of Wrocław, 189 pp.
- JAKUBSKA-BUSSE, A., 2008: The range and significance of phenotypic plasticity of Broad-leaved Helleborine *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ for taxonomy (Orchidaceae: Neottieae). Polish taxonomical monographs 15: 85–92.
- JAKUBSKA-BUSSE, A., DUDKIEWICZ, M., JANKOWSKI, P. & SIKORA, R., 2009: Mathematical inference of the underground clonal growth of *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ (Orchidaceae, Neottieae). Bot. Helv. 119: 69–76.
- JAKUBSKA-BUSSE, A. & GOLA, E.M., 2010: Morphological variability of Helleborines. I. Diagnostic significance of morphological features in *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ, *Epipactis atrorubens* (HOFFM.) BESSER and their hybrid, *Epipactis* × *schmalhauseni* RICHT. (Orchidaceae, Neottieae). Acta Societatis Botanicorum Poloniae 79 (3): 207–213.
- JAKUBSKA-BUSSE, A. & GOLA, E.M., 2014: Validation of leaf undulation traits in the taxonomy of *Epipactis muelleri* GODFREY, 1921 (Orchidaceae, Neottieae). Plant Syst. Evol. 300: 1707–1717.
- JAKUBSKA-BUSSE, A., JANOWICZ, M., OCHNIO, L. & JACKOWSKA-ZDUNIAK, B., 2016: Shapes of leaves with parallel venation. Modelling of the *Epipactis* sp. (Orchidaceae) leaves with the help of a system of coupled elastic beams. PeerJ 4: 2165.
- JOGAN, N., 2000: Naše orhideje, Ključ za določanje kukavičevk divjerastočih v Sloveniji. Samozaložba, 46 pp.
- JOGAN, N., 2007. *Epipactis*. V: Mala flora Slovenije. Martinčič A. (ur.). Tehniška založba Slovenije, Ljubljana, p. 756–784.
- KLEIN, E. & KERSCHBAUMSTEINER, H., 1996: Die Orchideen der Steirermark. Mitt. Abt. Bot. Landesmus. Joanneum, Graz 23 (24): 46–47.
- KLEIN, E., 1997: *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *orbicularis* (RICHTER) KLEIN comb. Nova, eine xerophile Unterart (Orchidaceae – Neottieae). Phytion, Horn, 37: 71–83.
- KLEIN, E., 2005: Versuch einer Gliederung der Gattung *Epipactis* ZINN (Orchidaceae, Neottieae). Jour. Eur. Orch. 37 (1): 121–130.
- KNIGHT, C.A. & ACKERLY, D.D., 2002: Variation in nuclear DNA content across environmental gradients: a quantile regression analysis. Ecology Letters 5: 66–76.
- KNIGHT, C.A., MOLINARIN, A. & PETROV, D.A., 2005: The large genome constraint hypothesis: evolution, ecology and phenotype. Annals of Botany 95: 177–190.

- KOLANOWSKA, M., 2013: Niche Conservatism and the Future Potential Range of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae). Plos one 8 (10): 1–8.
- KRANJČEV, R., 2005: Hrvatske orhideje. Agencija za komercijalnu djelatnost, Zagreb, p. 72–115.
- KREETZSCHMAR, H., 2013: Die Orchideen Deutschlands und angrenzender Länder finden und bestimmen. 2. Auflage. Wiebelsheim, Germany, p. 10–13 und p. 114–143.
- KREUTZ, K.C.A.J., 2016: Buchbesprechung III Pierre Delforge: Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 33 (2): 146–157.
- KUHELJ, A., 2010: Morfometrična analiza močvirnic (*Epipactis*) na območju Slovenije. Diplomsko delo. Univerza v Ljubljani.
- LEITCH, I.J., KAHANDAWALA, I., SUDA, J., HANSON, L., INGROUILLE, M.J., CHASE, M.W. & FAY, M.F., 2009: Genome size diversity in orchids: consequences and evolution. Annals of Botany 104: 469–481.
- LETI, M., HUL, S., FOUCHÉ, J.G., CHÉNG, S.K. & DAVID, B., 2013: Flore Photographique du Cambodge. Editions Privat, France, 592 pp.
- LINDIG, C. & LINDIG, D., 2012: Nachweis von *Epipactis helleborine* subsp. *orbicularis* in der Region Kalabrien (Süditalien). J. Eur. Orch. 44 (2): 337–348.
