

O filogenezie i systematyce rodziny widłakowatych *Lycopodiaceae sensu lato* – przegląd piśmiennictwa

Phylogeny and systematics of the family *Lycopodiaceae sensu lato* – a review

WOJCIECH SZYPUŁA

W. Szypuła, Zakład Biologii i Botaniki Farmaceutycznej, Warszawski Uniwersytet Medyczny, ul. Banacha 1, 02-097 Warszawa;
e-mail: wszypuła@wum.edu.pl

ABSTRACT: Interest in the taxonomy of clubmosses has substantially increased in recent years and together with these studies, efforts towards a correct classification of this ancient group of plants have also progressed. Some taxonomic changes within Lycopodiales since the first edition of *Species Plantarum* (Linnaei 1753) to the contemporary papers based on molecular phylogeny are summarized. Selected problems from the taxonomy and nomenclature of some groups of the order Lycopodiales are discussed in this paper.

KEY WORDS *Lycopodiaceae*, *Huperziaceae*, widłaki, filogeneza

Wstęp

W trakcie badań botanicznych i fitochemicznych niektórych gatunków z rodziny *Lycopodiaceae sensu lato* zetknąłem się z różnymi problemami dotyczącymi ich systematyki i filogenezy. Chociaż odpowiednie piśmiennictwo odnoszące się do niniejszych roślin jest dosyć obszerne, to rozproszone i często niełatwe do zdobycia. Dotyczy to również chronologii badań, począwszy od pierwszego wydania *Species Plantarum* Linneusza (1753), po współczesną filogenezę molekularną. Okazuje się, że również dziś nie ma syntetycznych i szczegółowych opracowań dotyczących aktualnego systemu widłakowatych z *Lycopodiaceae s.l.* Ten stan przyczynia się do częstego stosowania błędnej systematyki i/lub

Szypuła W. 2013. O filogenezie i systematyce rodziny widłakowatych *Lycopodiaceae sensu lato* – przegląd piśmiennictwa. *Acta Botanica Silesiaca* 9: 25–56.

nomenklatury dla różnych taksonów widłakowatych. Dziś w wielu opracowaniach botanicznych, kluczach i monografiach zamiennie i nierzadko źle stosowany jest podział na *Lycopodiaceae s.s.* i *Lycopodiaceae s.l.* Niewyraźne kryteria wyróżniania nowych rodzajów zaowocowały wzrostem względnej liczby taksonów, wprowadzając niepotrzebny zamęt.

W piśmiennictwie naukowym ostatnich lat znacznie wzrosła liczba prac bezpośrednio lub pośrednio związanych z widłakami z rodziny *Lycopodiaceae s.l.* Są one obiektem zainteresowania botaników, biochemików i fitochemików. Najwięcej opublikowanych prac odnosi się do problemów filogenezy i systematyki oraz badań biologicznych alkaloidów widłakowatych. Ponieważ są to zagadnienia aktualne, a szerzej znane jedynie niewielkiej grupie botaników, interesujące i pożyteczne będzie streszczenie wiadomości o poglądzie na systematykę i filogenezę tej grupy roślin. Niniejszy przegląd daje krótką charakterystykę widłaków z rodziny *Lycopodiaceae s.l.* oraz przedstawia wybrane fragmenty bogatej historii poznawania tej grupy roślin od najstarszych po prace prezentujące ostatnie wyniki uzyskane z wykorzystaniem markerów molekularnych. Uwzględniono także dostępne piśmiennictwo polskie od czasów Marcina z Urzędowa (1595) i Szymona Syreniusza (1613).

1. Wiadomości ogólne

Do rodziny widłakowatych *Lycopodiaceae s.l.* należy mikrofilowa grupa roślin, których sporofity charakteryzują się wytwarzaniem jednakowych zarodników (tzw. widłaki jednakozarodnikowe). Widłaki to najstarsze istniejące zarodnikowe rośliny naczyniowe. Ich najwcześniejsze szczątki kopalne znane są z okresu dewonu (około 350 milionów lat temu) lub nawet z późnego syluru (rodzaj *Baragwanathia*) (Hueber 1983; Garratt i in. 1984; Gensel, Berry 2001; Wikström, Kenrick 2001). Okresem największej różnorodności gatunkowej widłaków była druga połowa ery paleozoicznej, zwłaszcza okres węglowy - karbon (Gensel 1992; Stewart, Rothwell 1993; Szweykowska, Szweykowski 2006). Ówczesne lepidofity i sygilarie były wysokimi drzewami lub bylinami i obok kalamitów przez ponad 40 mln lat tworzyły formacje roślinne, z których powstały złoża węgla kamiennego. Choć ich istniejący dziś potomkowie są raczej małymi i niepozornymi roślinami, prastarym typem budowy nie różnią się bardzo od staropaleozoicznych form, takich jak *Drepanophycus*. Znane są liczne szczątki kopalne, pochodzące z okresu pomiędzy dewonem, a współczesnością, przypominające dzisiejszych przedstawicieli rodzaju *Lycopodium* (Gensel 1992; Stewart, Rothwell 1993; Szweykowska, Szweykowski 2006). Rekonstrukcja filogenezy głównych kładów roślin naczyniowych wskazuje na podstawową dychotomię, rozdzielającą widłaki (*Lycopodiophyta*) od kladu

Euphyllophyta, obejmującego wszystkie pozostałe rośliny naczyniowe (Raubeson, Jansen 1992; Kenrick, Crane 1997a, b). Według Stewarta i Rothwella (1993) linia rozwojowa Rhyniopsida – Zosterophyllopsida zapoczątkowała ewolucję Lycopodiales, natomiast widłaki różnozarodnikowe: Selaginellales i Isoëtals – kontynuują linię ewolucyjną Rhyniopsida – Protolepidodendrales.

Wszystkie dzisiejsze widłaki wykazują stosunkowo małą różnorodność oraz stanowią mniej niż 1% współczesnej flory (Wikström, Kenrick 2001). Współcześni przedstawiciele widłaków to dwa główne kłady: jednakozarodnikowe Lycopodiaceae *s.l.* oraz różnozarodnikowe Selaginellaceae i Isoëtaceae. Chociaż są to rośliny bardzo zróżnicowane i praktycznie kosmopolityczne, rodzinę Lycopodiaceae *s.l.* uznaje się za monofiletyczną. Podczas gdy w przeszłości wszystkie gatunki widłaków umieszczano w jednym rodzaju *Lycopodium*, ostatnio

Tabela 1. Kluczowe cechy najważniejszych grup współczesnych widłaków na podstawie opracowań Hackneya (1950), Blackwooda (1953), Bierhorsta (1971), Pacyny (1972a), Rutkowskiego (2004) oraz Arana i Øllgaard (2012).

Table 1. Fundamental features of the most important groups of present lycopods according to Hackney (1950), Blackwood (1953), Bierhorst (1971), Pacyna (1972a), Rutkowski (2004), and Aran and Øllgaard (2012).

	Wybrane, najważniejsze cechy morfologiczne rodziny	Wybrane, najważniejsze cechy morfologiczne głównych rodzajów rodziny
Huperziaceae	Rośliny naziemne lub epifity. Łodyga zwykle krótka lub wydłużona, wzniesiona, wyprostowana, czasami zwisająca lub opadająca, nie płózca się i dzieląca się <u>izodychotomicznie</u> , liście zarodnikowe podobne do płonnych, fotosyntezujące, nie tworzą kłosa.	Wszystkie pędy wzniesione. Na pędach zwykle rozmnożki ze sztywnymi rozszerzonymi liśćmi, zarodniki o wklęsłych ścianach w części środkowej i o uciętych, zaokrąglonych narożnikach, $n=66-68, 132$. <u>Rodzaj <i>Huperzia</i> Bernh.</u>
		Pędy zwisające i opadające lub/i wzniesione. Często epifity, niewytwarzające rozmnożek, zarodniki o wypukłych ścianach i płaskich lub ostrych narożnikach, $n=132, 136, 138, 170$. <u>Rodzaj <i>Phlegmariurus</i> Holub</u>
		Niewielkie byliny o wysokości 4-7 cm, ograniczone zasięgiem do Australii, Nowej Zelandii i Tasmanii. Sporofity tworzą podziemne bulwki, umożliwiające przetrwanie okresów susz i wytwarzające silnie skrócony pęd z rozetą do 10 igiełkowato-szydlastych liści, a w okresie zarodnikowania skrócony trzonek zakończony kłosem zarodnikowym, $2n=510$. <u>Monotypowy rodzaj z gatunkiem <i>Phylloglossum drummondii</i> Kunze</u>

Lycopodiaceae	<p>Rośliny naziemne. Łodyga z pędami rozgałęziającymi się <u>anizodychotomicznie</u>, pełzającymi lub łukowato wygiętymi i wznoszącymi się z krótkimi odgałęzieniami, a te pełzające lub wyprostowane, liście zarodnionośne zwykle odmienne od płonnych, nie fotosyntezujące, często zebrane w szczytowe kłosa.</p>	<p>Łodygi czołgające się, czasami rozgałęzione z wzniesionymi odgałęzieniami, liście asymilacyjne jednego typu, podobne do siebie, liście zarodniowe podobne do asymilacyjnych tworzące mało wyraźny kłos, a ten wyprostowany na szczycie pędów, n=78.</p> <p><u>Rodzaj <i>Lycopodiella</i> Holub</u></p>
		<p>Łodygi czołgające się, także rozgałęzione z wyprostowanymi odgałęzieniami, liście asymilacyjne na pędach płozących zróżnicowane z wyraźnie dłuższymi bocznymi niż środkowymi, płasko ustawione na łodydze, n=35.</p> <p><u>Rodzaj <i>Pseudolycopodiella</i> Holub</u></p>
		<p>Kłosa zarodnionośne delikatne, zwisające na kilkukrotnie rozgałęzionych szypułkach, n=55.</p> <p><u>Rodzaj <i>Palhinhaea</i> Vasc. et. Franco</u></p>
		<p>Łodygi czołgające się do ponad 1 m długości, z licznymi wzniesionymi pędami płonnymi i zarodnionośnymi, liście równowąsko-lancetowate do 10 mm długości, zarodniowe odmienne, jajowate z błoniastym, ząbkowanym brzegiem, zestawione w bardzo wyraźne szczytowe kłosa zarodnionośne, n=34 (w rodzaju <i>Austrolycopodium</i> Holub, n=30–32).</p> <p><u>Rodzaj <i>Lycopodium</i> L.</u></p>
		<p>Łodygi czołgające się z krótkimi wznoszącymi się pędami, liście zarodnionośne wyraźnie odmienne od płonnych, trofofile łuskowate, małe, w 4 rzędach, naprzeciwległe na wzniesionych pędach, często odmiennego kształtu i wielkości, łodygi na przekroju 4-kanciaste lub spłaszczone, kłosa zarodnionośne siedzące, na krótkich lub długich szypułkach, n=23.</p> <p><u>Rodzaj <i>Diphasiastrum</i> Holub</u></p>