- LIPOVŠEK, M., 2001: Nekaj zanimivosti in težav pri določanju podobnih kukavičevk. Proteus 64 (3): 120–127.
- LIPOVŠEK, M., DOLINAR, B., KOSEC, J., PAUŠIČ, I. & KLENOVŠEK, D., 2006: Prispevek k pregledu taksonov iz oblikovnega kroga širokolistne močvirnice (*Epipactis helleborine* s.l.). Annales p. 241–252.
- LIPOVŠEK, M., 2008: Zgodaj cvetoče močvirnice v Sloveniji. Hladnikia 22 (47).
- LIPOVŠEK, M., 2009: močvirnice (*Epipactis*) so zanimiv in zahteven rod v družini divjerastočih orhidej. Proteus 72 (4): 166–174.
- LIPOVŠEK, M., BRINOVEC, T. & BRINOVEC, M., 2017: *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK., a new subspecies of Broad-leaved Helleborine in Slovenia. Hacquetia 16 (1): 13–18.
- LORENZ, R., 2005: Zur Artengruppe von *Epipactis helleborine* (Orchidaceae) in Südtirol (Italien). Gredleriana 5: 103–134.
- LORENZ, R., 2011: Zur Artengruppe von *Epipactis helleborine* (Orchidaceae) in Südtirol (Italien) – Supplement. Gretleriana 11: 45–70.
- MARINČEK, L., SELIŠKAR, A., VREŠ, B. & ZUPANČIČ, M., 1995: Flora in vegetacija Kamniško Savinjskih Alp - inventarizacija, raziskave, kartiranje, naravovarstvene ocene. Biološki inštitut ZRC SAZU, Ljubljana, 42 pp.
- MARTINČIČ, A. & SUŠNIK, F., 1969: Mala flora Slovenije, prva izdaja, Cankarjeva založba, Ljubljana.
- MARTINČIČ, A., WRABER, T., JOGAN, N., PODOBNIK, A., TURK, B., VREŠ, B., RAVNIK, V., FRAJMAR, B., STRGULC KRAJŠEK, S., TRČAK, B., BAČIČ, T., A. FISCHER, M., ELER, K. & SURINA, B., 2007: Mala flora Slovenije, četrta izdaja, Tehniška založba Slovenije, Ljubljana.
- MEILI-FREI, E., 1965: Cytogenetik und cytotaxonomie ein heimischer arten von *Epipactis*, *Listera*, *Neottia* Orchidaceae. Büchler: Waber.
- MOLNAR, A. & ROBATSCH, K., 1996: *Epipactis tallosii* A. MOLNAR et K. ROBATSCH spec. Nova, eine neue *Epipactis*-Art aus Ungarn.
- OGURA-TSUNITA, Y. & YUKAWA, T., 2008: *Epipactis helleborine* shows strong mycorrhizal preference towards ectomycorrhizal fungi with contrasting geographic distributions in Japan. Mycorrhiza 18: 331–338.
- Orchideen Europas, 2019. 16.12.2019. <http://www.orchis.de>
- ÓVÁRI, M., 2019: Orchids in Zala county (Hungary). Studia bot. hung. 50 (1): 135–184.
- PAUŠIČ, I., LIPOVŠEK, M., JAKELY, D., PAVLEC, N., IVAJNŠIČ, D. & KALIGARIČ, M., 2019: Local climate and latitude affect flower form of *Ophrys fuciflora* (Orchidaceae): evidence for clinal variation. Botany Letters, 166 (4): 499–512.
- PELTEKI, N., 2014: Genetic differentiation of the *Epipactis* species (Orchidaceae) in Greece. Aristotle University of Thessaloniki. Faculty of Science. School of Biology. Postgraduate Diploma Thesis, p. 1–65.
- PERAZZA, G. & LORENZ, R., 2013: Orchidee dell'Italia nordorientale. Atlante corologico e guida al riconoscimento. Museo Civico di Rovereto, Edizioni Osiride, p. 49–68.
- PERKO, M.L., 1999: Eine für Kernten neue Orchideensippe. *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *orbicularis* (RICHTER) KLEIN (Syn. *Epipactis distans* ARVET-TOUVET) (Orchidaceae). Carinthia II, 189 (109): 27–32.
- PERKO, M.L. & ROBATSCH, K., 1989: Beiträge zur Orchideenflora Kärntens. Carinthia II, Klagenfurt, 179 (99): 659–667.

- PETIT, R.J., BODÉNÈS, C., DUCOUSSO, A., ROUSSEL, G. & KREMER, A., 2003: Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. *New Phytologist* 161: 151–164.
- PRAT, D., BROWN, S.C. & GEVANDAN, A., 2014: Evolution des Neottieae, apport de la cytométrie an flux. *Cahiers De La Société Française D'orchidophilie* 8: 122–130.
- PRESSER, H., 2002: Orchideen. Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen. Nikol Hamburg.
- PRESSER, H., 2006: Orchideen. Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen. Hamburg.
- PROCHÁZKA, A., MIKITA, T. & JELÍNEK, P., 2017: The Relationship between some Forest Stand Properties and the Occurrence of Orchid is the Central Part of the Moravian Karst Protected Landscape Area.- *Acta Univ. Agriculturae Silviculturae Mendelianae Brunensis* 65 (3): 919–931.
- RAVNIK, V., 1976: Rod močvirnic – (*Epipactis*) v Sloveniji. I. del. *Proteus* 38: 371–373.
- RAVNIK, V., 1984: Orchidaceae. In: A. Martinčič & F. Sušnik: Mala flora Slovenije. Praprotnice in semenke. Državna založba Slovenije, Ljubljana, p. 747–763.
- REDL, K., 2003: Wildwachsende Orchideen in Österreich, faszinierend und schützenswert. 3. Auflage. Eigenverlag, Altenmarkt, p. 310.
- REMPICCI, M., BUONO, S., GRANSINIGH, E. & MAGRINI, S., 2015: *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *orbicularis* (K. RICHT.) E. KLEIN, a new orchid for the flora of latium (Central Italy). *J. Eur. Orch.* 47 (1): 71–76.
- REWICZ, A., REWERS, M., JEDRZEJCZYK, I., REWICZ, T., KOŁODZIEJEK, J. & JAKUBSKA-BUSSE, A., 2018: Morphology and genome size of *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ. (Orchidaceae) growing in anthropogenic and natural habitats. *PeerJ* 6: 5992.
- RICHARDS, A.J., 1982: The influence of minor structural changes in the flower on breeding systems and speciation in *Epipactis* ZINN. (Orchidaceae). In: ARMSTRONG, J.A., POWELL, J.M., RICHARDS, A.J. eds. *Pollination and evolution*. Royal Botanic Gardens, Sydney, p. 47–53.
- RIEHELMANN, A. & ZIRNSACK, A., 2008: *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *moratoria* A. RIEHELMANN & A. ZIRNSACK, eine neue *Epipactis* - Unterart aus der Nördlichen Fränkischen Alb. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 25 (1): 31–58.
- ROBATSCH, K., 1991: *Epipactis norderiorum* K. ROBATSCH, spec. nova, eine neue *Epipactis*-Art aus der Steiermark. *Mitt. Abt. Bot. Landesmus. Joanneum Graz*, 20: 31–35.
- ROBATSCH, K., 1993: *Epipactis voethii* K. ROBATSCH, spec. nova, eine neue *Epipactis* – Art aus Niederösterreich. *Mitt. Abt. Bot. Landesmus. Joanneum Graz*, 21/22: 21–26.
- ROSSI, W. & KLEIN, E., 1987: Eine neue Unterart der *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ aus Mittelitalien: *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ ssp. *latina* W. ROSSI & E. KLEIN subspecies nova. *Die Orchidee* 38 (2): 93–95.
- ROTTENSTEINER, W.R., 2014: Exkursionsflora für Istrien. Verl. Naturwiss. Ver. Kärnten, Klagenfurt.
- SILVESTRE, S., 1983: Numeros cromosomic osparala flora española, p. 295–300. *Lagascalia* 12: 133–135.
- SOUCHE, R., 2004: Les Orchidées sauvages de France grandeur nature. Les créations du Pélican, Vilo, Paris, 340 pp.
- Société Francaise D'orchidophilie Rhone Alpes, 20.12.2016.
<https://www.sfo-rhone-alpes.fr/index.php/les-hybrides/d-epipactis?id=688>
- SRAMKÓ, G., PAUN, O., BRANDRUD, M.K., LACZKÓ, L., MOLNÁR V. A. & BATEMAN, R.M., 2019: Iterative allogamy-autogamy transitions drive actual and incipient speciation during the ongoing evolutionary radiation within the orchid genus *Epipactis* (Orchidaceae). *Annals of Botany* 124 (3): 481–497.