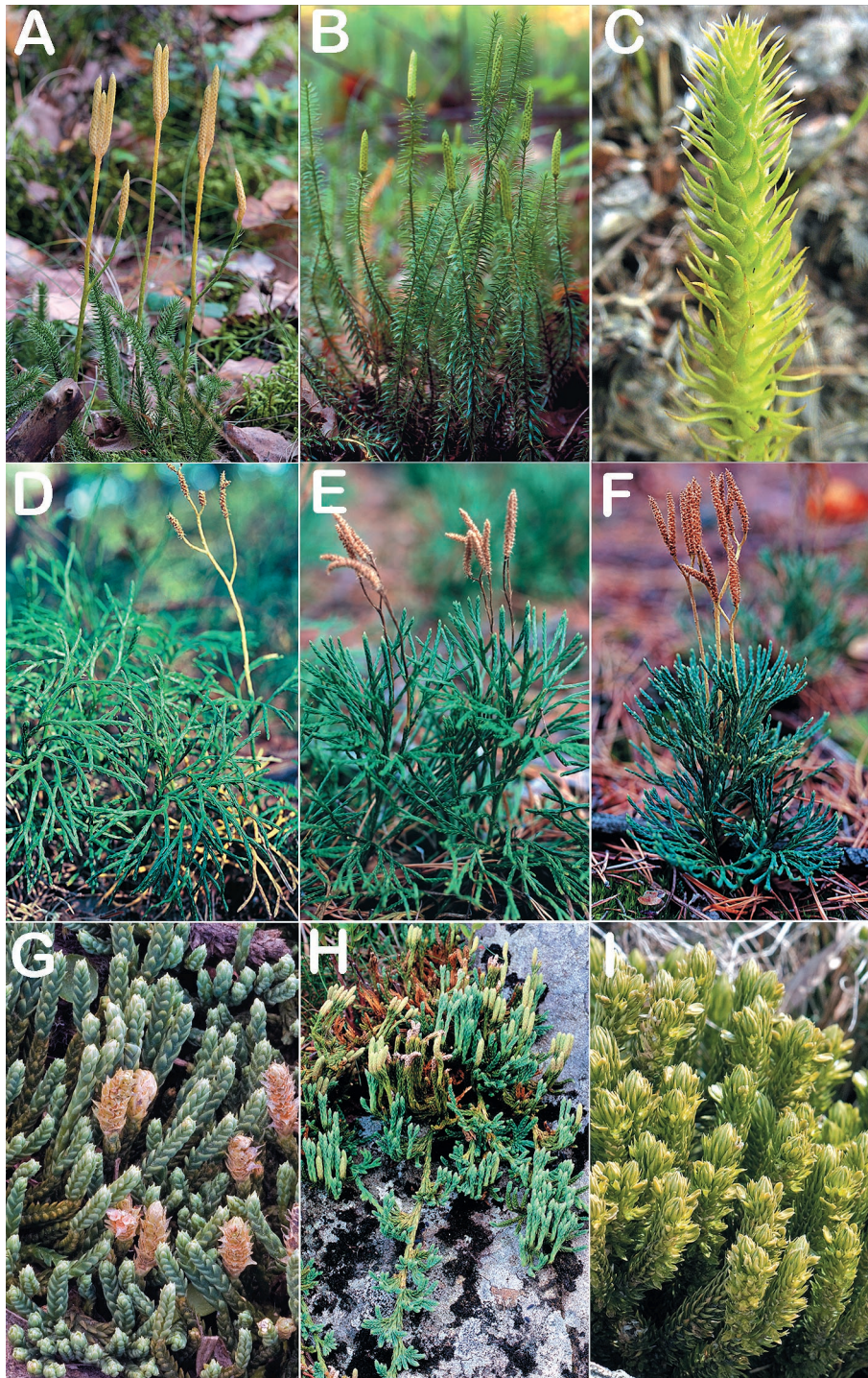
wyróżnia się 2 - 16 rodzajów (Øllgaard 1987; Wagner, Beitel 1993; Haines 2003). W Europie rosną przedstawiciele czterech rodzajów: *Diphasiastrum*, *Huperzia*, *Lycopodium* i *Lycopodiella* (Valentine, Moore 2007). Zgodnie z ustaleniami Holuba (1985) wszystkie współczesne rodzaje rodziny Lycopodiaceae *s.l.* liczą w przybliżeniu 680 gatunków. Według Øllgarda (1987, 1992) całkowita liczba gatunków w rodzinie nie jest pewna, ale szacunkowo podaje się 350. W internecie jest zamieszczona lista gatunków wraz z synonimami, sporządzona przez M. Hasslera i B. Swale'a – Checklist of Ferns and Fern Allies

(<http://homepages.caverock.net.nz/~bj/fern/list.htm>). Zawiera ona wykaz 483 gatunków, spośród których 394 należy do rodzaju *Huperzia*, 54 do *Lycopodium*, a 38 to przedstawiciele rodzaju *Lycopodiella*. Monotypowy rodzaj *Phylloglossum* zawiera jeden gatunek – *P. drummondii*. W tabeli 1 zestawiono najważniejsze cechy charakterystyczne dla głównych grup widłaków współczesnych. Ponieważ tylko niektórzy badacze podają, na jakiej cesze oparli swoje poglądy na systematykę i taksonomię widłaków warto, aby czytelnik zdawał sobie sprawę, jakimi cechami mogą różnić się ich poszczególne taksony.

2. Widłakowate w okresie od Linneusza do Øllgaard i Holuba

W I wydaniu *Species Plantarum* Linneusza (1753) opisane są 24 gatunki należące do *Cryptogamia Musci* i rodziny Lycopodiaceae L. Na obszarze Polski występuje 6 z nich: widłak goździsty *Lycopodium clavatum* L., widłak jałowcowaty *Lycopodium annotinum* L., widłak alpejski *Lycopodium alpinum* L. [*Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub], widłak (widłaczek) torfowy *Lycopodium inundatum* L. [*Lycopodiella inundata* (L.) Holub], widłak (widlicz) spłaszczony *Lycopodium complanatum* L. [*Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub] oraz widłak wroniec (wroniec widlasty) *Lycopodium selago* L. [*Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.] (Ryc. 1). W V wydaniu *Species Plantarum* (Linné 1810) zamieszczono wykaz 92 gatunków należących do grupy widłaków jednako- i różnozarodnikowych. Według Holuba (1964, 1975) autorami pierwszego podziału linneuszowskiego rodzaju *Lycopodium* byli Necker (Elem. Bot. 3: 335, 1791) oraz Palisot de Beauvois (1805). Pierwszy z wymienionych wyróżnił dwa „*species naturales*” - *Lycopodium* i *Acopodium*, drugi natomiast zaproponował podział *Lycopodium* na rodzaje *Plananthus* Pal. Beauv. oraz *Lepidotis* Pal. Beauv. Zgodnie z ustaleniami Holuba (1964, 1975) do ówczesnego rodzaju *Plananthus* należały gatunki zaliczane do dzisiejszych rodzajów: *Huperzia* Bernh. (wcześniej *Plananthus* Pal. Beauv.), *Lycopodiella* Holub oraz *Selaginella* Pal. Beauv. Rodzaj *Lepidotis* obejmował taksony należące do współczesnych rodzajów: *Phlegmariurus* Holub, *Lycopodium* L., a także *Diphasiastrum* Holub.

W latach 1800 – 1806 Bernhardt wprowadził do piśmiennictwa botanicznego rodzaj *Huperzia* Bernh. Nazwa ta nawiązywała do nazwiska botanika Johannesa Huperza (Piękoś-Mirkowa, Mirek 2003). W pracy *Tentamen alterum filices in genera redigendi* Bernhardt (1801) wymienił także nazwę *Huperzia selago*. Jednak pierwsze próby wyodrębnienia z rodzaju *Lycopodium* widłaka wronca *L. selago* i jemu zbliżonych gatunków są widoczne w *Historia Muscorum* napisanej przez Dilleniusa i wydanej w 1741 roku (Wilce 1965).



W dziele „Monographie de la famille des Lycopodiacees” Spring (1842, 1849) podtrzymał jeden rodzaj *Lycopodium* L., usuwając ostatecznie z niego inne, niebędące widłakami gatunki. W tym samym czasie Presl (1845) na podstawie własnych badań wyróżnił dalsze nowe rodzaje – *Stachygynandrum* [z gatunkiem *Stachygynandrum complanatum* (L.) C.Presl = *Lycopodium complanatum* L.] oraz monotypowy *Diphasium* C. Presl. (z gatunkiem *Lycopodium jussiaei*). Holub (1975a) uważa, że Presl wykorzystał nazwę *Stachygynandrum*, utworzoną przez Palisota de Beauvois dla grupy gatunków należących do Selaginellaceae. Presl (1845), nie powołując się na autora nazwy, utworzył własny rodzaj o tym samym brzmieniu, zaliczając do niego między innymi *Lycopodium complanatum* [= *Stachygynandrum complanatum* (L.) C.Presl]. Według Holuba (1975a) fakt ten został źle zinterpretowany przez następnych systematyków widłakowatych, także Rothmalera (1944). Rothmaler (1944) wprowadził i utrwalił w literaturze botanicznej błąd, zaliczając do monotypowego według Presla (1845) rodzaju *Diphasium* C. Presl liczne gatunki, w tym przedstawiciela rodzaju *Stachygynandrum* – *Lycopodium complanatum* [*Stachygynandrum complanatum* (L.) C.Presl].

W 1887 roku Baker na podstawie wyników porównawczych badań morfologii sporofitów 94 gatunków widłaków zaproponował podział rodzaju *Lycopodium* L. na 4 podrodzaje: 1) *Lycopodium* subgen. *Selago* (z grupami gatunków *H. selago* oraz *L. taxifolium*); 2) *L.* subgen. *Subselago*; 3) *L.* subgen. *Lepidotis* (z grupami gatunków *L. inundata*, *L. phlegmaria*, *L. cernuum*, *L. clavatum*, *L. laterale*), a także 4) *L.* subgen. *Diphasium*. Baker (1887) zmienił także status rodzaju *Diphasium* sensu Presl (1845) do poziomego podrodzaju z *Lycopodium jussiaei* w jednej grupie oraz taksonami morfologicznie związanymi z *L. complanatum* w drugiej grupie.

Wraz z poznaniem gametofitów niektórych gatunków widłaków były podejmowane próby zastosowania wiedzy o ich budowie do ulepszenia systemu klasyfikacji tych roślin (Bruchmann 1885, 1908; Goebel 1887; Treub 1884, 1886; Lang 1899). Pritzel (1900) po rewizji wcześniejszych badań utrzymał 1 rodzaj *Lycopodium* L., jednak podzielony na dwa podrodzaje: *Urostachya* (z *Selago*

Fot. 1. (z lewej). Polskie gatunki widłaków z rodziny Lycopodiaceae s.l.: A. *Lycopodium clavatum*, B. *Lycopodium annotinum*, C. *Lycopodiella inundata*, D. *Diphasiastrum complanatum*, E. *Diphasiastrum zeilleri*, F. *Diphasiastrum tristachyum*, G. *Diphasiastrum alpinum*, H. *Diphasiastrum issleri*, I. *Huperzia selago*. (fot. W. Szypuła).

Fig 1. (left). Polish species of the family Lycopodiaceae s.l.: A. *Lycopodium clavatum*, B. *Lycopodium annotinum*, C. *Lycopodiella inundata*, D. *Diphasiastrum complanatum*, E. *Diphasiastrum zeilleri*, F. *Diphasiastrum tristachyum*, G. *Diphasiastrum alpinum*, H. *Diphasiastrum issleri*, I. *Huperzia selago* (photo W. Szypuła).