- SZELĄG, Z., BERNACKI, L., PAWELEC, J., STAWOWCZYK, K. & WOLANIN, M., 2017: *Epipactis greuteri* (Orchidaceae) in Poland. *Polish Botanical Journal* 62 (1): 117–121.
- SZLACHETKO, S., 2001: Flora of Polish orchids. MULTICO Oficyna Wydawnicza, Warszawa.
- SQUIRRELL, J., HOLLINGSWORTH, P.M., BATEMAN, R.M., DICKSON, J.H., LIGHT, M.H.S., MACCONAILL, M. & TEBBITT, M.C., 2001: Partitioning and diversity of nuclear and organelle markers in native and introduced populations of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 88 (8): 1409–1418.
- SQUIRRELL, J., HOLLINGSWORTH, P.M., BATEMAN, R.M., TEBBITT, M.C. & HOLLINGSWORTH, M.L., 2002: Taxonomic complexity and breeding system transitions: Conservation genetics of the *Epipactis leptochila* complex (Orchidaceae). *Mol. Ecol.* 1: 1957–1964.
- TALALAJ, I. & BRZOSKO, E., 2008: Selfing potential in *Epipactis palustris*, *E. helleborine* and *E. atrorubens* (Orchidaceae). *Plant Syst Evol.* 276: 21–29.
- TAUBENHEIM, G., 1975: *Epipactis pontica*, Orchidee, Hamburg, 26 (2): 68.
- TĚŠITELOVA, T., TĚŠITEL, J., JERSÁKOVA, J., ŘIHOVÁ, G. & SELOSSE, M.A., 2012: Symbiotic germination capability of four *Epipactis* species (Orchidaceae) is broader than expected from adult ecology. *Am. J. Bot.* 99 (6): 1020–1032.

- TONEJEC, M., 2012: Flora okolice kraja Jezersko (Kamniške alpe, kvadrant 9653/1). Diplomsko delo. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta.
- TRANCHIDO-LOMBARDO, V., ROY, M., BUGOT, E., SANTORO, G., PÜTTSEPP, Ü., SELOSSE, M. & COZZOLINO, S., 2010: Spatial repartition and genetic relationship of green and albino individuals in mixed populations of *Cephalanthera* orchids. *Plant Biol.* 12: 659–667.
- TRANCHIDA-LOMBARDO, V., CAFASSO, D., CRISTAUDO, A. & COZZOLINO, S., 2011: Phylogeographic patterns, genetic affinities and morphological differentiation between *Epipactis helleborine* and related lineages in a Mediterranean glacial refugium. *Annals of Botany* 107: 427–436.
- TYTECA, D. & DUFRÊNE, M., 1994: Biostatistical Studies of Western European Allogamous Populations of the *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ Species Group (Orchidaceae). *System. Bot.* 19 (3): 424–442.
- TYTECA, D., 1995: Multivariate analyses of western European allogamous populations of *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ s.l., with special emphasis on *Epipactis tremolsii* PAU in southeastern France. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 12 (1): 4–49.
- VERLAQUE, R., SEIDENBINDER, M. & REYNAUD, C., 1987: Recherches cytotaxonomiques sur la spéciation en région Méditerranéenne III: espèces aneuploïdes. *Biology and Medicine Journal* 10: 315–346.
- WEIJER, J., 1952: The colour differences in *Epipactis helleborine* (L.) CR. WATS. & COULT. and the selection of the genetical varieties by environment. *Genetica* 26: 1–32.
- WEINZETTL, J., 2006: Ständelwurz / *Epipactis* sowie Sommerwurz / Orobanche und Blauwürger / Phelipanche im Burgenland – Eine Bestimmungshilfe. Graz.
- WUCHERPFENNING, W., 2006: Wie nützlich sind Merkmale des Habitus für die Bestimmung von *Epipactis* – Arten? – 2. *Epipactis distans* subsp. / var. *orbicularis*. *Jour. Eur. Orch.* 38 (3): 625–666.
- ZENKERT, C.A., 1949: The story of an immigrant orchid. *Hobbies* 29 (5): 93–96.