Spring i *Phlegmaria* Baker), a także *Rhopalostachya* (*Lycopodium* s.s.) z trzema sekcjami: *Inundata*, *Cernua* i *Clavata*. Herter (1909b) zmodyfikował system Pritzla (1900), zachowując pierwszy podrodzaj, ale zmieniając nazwę na *Urostachys* Herter. Grupę gatunków zaliczanych przez Pritzla (1900) do *Rhopalostachya* podzielił na pięć podrodzajów: *Clatostachys*, *Complanatostachys*, *Cernuostachys*, *Inundatostachys* i *Lateralistachys*. W 1923 roku Herter podniósł wcześniejszy podrodzaj *Urostachys* (syn. *Huperzia* Bernh.) do rangi rodzaju o takiej samej nazwie. Jednak Victorin (1925) nie zaakceptował zmian Hertera (1909, 1923) i ponownie włączył wronca do rodzaju *Lycopodium*. W *Systema Lycopodiorum* Herter (1950) wyróżnił tylko dwa podrodzaje.

Przegląd piśmiennictwa o gametofitach (i zarodnikach) widłaków przedstawiła Pacyna (1972c). Na początku poznanie gametofitów widłaków natrafiało na duże trudności. Zwłaszcza podziemne gametofity trudno było znaleźć w przyrodzie – są one dość zróżnicowane, różnią się zarówno kształtem i budową oraz sposobem życia (Pacyna 1972c). Od lat 50. XX wieku opisano kultury *in vitro* kilkunastu gatunków widłaków. Jednak do dziś są one uciążliwym i wymagającym dużego nakładu pracy obiektem badań. Dotychczas jedynie kilka gatunków widłaków otrzymano tą metodą. Freeberg i Wetmore (1957) oraz Freeberg (1957, 1962) opisali kulturę gametofitów oraz apogamiczny rozwój sporofitów *L. complanatum*, *L. cernuum* oraz *L. selago* (*Huperzia selago*) w warunkach *in vitro*. Prowadzono też kulturę gametofitów *L. obscurum* (Whittier 1977), *L. digitatum* (Whittier 1981) oraz *L. lucidulum* (Whittier, Webster 1986). Ostatnio Whittier i Stochowa (2007) oraz Szypuła (2013) opisali kulturę *in vitro* gametofitów *H. selago*.

Pierwsza szczegółowa rewizja taksonomiczna rodziny Lycopodiaceae s.l. została przeprowadzona przez Rothmalera (1944). Według niego rodzaj *Urostachys* Herter (= *Huperzia* Bernh.) różni się od pozostałych widłaków z rodziny Lycopodiaceae dwiema grupami cech:

1. wznoszącą się łodygą, regularnie widlasto podzieloną na pędy równej długości,
2. zarodnikami w pachwinach liści, brakiem kłosów zarodnikowych.

Pozostałe 3 rodzaje (*Lycopodium* L., *Diphasium* C. Presl, *Lepidotis* Beauv.) mają: łodygę czołgającą się o krótkich odgałęzieniach, zarodnie na sporofilach, zebranych w szczytowe kłosa. Rothmaler (1944) uważał, że oprócz cech morfologicznych sporofitów, także różnice w budowie przedrośli omawianych widłaków są argumentem uzasadniającym celowość przeprowadzenia rewizji taksonomicznej rodziny Lycopodiaceae. Uwzględniając wymienione argumenty, zaproponował nową rodzinę Urostachyaceae Rothm. z jednym rodzajem wroniec *Urostachys* Herter [= *Huperzia* (L.) Bernh.], a także liczącą cztery rodzaje rodzinę Lycopodiaceae (*Lycopodium* L., *Diphasium* C. Presl, *Lepidotis* Beauv.,

Phylloglossum). W 1962 roku Rothmaler zmienił wcześniej stosowaną nazwę Urostachyaceae Herter na obowiązującą do dnia dzisiejszego Huperziaceae Rothm.

W toku rewizji taksonomicznej opisanej wyżej powstał rodzaj *Diphasium sensu* Rothmaler (1944), utworzony przez autora dla gatunków sekcji *Complanata* rodzaju *Lycopodium*. Argumenty o słuszności tej decyzji zostały później wsparte przez prace Löve i Löve (1958, 1961), którzy wykazali, że poszczególne rodzaje różnią się podstawową liczbą chromosomów.

Autor monografii o Pteridophyta Pichi - Sermolli (1959) uznał słuszność podziału Lycopodiaceae na cztery rodzaje, dokonanego przez Rothmalera (1944). Był natomiast przeciwny wyodrębnieniu rodziny Huperziaceae, wypowiadając się za umieszczeniem wszystkich rodzajów w rodzinie Lycopodiaceae. Tak postąpił w pierwszym tomie *Flora Europaea* Valentine (1964), umieszczając 4 europejskie rodzaje (*Huperzia* Bernh., *Lepidotis* Beauv., *Lycopodium* L. i *Diphasium* C. Presl.) w jednej rodzinie Lycopodiaceae. W dziele tym opisy rodzajów *Huperzia* Bernh., *Lepidotis* Beauv. oraz *Lycopodium* L. przedstawiono według Rothmalera (1944), a rodzaj *Diphasium* C. Presl. opracował Valentine (1964). W drugim wydaniu *Flora Europaea* (Valentine, Moore 2007) Lycopodiaceae obejmują *Huperzia* Bernh., *Diphasiastrum* Holub, *Lycopodiella* Holub i *Lycopodium* L.

W 1975 roku Holub zmienił nazwę nielicznego gatunkowo rodzaju *Diphasium* Presl., wcześniej należącego do sekcji *Complanata* rodzaju *Lycopodium* na *Diphasiastrum* Holub (Holub 1975a). Zmiana została poparta dokładnymi badaniami taksonomicznymi *Lycopodium complanatum*, a także względami historycznymi. Gatunek ten to odrębna linia ewolucyjna widłaków, o wysokim stopniu pokrewieństwa z *Lycopodium s.s.* Rodzaj *Diphasium*, do którego wcześniej Rothmaler (1944) przeniósł różne gatunki sekcji *Complanata* rodzaju *Lycopodium* (w tym *L. complanatum*), nawiązywał do rodzaju *Diphasium sensu* Presl (1845), utworzonego przez tego autora dla południowo-amerykańskiego *Lycopodium jussiaei*. Używana przez Presla (1845) dla *L. complanatum* nazwa *Stachygynandrum complanatum* (L.) C. Presl była homonimem i jako *nomen illegitimum* nieprawomocna. Zapewne dlatego, prostując błąd Rothmalera (1944), który mylnie wykorzystał nazwę *Diphasium sensu* Presl (z *D. jussiaei*) Holub (1975a), zdecydował się na zmianę nazwy tego rodzaju na *Diphasiastrum*.

Według Holuba (1975a) liczący około 30 gatunków rodzaj *Diphasiastrum* wyróżnia się od pozostałych widłaków budową sporofitu, odmiennym typem gametofitu (tzw. typem *Complanatum*) oraz podstawową liczbą chromosomów $n=23$. Rodzaj ten obejmuje w Europie Środkowej, podobnie jak w Polsce, zaledwie kilka gatunków. Pacyna (1972a, b) przeprowadziła dokładne badania polskich gatunków ówczesnego rodzaju *Diphasium* (dzisiejszego *Diphasiastrum*).

Pierwsza opublikowana praca prezentuje wyniki badań biometrycznych i opracowanie ich metodami statystycznymi. Badania oparto na rewizji materiałów zielnikowych. Zbadano 850 arkuszy, z czego 205 zanalizowano biometrycznie. Analizowano 26 cech, z czego 14 było cechami wielkościami, a następnich 12 pochodziło z przeliczeń cech mierzonych i charakteryzowało pewne własności kształtu. Według autorki przedstawiciele rodzaju *Diphasium* (= *Diphasiastrum*) są najbardziej krytyczną grupą wśród widłaków. W Europie w obrębie tego rodzaju powszechnie akceptuje się istnienie trzech rodzicielskich, diploidalnych gatunków widliczów (*D. complanatum*, *D. alpinum*, *D. tristachyum*), jak i trzech diploidów pochodzenia mieszańcowego (*D. zeilleri*, *D. issleri* i *D. oellgaardii*) (Bennert i in. 2011). Niemniej jednak ranga systematyczna i pochodzenie niektórych jednostek jest wciąż tematem szerokiej dyskusji. W wyniku przeprowadzonej rewizji Pacyna (1972a) wyróżniła w Polsce 5 taksonów rodzaju *Diphasium*, które uszeregowwała w następujący system:

- D. alpinum* (L.) Rothm.
- D. issleri* (Rouy) Holub
- D. complanatum* (L.) Rothm. ssp. *complanatum*
- D. c.* ssp. *zeilleri* (Rouy) Pacyna
- D. c.* ssp. *chamaecyparissus* (A. Br.) Kukkonen

Badania biometryczne oraz wysoki procent abortywnych zarodników potwierdziły przypuszczenie o mieszańcowym pochodzeniu *D. issleri* – domniemanymi formami rodzicielskimi są *D. alpinum* i *D. complanatum* s.l. (prawdopodobnie ssp. *chamaecyparissus*) (Pacyna 1972a). Wilce (1965) wskazywała na *D. tristachyum* jako drugą formę rodzicielską i podała, że większość zarodników tworzonych przez *D. issleri* jest źle wykształconych. Widlicz Isslera to takson krytyczny, morfologicznie pośredni między *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub, a *D. complanatum* (L.) Holub lub *D. tristachyum* (Pursh) Holub (Pacyna 2006). Wcześniej zaliczany był do *Diphasium alpinum* lub *D. complanatum* jako podgatunek lub odmiana. Później uważany za mieszańca *D. alpinum* × *D. complanatum* (Raushert 1967; Holub 1975b, Øllgaard 1985; Jermy 1989) lub przyjmując nomenklaturę Holuba za hybrydę *D. alpinum* × *D. tristachyum* (Wilce 1965; Pacyna 1972a, 2006, 2008b; Wagner, Beitel 1993).

Granice między grupą blisko spokrewnionych taksonów *D. complanatum* często są niezbyt widoczne. *Diphasiastrum zeilleri* (Rouy) Holub to drugi polski gatunek widłaka mieszańcowego pochodzenia (*D. complanatum* × *D. tristachyum*) (Pacyna 1972a, 2006, 2008a; Holub 1975b; Wagner, Beitel 1993). W jego obrębie prawdopodobnie zachodzi introgresja, skutkiem czego skrajne formy w szeregu zmienności silnie zbliżają się do jednego lub drugiego z rodziców, co stwarza duże trudności przy oznaczaniu (Pacyna 2008a).