- ZHOU, T. & JIN X.H., 2018: Molecular systematics and the evolution of mycoheterotrophy of tribe Neottieae (Orchidaceae, Epidendroideae). *PhytoKeys* 94: 39–49.

Preglednica 1: Splošni morfološki znaki taksonov znotraj oblikovnega kroga širokolistne močvirnice.
Table: General morphological traits of taxa within the Broad-leaved Helleborine aggregate.

Morfološki znaki	<i>Epipactis helleborine</i> subsp. <i>helleborine</i>	<i>Epipactis helleborine</i> subsp. <i>moratoria</i>	<i>Epipactis helleborine</i> subsp. <i>minor</i>
Višina rastline	(20–)35–90(–130) cm, robustni habitus	35–70 cm, nežen habitus	(5)–20–40(–50) cm, nežen habitus
Steblo	močno; razmeroma debelo, ravno, enotno zelene barve	tanko; v spodnjem delu v nodijih ukrivljeno, pri dnu je temno rožnato, navzgor je svetlo zeleno do skoraj belo obarvano	tanko, svetlo zelene barve, v bazalnem delu lahko temno rožnato obarvano
Stebelni listi			
Število	4–9	(4–)5(–8)	
Velikost	dolžina: (4,5–)6,5–10(–15) cm, širina: (–2,5)3–6(–7,5) cm	dolžina: 7,5–12,5 cm, širina: 3,8–5,9 cm	
Značilnosti	premenjalno nameščeni, po obliki: a) široko jajčasti in na vrhu zašiljeni, usmerjeni navzgor, (b) sulciasti, +/- široki, vodoravno štrleči, poševno zapognjeni, (c) kratki, okrogli, vendar daljši od dolžine internodijev	nasprotno nameščeni, lahko tudi premenjalni; pri dnu podolgovati do jajčasti, proti vrhu sulciasti in pod socvetjem podobni krovnim listom, vodoravni do rahlo viseči, rob je rahlo do zmerno valovit, modro–zelene barve	nasprotno do premenjalno nameščeni, dolgi, ozki, sulciaste oblike, rob rahlo valovit, svetlo zelene barve
Socvetje			
Število cvetov	do 100	9–28(–40)	malo število cvetov
Velikost	dolgo, 20–40 cm	razmeroma kratko, 9–18 cm, 1/3 stebila	
Značilnosti	zgoščeno	rahlocvetno; relativno kratko, zmerno dlakavo	rahlocvetno, zmerno dlakavo
Morfologija cveta			
Pecelj	kratek, napol upognjen; svetlo zelen; pri dnu običajno različno rožnato obarvan	bolj ali manj vodoraven, temnozelen	vodoraven do usmerjen navzgor, zelen z vijoličnim nadihom
Plodnica	nekoliko viseča; hruščaste oblike	podolgovato elipsoidna, vodoravna	vodoravna ali upognjena navzgor (kot pri <i>Cepha-lanthra</i>)
Cvet	sorazmerno veliki; rahlo zvonasti do široko odprti	široko odprti do rahlo kimajoči; do 10 % manjši v primerjavi z <i>E. helleborine</i>	največkrat ne povsem odprt, 14–20 % manjši v primerjavi z <i>E. helleborine</i>
Sepalni listi	zeleni do rožnati	jajčasto sulciasti; zmeraj svetlo zeleni	svetlo zeleni do olivno zeleni, znotraj običajno rahlo rožnati
Petalna lista	belo–rožnata; koničasto jajčasti	koničasto jajčasti; belkasti do svetlo rožnati	belkasta s svetlo rožnato obrobo, do temno rožnata z izrazito žilo
Medena ustna			
Hipohil	zelenkasto bel; skledaste oblike; znotraj rjavkast, redko rdečkast ali zelen	ovalen, znotraj srednje do temno rjav	znotraj temno rjav
Prehod	srednje širok; žlebast	zmerno širok; žlebast	zmerno širok, žlebast
Epihil	belo do zeleno–vijoličen; širši kot daljši; srčasti; konica štrleča ali zavihana nazaj; bradavičasti grbini in osrednji greben so običajno izraziti	srčast; širši kot daljši, konica neizrazita, spodvi-hana; belkast do svetlo rožnat, grbine navadno niso prisotne ali nakazane	bel, konica spodvihana nazaj, grbine prisotne
Čas cvetenja	od julija dalje	konec julija do sredine avgusta; 2 tedna za <i>E. helleborine</i> na istem območju	začetek avgusta (Voges)
Razmnoževanje	alogamna	alogamna	alogamna
Viri	REDL 2003, LIPOVŠEK 2006, MARTINČIČ in sod. 2007, KUHelj 2010, KRETSCHMAR 2013, DOLINAR 2015, RIECHELMANN 2015, AHO Bayern 2019	RICHELMANN & ZIRNSACK 2008, RIECHELMANN 2015, LIPOVŠEK in sod. 2017, AHO Bayern 2018	PRESSER 2002, LETI 2003, LIPOVŠEK in sod. 2006, RIECHELMANN 2015, AHO Bayern 2018

Morfološki znaki	<i>E. helleborine</i> subsp. <i>orbicularis</i>	<i>Epipactis latina</i>	<i>Epipactis voethii</i>
Višina rastline	(15–)60(– 85) cm	35–100 cm	(20–)30–(45) cm,
Steblo	debelo; svetlo zeleno, običajno iz korenike odganja več stebel (do 20)	robustno; razmeroma debelo; spodaj golo belo-zeleno do rdečkasto, zgoraj belo poraslo z dlačicami	habitus majhen do srednje velik; tanko; zeleno; zmerno dlakavo; cikcakasto do rahlo valovito
Stebelni listi			
Število	3–6(– 8)	(3–)6–9(–11)	(3–)4–7
Velikost	krajši do približno tako dolgi kot internodiji	dolžina: 5–9 cm, širina: 4–7 cm	
Značilnosti	okrogli, žličasto zapognjeni, objemajo steblo, pokončno šleči, vsi listi skoraj enako veliki	rumeno zeleni do zeleni; spodaj bolj ali manj zgoščen; vodoravni, spodnja lista ovalna do okrogla; zgornji sulicasti, rob valovit	vodoravni, sulicasti, nekoliko v loku upognjeni nazdol, dolžina 6–10 cm, širina 1–3 cm, zeleni do rumeno-zeleni, z izrazitimi žilami
Socvetje			
Število cvetov	15–40(–70)	10–60	8–15(–30)
Velikost	1/3 višine rastline	1/3 do 1/2 stebra	
Značilnosti	vretenasto; gosto poraščeno z dlačicami	gosto; bolj enostransko	redko; bolj ali manj enostransko; gosto puhasto dlakavo
Morfologija cveta			
Pecelj	vijoličast ali svetlo zelen	rahlo dlakav, z vijoličnim nadihom	zelo dolg (–10 mm), enakomerno ukrivljen, rahlo dlakav in rožnato obarvan
Plodnica	skoraj gola	ozko hruškaste oblike; zelena, rahlo dlakava	dolga in vitka (7,0 x 3,6 mm); rahlo poraščena z dlačicami
Cvet	sorazmerno velik; široko odprti; vodoravno do rahlo povešavi	srednje veliki; zvonasti, podobni <i>E. helleborine</i> ; bolj obarvani; skoraj vodoravno poravnani; zvonasto do široko odprti; alogamna vrsta	majhni; zvonasti; široko odprti
Sepalni listi	belo-zeleni, s starostjo potemnjijo	rumeno-zeleni do vijoličasti	na zunanji strani zeleni, na notranji strani blede zeleni
Petalna lista	znotraj beli do temno rožnati, zunaj rožnati do svetlo rdeči; široko jajčasti	široko jajčasta, blede rožnata do vijolična	na zunanji strani blede zelena do belkasta, do rdeče obarvana, na notranji strani belkasto zelena; robovi rahlo rdečkasti, kot med njima širok (120°)
Medena ustna			
Hipohil	globok, pogosto z zažetim robom; na notranji strani temno rjav, redko zelen	spremenljive oblike (kotliček); na zunaj bel, blede zelen do rdečkast; v notranjosti zeleno-rjav do črno-rjav	globok; skledaste oblike; zunaj blede zelen; znotraj svetlo rjav-rdečkasto rjav do olivno zelen
Prehod	ozež; žlebast (v obliki črke U)	srednje širok	razmeroma ožek