W opublikowanej w 2006 roku pracy Pacyna omawia wyniki swoich wcześniejszych badań i wymienia jako odrębne taksony, zgodnie z nomenklaturą Holuba, a stosowaną w polskiej checklist (Mirek i in. 2002): *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub [= *Lycopodium alpinum* L., *Diphasium alpinum* (L.) Rothm.], *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub [= *Lycopodium complanatum* L., *Diphasium complanatum* (L.) Rothm.], *Diphasiastrum tristachyum* (Pursh) Holub [= *Lycopodium chamaecyparissus* A. Braun, *Diphasium tristachyum* (Pursh) Rothm.], *Diphasiastrum issleri* (Rouy) Holub [= *Diphasium issleri* (Rouy) Holub], *Diphasiastrum zeilleri* (Rouy) Holub [= *Diphasium complanatum* (L.) Rothm. subsp. *zeilleri* (Rouy) Pacyna] oraz *Diphasiastrum oellgaardii* Stoor, Bourdie, Jérôme. Autorka nie zmieniła swoich wcześniejszych poglądów co do szeroko ujętego ówczesnego *Diphasium complanatum* – z trzema podgatunkami ssp. *complanatum*, ssp. *zeilleri* i ssp. *chamaecyparissus* (Pacyna 2006). Takie ujęcie wynika z zamieszczonych wykresów. *Diphasium complanatum* ssp. *zeilleri* zostało przez Kukkonena (1986) przeniesione do rodzaju *Diphasiastrum* i obecna nazwa powinna brzmieć *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub ssp. *zeilleri* (Rouy) Kukkonen (Pacyna 2006). Opisany niedawno przez Stoor i in. (1996) *D. oellgaardii* został uznany przez autorów mieszańcem *D. tristachyum* i *D. alpinum*. Trudności w ustalaniu tożsamości *D. oellgaardii* i innych gatunków z rodzaju *Diphasiastrum* stosując kryterium morfologiczne były znane od dawna i wspomniane przez Kukkonena (1967). O statusie *D. oellgaardii* pisali Vogel i Rumsey (1999). Ostatnio opublikowano prace dotyczące hybrydyzacji introgresywnej oraz ewolucji retikularnej w obrębie niektórych taksonów rodzaju *Diphasiastrum*, w tym o pochodzeniu *D. oellgaardii* (Aagaard 2009, Bennert i in. 2011).

Dziś w obrębie obecnego rodzaju *Diphasiastrum* wyróżnia się także inne taksony. Kukkonen (1967, 1970, 1984) wymienia rosnące w Europie Północnej: *Diphasiastrum complanatum* (L.) Rothm. subsp. *montellii* Kukk. [wcześniej *Diphasium complanatum* (L.) Rothm. var. *montellii*] i *Diphasium complanatum* subsp. *complanatum* var. *polystachyum* (H. Lindb.) Kukk. O tych taksonach wspominają również badacze rosyjscy (Minyaev, Ivanenko 1986; Ivanenko, Tzvelev 2004) i podają stanowiska z północy Rosji.

Holub był jednym z najważniejszych systematyków widłakowatych i jednym z najlepszych znawców ich współczesnej flory (1964, 1975, 1983, 1985, 1991). Opracował systematykę rodziny Lycopodiaceae s.l., która obok propozycji Øllgaard (1987) stała się jedną z najczęściej cytowanych w botanice drugiej połowy XX wieku. W pierwszym, opublikowanym w 1964 roku studium, Holub wyróżnił dwa nowe rodzaje widłaków: *Lycopodiella* (L.) Holub (wcześniej rodzaj *Lepidotis* Beauv.) i *Phlegmariurus* (Herter) Holub. Rodzaj *Phlegmariurus* został utworzony przez wydzielenie z rodzaju *Huperzia* wyróżniającej się morfologicznie grupy gatunków. Według Holuba (1964) ich

sporofity charakteryzują się epifityczną formą życiową o wyraźnie zróżnicowanych sporofilostanowych odcinkach pędów. Znaczną zmianą w taksonomii Lycopodiaceae było opisane wyżej utworzenie rodzaju *Diphasiastrum* Holub (Holub 1975a). Jednak w 1983 roku Holub zaproponował kolejną rewizję rodzajów rodziny Lycopodiaceae *s.l.* Dla gatunku *Lepidotis densa* (Labillardière) Rothm. (Rothmaler 1944) utworzył nową nazwę – *Pseudolycopodium densa*, zaliczając go do monotypowego rodzaju *Pseudolycopodium* Holub. Dla grupy taksonów należących do rodzaju *Diphasium sensu* Presl (1845) wprowadził nową nomenklaturę, wyróżniając rodzaje: 1) *Lycopodiastrum* Holub; 2) *Pseudodiphasium* Holub; 3) *Pseudolycopodiella* Holub oraz 4) *Lateristachys* Holub, do którego zaliczył kilka gatunków wyłączonych z rodzaju *Lycopodium*.

Kolejny raz zakres Lycopodiaceae uległ zmianie w 1985 roku. Na podstawie wyników badań morfologii sporofitów (typ rozgałęzień, ulistnienie), przedrośli i zarodników Holub (1985) podtrzymał podział widłaków na Lycopodiaceae L. i Huperziaceae Rothm. Zdecydował się także na zmianę nazwy 203 gatunków z rodzaju *Lycopodium* na odpowiednie gatunki rodzaju *Huperzia*. Rodzaj *Phlegmariurus*, wydzielony przez niego w 1964 roku z rodzaju *Huperzia*, ponownie został włączony do swojego rodzaju macierzystego. Z rodzaju *Lycopodium*, liczącego po przeprowadzonej rewizji około 130 taksonów, 19 gatunków zmieniło nazwę na: *Diphasiastrum* (5 gat.), *Lycopodiella* (1 gat.), *Palhinhaea* (11 gat.) oraz *Pseudolycopodiella* (2 gat.).

Ostatnia praca Holuba, poświęcona taksonomii widłaków, ukazała się w 1991 roku. Autor zwracając uwagę na problemy taksonomiczne w klasyfikacji gatunków rodzaju *Huperzia* Bernh., wyróżnił nowy podrodzaj, ustalając ich liczbę na trzy: 1) *Huperzia* Bernh. subgen. *Huperzia*; 2) *Huperzia* Bernh. subgen. *Subselago* (Baker) Holub oraz - 3) *Huperzia* Bernh. subgen. *Tardieublota* Holub (*subgenus novum*). Zmiany nastąpiły też w rodzinie Lycopodiaceae *s.s.*; 8 gatunków rodzaju *Lycopodium* sekcji *Magellanica sensu* Øllgaard (1987) występujących na półkuli południowej zostało przemianowanych na 8 gatunków nowego rodzaju *Austrolycopodium* Holub.

Obok Holuba (1964, 1975, 1983, 1985, 1991) botanikiem o szczególnych osiągnięciach w dziedzinie systematyki i taksonomii Lycopodiaceae jest Øllgaard (1975, 1979, 1985, 1987, 1989, 1990, 1992, 2004, 2012a, b; Arana, Øllgaard 2012). Jest on autorem lub współautorem 60 opracowań na temat widłakowatych. Opisał wiele nowych gatunków tropikalnych i jest autorem nowych kombinacji. Øllgaard (1987) reprezentuje odmienny od Holuba pogląd na systematykę widłaków. Na podstawie analizy cech morfologicznych, anatomicznych, cytologicznych i biochemicznych sporofitów, gametofitów oraz zarodników, opowiedział się za jedną rodziną Lycopodiaceae, ale zróżnicowaną na 4 rodzaje: *Huperzia*, *Lycopodium*, *Lycopodiella* i *Phylloglossum*. Rodzaj *Huperzia* został w tym systemie prowizorycznie podzielony na 22 grupy gatunków, zaś gatunki

rodzaju *Lycopodium* zostały włączone do 9 różnych sekcji: 1) *Lycopodium* sec. *Lycopodium*; 2) *L.* sec. *Annotina* (Rouy) Holub; 3) *L.* sec. *Complanata* Victorin; 4) *L.* sec. *Diphasium* (Presl ex Rothm.) B. Øllgaard; 5) *L.* sec. *Lycopodiastrum* (Holub) B. Øllgaard; 6) *L.* sec. *Magellanica* B. Øllgaard; 7) *L.* sec. *Obscura* (Rothm.) Holub; 8) *L.* sec. *Pseudodiphasium* (Holub) B. Øllgaard oraz 9) *L.* sec. *Pseudolycopodium* (Holub) B. Øllgaard. Podobnie Øllgaard potraktował widłaczki *Lycopodiella*, grupując je w 4 sekcjach: 1) *Lycopodiella* sec. *Lycopodiella*; 2) *L.* sec. *Caroliniana* (Bruce) B. Øllgaard; 3) *L.* sec. *Campylostachys* (K. Müller) B. Øllgaard oraz 4) *L.* sec. *Lateristachys* (Holub) B. Øllgaard. W ostatniej rewizji odnoszącej się do południowo-amerykańskich gatunków widłaków z obszaru Argentyny i Urugwaju rodzina Lycopodiaceae jest podzielona na trzy podrodziny: Huperzioideae Wagner et Beitel (1992), Lycopodielloideae Wagner et Beitel (1992), a także Lycopodioideae (Arana, Øllgaard 2012). Do podrodziny Huperzioideae należą przedstawiciele rodzaju *Huperzia* Bernh. i *Phlegmariurus* (Herter) Holub. Podrodzina Lycopodielloideae zawiera 3 rodzaje: *Lycopodiella* Holub, *Palhinhaea* Vasc. et Farnco, a także rodzaj *Pseudolycopodiella* Holub. Do trzeciej podrodziny Lycopodioideae należą: *Austrolycopodium* Holub, *Diphasiastrum* Holub, *Diphasium* Presl ex Rothm. i *Lycopodium* L. Wśród wymienionych wyżej rodzajów szczególne miejsce zajmuje *Diphasium* Presl ex Rothm. s.s., wcześniej przez Øllgarda (1987) przytoczony w randze sekcji *Lycopodium* sect. *Diphasium* (Presl ex Rothm.) B. Øllg. Nazwa rodzaju nawiązuje do *Diphasium jussiaei* (Desv. ex Poir.) Presl ex Rothm. (*Lycopodium jussiaei* Desv. ex Poir.), dla którego to Presl (1845) utworzył monotypowy rodzaj *Diphasium* Presl.

Spośród różnych opracowań dotyczących widłaków szczególnie istotna jest światowa monografia sekcji *Complanata* Victorin rodzaju *Lycopodium* L., autorstwa Wilce (1965). Autorka prowadziła studia związane z klasyfikacją, morfologią i ewolucją sekcji *Complanata* Victorin. Wyniki były poparte analizą około 9500 okazów zielnikowych, badaniami kariotypów, a także obserwacjami terenowymi północnoamerykańskich gatunków. Dużo miejsca autorka poświęca zarodnikom, zwracając uwagę na wysoki procent spor podlegających aborcji i tłumaczony mieszańcowym pochodzeniem niektórych taksonów. Według Wilce (1965) wielkość i ornamentyka zarodników to cechy przydatne taksonomicznie. W kolejnej pracy Wilce (1972), porównując budowę ścian zarodników 89 gatunków widłaków, uzyskała wyniki, na podstawie których można wyróżnić grupy gatunków wykazujących podobieństwo morfologiczne. Na ich bazie autorka wyróżnia jednostki taksonomiczne. Akceptuje ona jedną rodzinę widłaków – Lycopodiaceae, zróżnicowaną na rodzaje *Lycopodium* i *Phylloglossum*. W rodzaju *Lycopodium* L. wyróżniła 3 nowe podrodzaje. Są to: 1) *Lycopodium* subgen. *Urostachys* Pritzell reprezentowany przez 2 sekcje: *Selago* Dill.

ex Pritzel i *Phlegmaria* (Baker) Pritzel; 2) *L.* subgen. *Lepidotis* (Palisot) Baker z sekcjami *Cernua* (Baker) Pritzel, *Inundata* (Baker) Pritzel i *Lateralis* Baker oraz 3) *L.* subgen. *Lycopodium* zawierający 7 sekcji, w tym sec. *Lycopodium* oraz sec. *Complanata* (Baker) Victorin.

Ching (1981) prowadził badania taksonomiczne 60 gatunków widłaków rosnących w Chinach. Opierając się na taksonomii według Holuba (1964, 1975), zaproponował podział na dwie rodziny: Huperziaceae Rothm. (z rodzajami *Huperzia* i *Phlegmariurus*) oraz Lycopodiaceae L. (z rodzajami: *Lycopodium*, *Diphasiastrum*, *Palhinhaea*, *Lycopodiella* i *Lycopodiastrum*).

3. Widłakowate w polskim piśmiennictwie botanicznym

Według Muszyńskiego (1946), polski botanik i lekarz z XVI wieku - Marcin z Urzędowa opisał w „Herbarzu Polskim”, wydanym w Krakowie w 1595 roku pod nazwą „*Spica sarmatica* – wroniec”, widłaka o płożącej łodydze i trujących właściwościach. Według niego „*W Polsce tego ziela dosyc przy borzech, przy lugach (...)* Rozmaicie ie zową, jedni Widłak, drudzy Wroniec, Aptekarze z Wenecyiey *Spicam sarmaticam*. (...) *To ziele bardzo dobre przeciw truciznom, warząc w piwie, a pijąc wymiecie wszelaka truciznę rzecz doświadczona. A kto go nie zrzuci, a miałby truciznę tedy śmiertelny człowiek*”. Szymon Syreniusz (1613), który pisał swój „Zielnik ...” pod koniec XVI i na początku XVII wieku zwraca uwagę na dwa gatunki widłaków. Wymienia nazwy „pas Świętego Jana, babi mur, *Muscus terrestris*, *Muscus clavatus*, *Pes leonis*”, które dotyczą *Lycopodium clavatum*. Jako nazwy *Lycopodium selago* podaje: „widłak, widłaczek, wroniec, *Spica sarmatica*, *Muscus corniculatus*, *Muscus bifurcatus*”. Według Syreniusza „*wiele tego ziela przy borach, na mokradlach, kępiasto w naszej Sarmacuey rośnie, y ztąd go niektórzy (...) Spicam sarmaticum nazywają*.” Wroniec był zalecany przez Syreniusza jako silnie działający środek wymiotny. Syreniusz pisał: „*Moc i skutki – Truciznę wszelaką w trunku albo potrawie zadaną, wymiotami albo kartuszeniem dostatecznie wyrzuca w piwie, w wodzie albo winie warzone, a trunkiem ciepło raz, trzy używane, jest doświadczonem lekarstwem (...)*. *A gdzie go kto, truciznę w sobie maioc nie zrzucił, ten jest śmiertelny*.” (Muszyński 1946).

W polskim piśmiennictwie botanicznym Kluk (1808) w II tomie „Dykcjonarza Roślinnego” wymienia i opisuje 7 gatunków widłaków: włóczęgę babimór *Lycopodium clavatum*, włóczęgę spławową *L. inundatum*, włóczęgę gaiową *L. annotinum*, włóczęgę zdrownaną *L. complanatum*, włóczęgę wronca *L. selago* oraz różnozarodnikowy *L. selaginoides* (włóczęgę pastwiskową), roślinę z klasy Selaginellopsida. Autor zastosował układ systematyczny według

Linneusza (1753), a w opisie gatunków umieścił ich diagnozy, wymienił wymagania ekologiczne i zastosowanie niektórych w ówczesnym leczeniu.

„Flora Polska” Wagi z 1848 uwzględnia rodzaj widłak *Lycopodium* i 3 gatunki: *L. clavatum*, *L. complanatum* oraz *L. selago*. Czerniakowski w „Opisaniu Roślin Skrytopłciowych” (1849) przytoczył 3 polskie nazwy odpowiadające rodzajowi widłak *Lycopodium* L.: widłak, widłaczek lub włóczęga. Wymienił także 6 gatunków rosnących w Polsce, uznając ich przynależność do rodziny Lycopodiaceae Swatz. Interesujące jest, że autor wymienił 3 gatunki i 2 odmiany widłaków, znanych ze stref tropikalnych w tym *Lycopodium phlegmaria* L., gatunek, którego nazwę później zmieniono na *Huperzia phlegmaria* (L.) Rothm (1944), a następnie na *Phlegmariurus phlegmaria* (L.) Holub (1964).

Berdau (1890) we „Florze Tatr, Pienin i Beskidu Zachodniego” wymienił 6 gatunków widłaków (*L. clavatum*, *L. annotinum*, *L. alpinum*, *L. inundatum*, *L. complanatum*, *L. selago*) w układzie zgodnym z obowiązującym w *Species Plantarum* Linneusza (1753). W obrębie *Lycopodium selago*, występującego w Karpatach podał 2 odmiany: *imbricatum* i *recurvum*. W pierwszym tomie „Flory Polski” Raciborski i Szafer (1919) umieścili 6 gatunków, 2 podgatunki oraz 2 formy widłaków, należących do rodziny widłakowatych Lycopodiaceae Brogn. Są to: *L. clavatum*, *L. annotinum*, *L. alpinum*, *L. inundatum*, *L. complanatum* subsp. *anceps* Wallr., *L. complanatum* subsp. *chamaecyparissus* A.Br. oraz *L. selago* var. *recurva* Desv. [= *L. selago* for. *recurvum*] i *L. selago* var. *appressa* Desv. [= *L. selago* for. *imbricatum*].

W wydanej w 1956 roku „Florze Tatr” Pawłowski powtórzył podział widłaków zastosowany przez Berdaua (1890) oraz Raciborskiego i Szafera (1919), wymieniając 6 gatunków rosnących w Tatrach, w tym *L. selago* for. *laxum* Desv. (= *L. selago* for. *recurvum*, *L. selago* var. *recurva* Desv. oraz *L. selago* for. *imbricatum* Neilr. [= *L. selago* var. *appressa* Desv.].

W V wydaniu „Roślin Polskich” (Szafer, Kulczyński i Pawłowski 1986) wszystkie krajowe widłaki (*L. clavatum*, *L. annotinum*, *L. alpinum*, *L. inundatum*, *L. complanatum*, *L. tristachyum*, *L. selago*) są przedstawicielami jednej rodziny Lycopodiaceae L. Najnowszy „Klucz do oznaczania roślin Polski niżowej” (Rutkowski 2004) uwzględnia systematykę widłaków według *Flora Europaea* (Valentine, Moore 2007).

Szczególne miejsce wśród polskich gatunków widłaków zajmuje *Diphasiastrum issleri*. Na występowanie tego taksonu w Polsce pierwszy zwrócił uwagę Kornaś (1957), podając ten takson z Gorców jako *Lycopodium alpinum* L. ssp. *Issleri* Rouy [*L. complanatum* L. ssp. *issleri* (Rouy) Domin]. Zestawił on również poglądy wcześniejszych autorów co do statusu i cech tego taksonu. Dokładne zestawienie wszystkich stanowisk *D. issleri* w Polsce, tego najrzadszego z naszych widłaków, podaje Pacyna (1972b), a późniejsze znajdują się w kolejnych wydaniach „Czerwonej Księgi Flory Polskiej” (Pacyna 2001)

i w „Czerwonej Księdze Karpat Polskich” (Pacyna 2008), również w pracach Krukowskiego (2008) oraz Pacyny, Tlałki i Walusiaka (2012). Obecnie potwierdzone stanowiska znajdują się w Karkonoszach oraz w Karpatach Zachodnich, na północnym stoku Babiej Góry (rejon Szerokiego Żlebu).

4. Chemotaksonomia widłakowatych

Pomocne w tworzeniu systematyki rodziny Lycopodiaceae *s.l.* okazały się badania fitochemiczne. Do 2013 roku opublikowano kilkanaście prac z tej dziedziny, a wyniki części z nich zostały praktycznie wykorzystane do udoskonalania metod klasyfikacji tej grupy roślin. Badania chemizmu widłaków zapoczątkował Böedeker w 1881.

Dziś najlepiej poznaną grupą związków występujących w rodzinie Lycopodiaceae *s.l.* są alkaloidy (Hegnauer 1962, 1986; Ma, Gang 2004). Rodzina widłakowatych *s.l.* wyróżnia się pod tym względem z całej grupy paprotników. Typowe alkaloidy, występujące w rodzinie widłakowatych Lycopodiaceae *s.l.*, są zbudowane z 2 pierścieni piperydynowych (Kączkowski 1993), należą do pochodnych chinolizydyny, pirydyny lub α -pirydonu (Ma, Gang 2004). Zazwyczaj zbudowane są z 16 lub 18 atomów węgla i 1 lub 2 atomów azotu. Alkaloidy osiemnastowęglowe to najczęściej acetylowane pochodne alkaloidów szesnastowęglowych. W rodzinie widłakowatych stwierdzono występowanie alkaloidów o większej liczbie atomów węgla. Alkaloidy występujące w rodzinie Lycopodiaceae *s.l.* nie były podobne strukturalnie do żadnych z dotychczas opisanych. Z tego powodu opracowano system ich klasyfikacji, opierający się na podobieństwach w budowie i działaniu farmakologicznym. Część zidentyfikowanych alkaloidów Ayer i Trifonov (1994) podzielili na cztery klasy: klasę likopodyny, klasę likodyny, klasę fawcetyminy oraz na klasę alkaloidów o innej budowie chemicznej.

Braekman i in. (1974, 1980) przedstawili wyniki badań fitochemicznych alkaloidów występujących w 40 gatunkach widłaków. Autorzy zwrócili uwagę na 8 charakterystycznych grup tych związków, specyficznych dla różnych gatunków. Są to grupy: cernuanu, lucidulanu, phlegmaranu, fawcettidanu, likodanu, likopodanu, inundatanu i lucidanu. Analizując uzyskane wyniki autorzy zwrócili uwagę na odrębność fitochemiczną rodzajów *Huperzia* i *Lycopodiella*. Opowiedzieli się również za wydzieleniem tych widłaków z rodzaju *Lycopodium*, a także potwierdzili, że systematyka zaproponowana przez Wilce (1972) poprawnie odzwierciedla powiązania taksonomiczne poszczególnych gatunków.