Epihil	enako dolg kot širok; vijolična črta na sredini, na bazi sta prisotni grbini, ki sta manj izraziti, pogosto svetli, osrednji greben je izrazit	okroglast do srčast; konica upognjena nazaj; belkast, zelenkast ali rožnat; na bazi sta prisotni dve rahli bradavičasti grbini, po sredini je greben	srčast; koničast, na robu valovit, konica rahlo upognjena nazaj, enako dolg kot širok, blede rožnat, grbine so plitve, neizrazite
Čas cvetenja	2–4 tedne prej kot širokolistna močvirnica	približno 4 tedne prej kot <i>E. helleborine</i>	julij, malo pred <i>E. helleborine</i>
Razmnoževanje	alogamna in avtogamna	alogamna	avtogamna
Viri	REDL 2003, LIPOVŠEK in sod. 2006, WUCHERPFENIG 2006, JOGAN 2007, KUHELJ 2010, AHO Bayern 2019, OVARY 2019	LIPOVŠEK in sod. 2006, KUHELJ 2010, DOLINAR 2015, AHO-Bayern 2019	ROBATSCH 1993, REDL 2003, BATOUŠEK 2005, DELFORGE 2006, LIPOVŠEK 2008, DOLINAR 2015

Morfološki znaki	<i>Epipactis greuteri</i>	<i>Epipactis pontica</i>	<i>Epipactis muelleri</i>	<i>Epipactis norderiorum</i>
Višina rastline	srednje velika; 20–80 cm	drobna; (10–)15–20(–32) cm	vitka; srednje velika; (15–)25–40(–50) cm	srednje velika; 15–38(–50) cm
Steblo	srednje debelo do debelo; rahlo naprej in nazaj upognjeno; puhasto poraščeno	tanko; zeleno do rjavkasto; redko dlakavo	pokončno; upognjeno naprej in nazaj; spodaj zeleno	na spodnjem delu rdečkasto ali vijolično
Stebelni listi				
Število	2–4	2–4(–5)	5–7(–10)	2–3
Velikost	dolžina: 6,5–9 cm, širina: 1,5–3,5 cm	dolžina 4,5–8,5 cm, širina: 1–2,5 cm	dolžina: 3–12 cm, širina: 1,5–4 cm	/
Značilnosti	ovalne do suličasto-jajčaste oblike	ovalni do podolgovati; vodoravni do rahlo navzgor širleči, rob listov je valovit	enakomerno porazdeljeni; zgoščeni pri dnu	okrogli, ovalni ali ovalno-suličasti; vodoravno štrleči
Socvetje				
Število cvetov	–35	5–10(–14)	(7–)10–30(–45)	5–11(–22)
Velikost	1/3 do 1/2 stebela	kratko, 1/6 do manj kot 1/2 stebela	1/4 do 1/2 stebela; 5–20(–28) cm	/
Značilnosti	podolgovato, precej enostransko	redko; pogostejše enostransko poraščeno	bogato cvetoča	redko; enostransko; vreteno rahlo dlakavo
Morfologija cveta				
Pecelj	zelo dolg (–1 cm); zelen	rahlo poraščen z dlačicami; zelen	rahlo poraščen z dlačicami; svetlo zelen	škratlato do bronasto obarvan
Plodnica	vitka; podolgovata; rahlo poraščena	jajčasta do zaobljena; zelena, rahlo poraščena z dlačicami	sedeča; podolgovata	podolgovata; debelejša ob cvetenju; skoraj gola
Cvet	zvonasti; srednje veliki; široko odprti, vodoravno usmerjeni do rahlo viseči	majhni; zelenkasti; skoraj vodoravno razporejeni; viseči; avtogamna vrsta, v primeru suše tudi pojav kleistogamije	srednje veliki; zvonasto do široko odprti; vodoravno usmerjeni	razmeroma majhni; vodoravno nameščeni; pol-odprti oz. zmerno široko odprti
Sepalni listi	ovalni do jajčasti; zelenkasti, redko rahlo rožnati	podolgovato ovalni; zeleni	rumenkasto zeleni do temno zeleni	zelenkasti z rjavim poprhom
Petalna lista	belo-zelena; koničasta	manjša od sepalnih listov; svetlo zelena	svetlo zelena, redkeje rahlo rožnata	rožnata s temnejšimi žilami; zelenkasto središče
Medena ustna				