Ma i in. (1998) porównali skład jakościowy alkaloidów wybranych gatunków widłaków. Przebadali oni widłaki z następujących rodzajów: *Huperzia* (18 gatunków, 1 odmiana i 2 formy), *Phlegmariurus* (8 gat.), *Lycopodium*

(3 gat.), *Lycopodiella* (1 gat.), *Palhinhaea* (1 gat.), *Diphasiastrum* (2 gat.) oraz *Lycopodiastrum* (1 gat.). Rezultaty tych badań świadczą o zróżnicowanym, lecz charakterystycznym składzie jakościowym alkaloidów badanych gatunków. Ma i in. (1998) opowiedzieli się za systemem taksonomicznym według Chinga (1981), który koresponduje z ich wynikami i dobrze odzwierciedla stosunki filogenetyczne w Lycopodiaceae *s.l.*

W grupie widłaków badano także związki polifenolowe, triterpeny, węglowodany i lipidy (Hegnauer 1962, 1986). W rodzinie Lycopodiaceae wykryte zostały fenolokwasy: kwas azelainowy, ferulowy, wanilinowy, kawowy, syringowy, a po hydrolizie sole kwasu p-kumarowego (Achmatowicz, Werner-Zamojska 1958; Hegnauer 1962, 1986). Kwas p-hydroksybenzoesowy, kwas p-kumarowy i ferulowy występują prawie we wszystkich gatunkach rodzaju *Lycopodium* natomiast występowanie kwasu syringowego nie jest tu powszechne. Nie stwierdzono go podobnie w *H. selago* (Hegnauer 1962, 1986). Estry kwasu dihydrokawowego zidentyfikowano w 35 gatunkach z rodzaju *Huperzia*, występujących w Wenezueli. W niektórych gatunkach występuje również kwas chlorogenowy i kwas kawowy, które są charakterystyczne dla Lycopodiaceae *s.s.* (Hegnauer 1962, 1986). Towers i Mass (1965) stwierdzili, że pod względem składu fenolokwasów gatunki rodzajów *Lycopodium* L. i *Diphasium* Presl ex Rothm. (= *Diphasiastrum* Holub) były podobne, różniły się natomiast pod tym względem od gatunków z rodzajów *Huperzia* Bernh. i *Lepidotis* Beauv. [= *Lycopodiella* (L.) Holub]. W pierwszych dwóch rodzajach autorzy stwierdzili kwas syringowy, którego nie posiadały pozostałe rodzaje. Według autorów zaobserwowane różnice są istotnym fitochemicznym kryterium, świadczącym o odmienności taksonomicznej rodzajów *Huperzia* i *Lepidotis*. Voirin i Lebreton (1967) oraz Voirin i Jay (1978) do porównawczych analiz chemotaksonomicznych widłaków wykorzystali flawony. Autorzy stwierdzili, że we wszystkich przebadanych gatunkach z rodzaju *Lycopodium* występuje chrysoeriol, najczęściej razem z luteoliną. Natomiast w gatunkach rodzaju *Diphasium* Presl ex Rothm chrysoeriol występował obok apigeniny (Voirin, Jay 1978). W gatunkach rodzaju *Lepidotis* obecne były wszystkie trzy flawony: chrysoeriol, luteolina i apigenina. W odmiennym fitochemicznie rodzaju *Huperzia* stwierdzono selahinę i trycynę. Według Voirina i Jay (1978) uzyskane wyniki świadczą o pierwotnym charakterze Lycopodiaceae oraz wskazują na odmienną taksonomiczną rodzaju *Huperzia*.

Ligniny wykryte w tej grupie roślin należą do typu paprotniki - nagonasienne i zbudowane są ze związków gwajacylowych (Hegnauer 1962). Muszyński (1955) zidentyfikował w ziele *L. selago* selaginozyd. Zidentyfikowane zostały też luteolina (*Lycopodium*, *Lycopodiella*), apigenina (*Diphasiastrum*, *Lycopodiella*), trycyna i selahina (*Huperzia*) oraz chrysoeriol (*Lycopodiella*) (Voirin, Jay 1978). Markham i Moore (1980) stwierdzili, że budowa glikozydów

flawonoidowych gatunków z rodzaju *Lycopodium* jest istotna z chemotaksonomicznego punktu widzenia. W gatunkach z rodzaju *Lycopodium* stwierdzono obecność sacharozy i maltozy (Hegnauer 1962, 1986). Łabędzka (1980) w wyciągach izolowanych z *L. complanatum* stwierdziła obecność wolnych cukrów: sacharozy, fruktozy, glukozy i galaktozy. Materiałem zapasowym w Lycopodiaceae *s.l.* jest skrobia (Hegnauer 1962, 1986). W zarodnikach stwierdzono 40–50 % oleju tłustego, który budują nasycone kwasy tłuszczowe (55–60%), kwas heksadecenowy (30–35%) oraz kwasy linolowy, mirystynowy, palmitynowy, stearynowy i dioksytearynowy (Hegnauer 1962, 1986). W niektórych azjatyckich gatunkach wykryto związki triterpenowe. Z gatunku *Lycopodium serratum* Thunb. ex Murray [= *Huperzia serrata* (Thunb. ex Murray) Trev.] wyizolowano pentacykliczny trójterpen serratendiol o siedmiowęglowym pierścieniu (Inubushi i in. 1964). Z tkanek *L. complanatum* izolowano 2 związki triterpenowe: serratendiol i tohogenol (Inubushi i in. 1964). W gatunku tym potwierdzono także występowanie α -sitosterolu (Łabędzka 1980). W ostatnich latach ukazały się liczne prace dotyczące triterpenoidów w widłakach występujących w Japonii, które cytują Yan i wsp. (2008).

W widłakach często występuje kumulacja związków glinu, powszechna jest również obecność krzemu (Hegnauer 1962).

5. Widłakowate i filogeneza molekularna

Metody rozwijającej się dynamicznie biologii molekularnej znalazły zastosowanie w systematyce roślin (Mitka 2004). Dotyczy to w dużej mierze współczesnej filogenetyki molekularnej, która pozwala znaleźć relacje ewolucyjne między badanymi sekwencjami DNA. W ostatnich latach wzrosło zainteresowanie badaniami molekularnej filogenezy Eukaryota (Lipscomb i in. 1998), w tym: mszaków, psylofitów, widłaków, skrzypów i paproci (Raubeson, Jansen 1992; Hasabe i in. 1993; Lewis i in. 1997; Kenrick, Crane 1997a,b; Wikström, Kenrick 1997, 2000a,b, 2001; Korall i in. 1999; Qiu, Palmer 1999; Yatsentyuk i in. 2001; Small i in. 2005).

Molekularne studia filogenetyczne i taksonomiczne Lycopsida prowadzono metodami fenetyki i kladystyki, głównie analizując sekwencje chloroplastowego genu *rbcL*, kodującego dużą podjednostkę karboksylazy/oksygenazy rybulozo-1,5-bisfosforanu (Wikström, Kenrick 1997, 2000a, b, 2001). Badano również organizację genomu chloroplastowego (cpDNA), sekwencję nukleotydów genu *atpB* (kodującego podjednostkę α mitochondrialnej ATP-azy), sekwencje rDNA SSU rRNA - małej podjednostki rybosomalnej (ang. *small subunit rRNA*), a także rozmieszczenie intronów w genomie mitochondrialnym różnych gatunków widłaków (Raubeson, Jansen 1992; Manhart 1995; Kranz, Huss 1996; Qiu, Palmer 1999).

Porównanie sekwencji nukleotydowych chloroplastowego DNA (cpDNA) wybranych przedstawicieli Telomophyta pozwoliło na zlokalizowanie i zidentyfikowanie molekularnego markera Lycopsidea – inwersję o rozmiarach 30 kbp (Raubeson, Jansen 1992). Poza widłakami mutację tę stwierdzono jedynie w genomie chloroplastowym mszaków. Według autorów cecha ta wyraźnie odróżnia widłaki i mszaki od wszystkich innych przedstawicieli roślin telomowych. Raubeson i Jansen (1992) uważają, że wyniki ich badań potwierdzają hipotezę, według której widłaki to współcześni przedstawiciele linii rozwojowych, wywodzących się od wczesnych, dewońskich przodków wszystkich roślin naczyniowych. W tym okresie powstały dwie linie rozwojowe - pierwsza, która dała początek widłakom oraz druga, prowadząca do wszystkich pozostałych roślin naczyniowych (Raubeson, Jansen 1992).

Dane o filogenezie widłaków, których dostarczyły badania paleontologiczne i taksonomiczne, sugerują monofiletyczne pochodzenie tej grupy roślin (Gensel 1992; Stewart, Rothwell 1993; Gensel, Berry 2001). Również większość wyników, których źródłem były analizy sekwencji DNA mających znaczenie w rekonstruowaniu filogenezy, dowodzi monofiletycznego pochodzenia widłaków (Kranz, Huss 1996; Wikström, Kenrick 1997, 2001; Qiu, Palmer 1999; Yatsenyuk i in. 2001). Rezultaty, które otrzymano dla niezależnie badanych sekwencji *rbcL* i rDNA SSU rRNA, świadczą o jednej linii rozwojowej widłaków, która w okresie dewońskim (około 400 mln lat temu) podzieliła się na dwie - pierwszą z kladem Lycopodiaceae *s.l.* oraz drugą z kladami Selaginellaceae i Isoëtaceae (Kranz, Huss 1996; Wikström, Kenrick 1997, 2001).

Szeroko zakrojone badania filogenezy molekularnej widłaków i innych roślin naczyniowych prowadzili Wikström i Kenrick (1997, 1999, 2000a, b, 2001). W badaniach nad systematyką i filogenezą Lycopodiaceae *s.l.* autorzy wykorzystali w charakterze markera genetycznego sekwencje genu *rbcL* (Wikström, Kenrick 2001). Porównali sekwencje oraz tempo dywergencji genu *rbcL* 63 gatunków roślin, w tym 32 gatunków widłaków jednokarodnikowych oraz 20 gatunków widłaków różnokarodnikowych. Wyniki analiz przedstawili w postaci kladogramu, skalowanego w rozpiętości czasu geologicznego. Uzyskane rezultaty świadczą, że dywergencja sekwencji genu *rbcL* wspólnego przodka wszystkich roślin naczyniowych nastąpiła we wczesnym dewonie, około 400 mln lat temu. Wówczas powstały główne linie rozwojowe, prowadzące do widłaków, skrzypów, paproci oraz roślin nasiennych. Według autorów, kład widłaków powstał w środkowym dewonie (około 370 mln lat temu), różnicując się następnie w dwie główne grupy. Zapoczątkowały one linie widłaków jednokarodnikowych oraz różnokarodnikowych.

Wikström i Kenrick (2001) na podstawie datowania czasu dywergencji sekwencji genu *rbcL* uznali, że najstarszym rodzajem rodziny Lycopodiaceae *s.l.* jest *Huperzia*. Rodzaj ten pojawił się w późnym permie (około 230 mln lat temu),

różnicując się dalej w dwa kłady. Pierwszy z nich, w późnym triasie (210 mln lat temu) dał początek gatunkowi *Huperzia selago* oraz rodzajowi *Phylloglossum*. Dywergencja genu *rbcL* drugiego z kładów nastąpiła w środkowej jurze (około 180 mln lat temu) i zapoczątkowała ewolucję epifitycznych gatunków rodzaju *Huperzia*, które z kolei w drugiej połowie kredy (78 – 95 mln lat temu) zróżnicowały się na dwa subklady – paleotropikalny i neotropikalny (Wikström, Kenrick 2000a, 2001). Według Yatsentyuk i in. (2001) do epifitycznej grupy gatunków rodzaju *Huperzia* należy około 300 taksonów, stanowiących 85 – 90 % gatunków rodzaju *Huperzia*.

Szczegółowe powiązania filogenetyczne pomiędzy neotropikalnymi i paleotropikalnymi gatunkami rodzaju *Huperzia* badali Wikström i Kenrick (2000a). Autorzy prześledzili sekwencje nukleotydów genu *rbcL* wybranych przedstawicieli rodzajów *Huperzia* (10 gat.), *Lycopodium* (5 gat.), *Phylloglossum drummondii* oraz ważnych filogenetycznie mszaków, widłaków różnazarodnikowych, skrzypów i nagonasiennych. Uzyskane dane analizowali kladystycznie z wykorzystaniem metody maksymalnej parsymonii (ang. *maximum parsimony*, MP). Rezultaty ujawniły istotne filogenetyczne różnice występujące w grupie podobnych morfologicznie, epifitycznych przedstawicieli obu kładów. Duże podobieństwo morfologiczne odrębnych ewolucyjnie i geograficznie grup epifitycznych gatunków rodzaju *Huperzia*, tłumaczone jest ewolucją konwergentną (Wikström, Kenrick 2000a). Wyniki uzyskane przez Wikströma i Kenricka (2000a) są zgodne z danymi otrzymanymi na podstawie analizy sekwencji intronów genu *trnL*, sekwencji IGS (ang. intergenic spacer region) genu *trnL-trnF* (Wikström i in. 1999; Wikström, Kenrick 2000b), sekwencji genu *rbcL* otrzymanych metodą NPRS (Wikström, Kenrick 2001), a także opisanej poniżej analizy sekwencji cpITS2, cpITS3 oraz cpITS4 (Yatsentyuk i in. 2001). Wikström i Kenrick (2000a, b) uważają, że uzyskane przez nich rezultaty są zgodne z wynikami prac Skoga i Hilla (1992). Autorzy ci badając materiał paleobotaniczny oraz analizując dane biogeograficzne dla przedstawicieli obu tropikalnych i epifitycznych grup z rodzaju *Huperzia* stwierdzili, że ich linie rozwojowe pojawiły się w późnej jurze i kredzie. W następnych okresach stopniowo różnicując się i ewoluując, dały początek współczesnym, epifitycznym gatunkom wronca. Według Kenricka i Crane'a (1997a, b) zróżnicowanie to było związane z pojawieniem się liczebnej gatunkowo flory roślin okrytozalążkowych, tworzącej rozległe połącie wilgotnych lasów tropikalnych.

Klady *Lycopodiaceae s.l.*, które powstały w karbonie, zróżnicowały się w następnych okresach na dwie linie rozwojowe (Wikström, Kenrick 2001). Pod koniec permu, około 260 mln lat temu, powstał rodzaj *Lycopodium s.s.*, natomiast w jurze (około 200 mln lat temu) rodzaj *Lycopodiella*. Według autorów, współczesne widłaki rodzaju *Lycopodium* i *Lycopodiella* pochodzą z kladogenez, mających miejsce w środkowej kredzie, około 110 mln lat temu (np. *Lycopo-*

dium annotinum i *L. obscurum*) oraz w późnym trzeciorzędzie około 10–20 mln lat temu (np. *L. clavatum*, *L. alpinum* oraz *L. digitatum*).

Oprócz sekwencji genu *rbcL* w badaniach taksonomicznych i filogenetycznych widłaków pomocne okazały się inne sekwencje chloroplastowego DNA. Yatsentyuk i in. (2001) analizowali kolejność nukleotydów oraz tempo ewolucji chloroplastowych sekwencji cpITS2, cpITS3 oraz cpITS4 25 różnych gatunków, będących przedstawicielami rodziny Lycopodiaceae, a także 2 gatunków widłaków różnazarodnikowych z rodzaju *Isoetes*. Sekwencje, które badano: cpITS2, cpITS3 oraz cpITS4, ograniczają i rozdzielają w chloroplastowych rejonach rDNA odpowiednio geny *23S rRNA*, *4,5S rRNA* oraz *5S rRNA* (Yatsentyuk i in. 2001).

Uzyskane dane autorzy poddali analizie, stosując metodę przyłączania (najbliższego) sąsiada (ang. *Neighbour-Joining*, NJ), a wyniki przedstawili w formie schematu drzewa filogenetycznego. W analizach podstawowe punkty węzłowe kładów *Lycopsidea* posiadały wysoki bootstrap wynoszący od 85 do 100 %. Uzyskane rezultaty świadczą o monofiletycznym charakterze rodziny Lycopodiaceae, co potwierdza wcześniejsze wyniki Kranza i in. (1996) uzyskane na drodze analizy filogenetycznej sekwencji 18S rDNA oraz wyniki Wikströma i Kenricka (1997, 2001), którzy porównywali sekwencje *rbcL*. Według Yatsentyuka i in. (2001) topologia otrzymanego drzewa filogenetycznego dowodzi, że istnieją 4 rodzaje rodziny Lycopodiaceae *s.l.* Są to: *Lycopodium*, *Lycopodiella*, *Phylloglossum* oraz *Huperzia*. Przeprowadzone analizy świadczą o dużym podobieństwie filogenetycznym pomiędzy różnymi gatunkami rodzaju *Lycopodium* oraz *Lycopodiella*. Yatsentyuk i in. (2001) uważają, że oba rodzaje stanowią bardzo zmienne lecz siostrzane klady, o trudnych do uchwycenia różnicach filogenetycznych.

W analizach sekwencji cpITS2-cpITS4 główną pozycję wśród kładów *Lycopodium* zajmuje *L. casuarinoides*, gatunek należący wcześniej do monotypowego rodzaju *Lycopodiastrum* Holub (Holub 1983). Według autorów w grupie 9 sekcji, obejmujących inne gatunki rodzaju *Lycopodium*, wyróżniają się *L. fastigiatum* (sekcja *Magellanica sensu* Øllgaard 1987) oraz *L. volubile* (sekcja *Pseudodiphasium sensu* Øllgaard 1987). Ich pozycję taksonomiczną, jako odrębnych gatunków rodzaju *Lycopodium*, potwierdzono tradycyjnymi metodami kładystycznymi (Øllgaard 1987), a także w analizie filogenetycznej sekwencji nukleotydów genu *rbcL* oraz sekwencji intronów *trnL* (Wikström, Kenrick 2000a, 2001).

Yatsentyuk i in. (2001) analizowali sekwencję nukleotydów cpITS2-cpITS4 10 różnych gatunków spośród liczącego około 300 taksonów rodzaj *Huperzia*. Na schemacie uzyskanego dendrogramu *H. selago* zajmuje nadrzędną pozycję wśród kładów tego rodzaju. Yatsentyuk i in. (2001) potwierdzili ważne filogenetyczne różnice, charakterystyczne dla paleotropikalnych i neotropikalnych

przedstawicieli obu kładów *Huperzia*. Utrzymują oni, że wyniki, które uzyskali z analizy sekwencji cpITS2-cpITS4 potwierdzają wcześniejsze dane, otrzymane z analiz sekwencji genu *rbcL* oraz intronów *trnL-trnF* (Wikström, Kenrick 1997, 1999, 2000a, b).

Opisany w 1847 roku *Phylloglossum drummondii* Kunze (Kunze 1843) jest przedstawicielem monofiletycznego i monotypowego rodzaju *Phylloglossum*, ograniczonego w swoim zasięgu geograficznym do Australii, Tasmanii i Nowej Zelandii (Wikström, Kenrick 1997). Gatunek ten bardzo różni się od innych przedstawicieli Lycopodiaceae *s.l.* Jego całkowicie odmienny cykl życiowy oraz budowa morfologiczna tłumaczone są zjawiskiem pedomorfozy i przystosowaniem do such oraz częstych pożarów środowiska, w którym występuje (Wikström, Kenrick 1997). Część autorów, na podstawie danych morfologicznych, sugeruje pokrewieństwo filogenetyczne rodzajów *Phylloglossum* i *Lycopodiella* (Bower 1935, Hackney 1950). Uważają oni, że charakterystyczne struktury przypominające bulwy występujące u *Phylloglossum drummondii*, są podobne do analogicznych struktur, obecnych u niektórych gatunków rodzaju *Lycopodiella*. Także wyniki, które uzyskano badając cechy morfologiczne wskazywały na pokrewieństwo rodzaju *Phylloglossum* z rodzajami *Lycopodiella* i *Lycopodium* (Kenrick, Crane 1997a), ale wyniki te są sprzeczne z rezultatami, które otrzymano stosując markery molekularne. W badaniach pokrewieństwa *Phylloglossum drummondii* z rodzajami *Lycopodium*, *Lycopodiella* i *Huperzia*, Wikström i Kenrick (1997) analizowali dywergencję sekwencji genu *rbcL*. Otrzymane dane poddali analizie kladystycznej z wykorzystaniem metody maksymalnej parsymonii. Według autorów *Phylloglossum drummondii* jest ściśle spokrewnione z *Huperzia selago* i razem tworzą najstarszy kład widłaków. Na wykreślonym przez Wikströma i Kenricka (1997) kladogramie gatunek ten zajmuje skrajną pozycję w stosunku do innych widłaków jednakozarodnikowych, w bezpośrednim jednak sąsiedztwie *H. selago*. Wyniki te potwierdzono w innych analizach filogenetycznych: badaniach sekwencji cpITS2-cpITS4, sekwencji (i tempa dywergencji) genu *rbcL* oraz sekwencji intronu *trnL*. Przemawiają one za bliskim pokrewieństwem *Phylloglossum drummondii* z rodzajem *Huperzia* (Wikström, Kenrick 2000a, b, 2001; Yatsentyuk i in. 2001). W drzewach filogenetycznych, uzyskanych z analizy sekwencji *rbcL* oraz cpITS2-cpITS4 *Phylloglossum drummondii* zajmuje podobną pozycję do tej, uzyskanej na kladogramach wykreślonych na podstawie wyników wcześniejszych analiz genu *rbcL* metodą MP (Wikström, Kenrick 1997).

6. Podsumowanie

Wprowadzona do taksonomii przez Linneusza (1753) rodzina Lycopodiaceae istnieje do dziś; w różnym jednak czasie obejmowała różną ilość rodzajów. W tradycyjnych systemach widłakowatych, tworzonych metodami fenetyki i kladystyki w oparciu o dane morfologiczne, paleontologiczne, kariologiczne i fitochemiczne, zaznaczają się dwa wyraźne, przeciwstawne poglądy. Jedni autorzy jak np. Pichi-Sermolli (1959), Valentine (1964), Wilce (1972), Øllgaard (1987), Braekman i in. (1974, 1980) utrzymują, że mimo różnic dzielących poszczególne rodzaje, wszystkie one powinny należeć do jednej rodziny Lycopodiaceae, obejmującej rodzaje: *Lycopodium*, *Huperzia*, *Diphasiastrum*, *Lycopodiella*, *Phlegmariurus* oraz *Phylloglossum*.

Odmienne stanowisko reprezentują botanicy, którzy uważają, że z rodziny Lycopodiaceae *s.l.* należy wyróżnić rodzinę Huperziaceae z rodzajami *Huperzia* i *Phlegmariurus*, tak jak zrobił Rothmaler (1944, 1962). Opinię tę podzielają Holub (1964, 1975, 1983, 1985, 1991), Ching (1981), a także Ma i in. (1998).