Hipohil	razmeroma velik; oblika izbočene skodelice; zunaj belkasto-zelen, znotraj zeleno-rumen do rjav	skoraj okrogel do vzdolžno ovalen; na zunanji strani zelenkasti, znotraj zelen do rjav	raven; zunaj belkasto zelen ali rahlo roza; znotraj blede do svetlo rjav, močno rdeč, rdečo rjav ali črn	okrogel in globok; znotraj svetlo do temno rjav
Prehod	širok s širokim ovrtnikom	sorazmerno širok; žlebast (v obliki črke U)	zelo širok	zelo ozek; oblika črke U; ovrtnik zmerno širok
Epihil	trikotne oblike; konica nazaj upognjena; enakomerno valoviti robovi	okrogel do prečno ovalen, krajši od širine, zeleno-bel	širši kot daljši; srčasti; upognjen proti konici	kremno bel do rožnat; robovi obrnjeni navzgor
Čas cvetenja	konec julija in avgusta; pred <i>E. helleborine</i>	precej pozno; po razcvetu <i>E. helleborine</i>	konec junija do konca julija, pred <i>E. helleborine</i>	konec julija in v avgustu
Razmnoževanje	avtogamna	avtogamna (kleistogamna)	avtogamna (kleistogamna)	avtogamna
Viri	REDL 2003, DELFORGE 2006, LIPOVŠEK in sod. 2006, PETROVA & VENKOVA 2008, ARDERLEAN 2011, AHO Bayern 2019	REDL 2003, BATOUŠEK 2005, DELFORGE 2006, LIPOVŠEK in sod. 2006, DOLINAR 2015, AHO Bayern 2019	GODFREY 1921, BATOUŠEK 2005, BAUMANN & LORENZ 2005, LIPOVŠEK in sod. 2006, FATERGYA in sod. 2013, DOLINAR 2015, ARDELEAN in sod. 2018, AHO Bayern 2019	ROBATSCH 1991, REDL 2003, DELFORGE 2006, LIPOVŠEK in sod. 2006, DOLINAR 2015, HERTEL 2015, AHO Bayern 2019

PRIPOMBA UREDNIŠTVA OB OBJAVLJENEM ČLANKU »RAZNOLIKOST
MORFOLOŠKIH LASTNOSTI IN TAKSONOMSKI KONCEPTI OBLIKOVNEGA KROGA
ŠIROKOLISTNE MOČVIRNICE *EPIPACTIS HELLEBORINE* (L.) CRANTZ«.

Članek bralca opozarja na trenutna spoznanja posameznikov, ki se ukvarjajo z rodом močvirnic. Taki prispevki dajo vpogled v spoznanja, ki temeljijo na izkušnjah večletnih raziskav in nudijo izhodišče za nova odkritja in nove načine raziskav, morda na terenu, vsekakor pa v laboratorijih s pomočjo genetskih ali še drugačnih analiz. Prispevek lahko vzpodbudi raziskovalce drugih področij, da poiščejo odgovore, ki zanimajo tudi druge strokovnjake. Na primer vprašanje mikorize in sožitja širokolistne močvirnice z drugimi rastlinami. Prispevek je zanimiv tudi zato, ker se v rodovih orhidej postavlja vedno več vprašanj, ne samo o sistematiki, marveč tudi drugih spremembah, ki vplivajo na orhideje. Na primer klimatske spremembe, izginjanje posameznih vrst in še kaj ... Tudi zato, ker je rod močvirnic, prav v oblikovnem krogu širokolistne močvirnice, eden najbolj zapletenih v družini orhidej. Prispevek te vrste predstavlja temo, ki se pri nas redko pojavlja v revijah. Zadnji prispevki, ki se jih spomnimo v *Folia biologica et geologica* so prispevki v zvezku 56/3 (2015), posvečenem prof. dr. Vladu Ravniku ob njegovi devetdesetletnici. Enega od prispevkov o genusu *Epipactis* je napisal Stefan Hertel, o pripombah k taksonu *Epipactis norderiorum*.

Razlog za komentar je tudi ta, da pogrešamo konstruktivno kritiko že objavljenih prispevkov v naših revijah (ne samo v *Folia biologica et geologica*). Menimo, da se strokovnjaki iz posameznih področij premalo oglašajo takrat, kadar gre za botanične posebnosti ali odkritja taksonov. Avtorji tega članka in uredništvo upamo, da bo objavljeni članek rodu *Epipactis* vzpodbudil strokovno razpravo o tej zanimivi tematiki.

Uredništvo