Po pierwszej rewizji taksonomicznej rodziny Lycopodiaceae (Rothmaler 1944, 1962) oraz utworzeniu nowej rodziny Huperziaceae pojawiła się uzasadniona potrzeba wyróżniania Lycopodiaceae *sensu lato* oraz Lycopodiaceae *sensu stricto*. Do dzisiaj system widłakowatych nie jest jeszcze ostatecznie utrwalony. W większości prac naukowych, monografii, flor czy kluczy do oznaczania roślin, zamiennie i w różnych kombinacjach stosowany jest układ według Rothmalera (1944, 1962), Holuba (1964, 1975, 1983, 1985, 1991) lub Øllgarda (1987).

Najnowsze metody klasyfikacji widłaków, wykorzystujące sekwencje DNA, zdają się potwierdzać wcześniejsze dane, otrzymane metodami klasycznymi z wykorzystaniem analizy cech morfologicznych, anatomicznych, cytologicznych i fitochemicznych. Ponadto przypuszcza się, że drzewa genów wykonane na podstawie danych molekularnych są dokładniejszym i mniej niejednoznacznym przedstawieniem drzew gatunków, niż drzewa otrzymane z porównań morfologicznych. Choć takie założenie jest najczęściej słuszne, drzewo genów nie jest takie samo jak drzewo gatunków (Brown 2009). Jeżeli do ustalania momentu dywergencji genu używa się zegara molekularnego, nie można uznać, że określa on moment specjacji gatunku. W przypadku datowania bardzo starych węzłów (np. sprzed 50 mln lat lub więcej) błąd analizy może być nieistotny (Brown 2009). Różnice mogą się ujawnić, gdy krótko po pierwszej specjacji w jednej z dwu powstałych populacji następuje kolejna specjacja. Wtedy kolejność rozgałęzień w drzewie genów może się różnić od ich kolejności w drzewie gatunków (Brown 2009). Większość omawianych grup widłaków to względnie stare specjacje, pochodzące sprzed 50 mln lat. Dla tych gatunków drzewa filogenetyczne tworzone na podstawie analiz genów dobrze korespondują z drzewami filogenetycznymi, uzyskanymi tradycyjnymi metodami taksonomii linneuszowskiej.

Literatura

- AAGAARD S.M.D. 2009. Reticulate evolution in *Diphasiastrum* (Lycopodiaceae). – Acta Univ. Upsal. Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 623, 35 ss.
- ACHMATOWICZ O., WERNER-ZAMOJSKA F. 1958. Notatka o kwasach organicznych ziela *Lycopodium annotinum*, *L. selago* i *L. clavatum*. – Roczn. Chem. **32**: 1127–1130.
- ARANA MD., ØLLGAARD B. 2012. Revisión de las Lycopodiaceae (Embryopsida, Lycopodiidae) de Argentina y Uruguay. – Darwiniana **50**(2): 266–295.
- AYER W.A., TRIFONOV L.S. 1994. *Lycopodium* Alkaloids. – W: The Alkaloids Vol.45. Academic Press, San Diego. s. 233–266.
- BAKER J. G. 1887. Handbook of fern allies. Magqs Bros. Ltd., London, 178 ss.
- BENNERT H.W., HORN K., KAUTH M., FUCHS., BISGAARD J., IBEN S., ØLLGAARD B., SCHNITTLER M., STEINBERG M.V. 2011. Flow cytometry confirms reticulate evolution and reveals triploidy in Central European *Diphasiastrum* taxa (Lycopodiaceae, Lycopphyta). – Ann. Bot. **108**: 867–876.
- BERDAU F. 1890. Flora Tatr, Pienin i Beskidu Zachodniego. Kasa Mianowskiego, Warszawa, 827 ss.
- BERNHARDI J.J. 1801. Tentamen alterum filices in genera redigendi, auct. D. I. I. Bernhardi. Journal für die Botanik (in Schrader H.A.). – Zweiter Band 1800. **2**: 121–136.
- BERNHARDI J.J. 1806. Dritter Versuch einer Anordnung der Farrnkräuter. – Journal für die Botaik (in Schrader H.A.). **1**(2): 1–50. t. II–III.
- BIERHORST D.W. 1971. Morphology of Vascular Plants, The Macmillan Company, New York, Collier – Macmillan Limited, London., 560 ss.
- Blackwood M. 1953. Chromosomes of *Phylloglossum drummondii*, Kunze. – Nature **172**(4378): 591–592.
- BOWER F.O. 1935. Primitive land plants. Macmillan Limited, London. 658 ss.
- BÖEDEKER K. 1881. Lycopodin, das erste Alkaloid der Gefäßskryptogamen. – Liebig's Annalen Chemie **208**: 363–367.
- BRAEKMAN J.C., NYEMBO L., BOURDOUX P., KAHINDO N., HOOTELE C. 1974. Distributions des Alcaloides Dans le Genre *Lycopodium*. – Phytochemistry **13**: 2519–2528.
- BRAEKMAN J.C., NYEMBO L., SYMONENS J.J. 1980. Chimotaxonomie des Lycopodiales: Distributions des Alcaloides. – Phytochemistry **19**: 803–807.
- BROWN T.A. 2009. Genomy. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 718 ss.
- BRUCHMANN H. 1885. Das Prothallium von *Lycopodium*. – Bot. Centralbl. **21**: 23–28.
- BRUCHMANN H. 1908. Das Prothallium von *Lycopodium complanatum*. – Bot. Zeit. **66**: 169–181.
- CHING R.C. 1981. The Taxonomy of Chinese Lycopodiaceae. – Acta Bot. Yun. **3**: 1–9.
- CZERNIAKOWSKI J. 1849. Opisanie Roślin Skrytopłciowych Lekarskich i Przemysłowych, Botanika Szczegółowa, cz. I. Drukarnia Uniwersytecka. Kraków, s. 190–195.
- FREEBERG J.A. 1957. The apogamous development of sporelings of *Lycopodium cernuum* L., *L. complanatum* var. *flabelliforme* Fernald and *L. selago* L. *in vitro*. – Phytomorphol. **7**: 217–229.

- FREEBERG J.A. 1962. *Lycopodium prothalli* and their endophytic fungi as studied *in vitro*. – Am. J. Bot. **49**: 530–535.
- FREEBERG J.A., WETMORE R.H. 1957. Gametophytes of *Lycopodium* as grown *in vitro*. – Phytomorphol. **7**: 204–217.
- GENSEL PG. 1992. Phylogenetic relationship of the Zosterophylls and Lycopsiids: evidence from morphology, paleoecology, and cladistics methods of inference. – Ann. Missouri Bot. Gard. **79**: 450–473.
- GENSEL PG, BERRY CM. 2001. Early Lycophyte evolution. – Am. Fern. J. **91**: 74–98.
- GARRATT MJ, TIMS JD, RICKARDS RB, CHAMBERS TC, DOUGLAS JG. 1984. The appearance of *Baragwanathia* (Lycophytina) in the Silurian. – Bot. J. Linn. Soc. **89**: 355–358.
- GOEBEL K., 1887. Über Protallien und Keimpflanzen von *Lycopodium inundatum*. – Bot. Zeit. **45**: 164–168.
- HACKNEY F.M.V. 1950. A review of and contribution to knowledge of *Phylloglossum drummondii* Kunze. – Proc. Linn. Soc. N. S. W. **75**: 133–152.
- HAINES A. 2003. The families Huperziaceae and Lycopodiaceae of New England – a taxonomic and ecological reference. Bowdoin: VF Thomas Co., 100 ss.
- HASABE M., MOTOMI LTO., KOFUJU R., UEDA K., JAWATSUKI K. 1993. Phylogenetic Relationship of Ferns Deduced from rbcL Gen Sequence. – J. Mol. Evol. **37**: 476–482.
- HEGNAUER R. 1962. Chemotaxonomie der Pflanzen, Band 1. Birkhäuser Verlag Basel und Stuttgart, s. 223–241.
- HEGNAUER R. 1986. Chemotaxonomie der Pflanzen, Band VII. Birkhäuser Verlag Basel, Boston und Stuttgart, s. 403–411.
- HERTER W. 1909a. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Lycopodium*. – Bot. Jahrb. **43**: Beibl. **98**: 1–56. t. 1–4.
- HERTER W. 1909b. Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Lycopodium*. Studien über die Untergattung *Urostachys*. – Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzgeogr., Leipzig, **43**; Beibl. **98**: 1–56.
- HERTER W. 1923. Itinera Herterianae 3. Heteropteridophyta austro-americana. – Beih. Bot. Zent-Bl. **39**: 248–256.
- HERTER W. 1950. Systema *Lycopodiorum*. Estudios Botánicos en la Region Uruguay 21. Montevideo, 50 ss.
- HOLUB J. 1964. *Lycopodiella*, nový rod řádu Lycopodiales. – Preslia **36**: 16–22.
- HOLUB J. 1975a. *Diphasiastrum*, a new genus in Lycopodiaceae. – Preslia **47**: 97–110.
- HOLUB J. 1975b. Notes on some species of *Diphasiastrum*. – Preslia **47**: 232–240.
- HOLUB J. 1983. Validation of generic names in Lycopodiaceae: with a description of a new genus *Pseudolycopodiella*. – Folia Geobot. Phytotaxon. **18**: 439–442.
- HOLUB J. 1985. Transfer of *Lycopodium* Species to *Huperzia*: with a Note on Generic Classification in Huperzia. – Folia Geobot. Phytotaxon. **20**: 67–80.
- HOLUB J. 1991. Some Taxonomic changes within Lycopodiales. – Folia Geobot. Phytotaxon. **26**: 81–94.
- HUEBER FM. 1983. A new species of *Baragwanathia* from the Sextant Formation (Emsian) Northern Ontario, Canada. – Bot. J. Linn. Soc **86**: 57–79.

- INUBUSHI Y., SANO T., TSUDA Y. 1964. Serratenediol: a new skeletal triterpenoid containing a seven member ring. – *Tetrahedron Let.* **21**: 1303–1310.
- IVANENKO YU.A., TZVELEV N.N. 2004. On the genus *Diphasiastrum* (*Lycopodiaceae*) in the eastern Europe. – *Bot. Zhurn.* **89**(1): 100–113.
- JERMY A.C. 1989. The history of *Diphasiastrum issleri* (*Lycopodiaceae*) in Britain and review of its taxonomic status. – *Fern Gaz.* **13**(5): 257–265.
- KĄCZKOWSKI J. 1993. *Biochemia roślin Tom 2, Metabolizm wtórny.* – Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, s. 248.
- KENRICK P., CRANE P.R. 1997a. The origin and early diversification of land plants: A Cladistic Study. Smithsonian Inst. Press, Washington. DC, s. 175–342.
- KENRICK P., CRANE P.R. 1997b. The origin and early evolution plants on land. – *Nature* **389**: 33–39.
- KLUK K. 1808. *Dykcyonarz Roślinny. Tom II.* – Drukarnia Xięży Piarów. Warszawa, s. 102–104.
- KORALL P., KENRICK P., THERRIEN J.P. 1999. Phylogeny of Selaginellaceae: Evolution of Generic/Subgeneric Relationship Based on *rbcL* gene Sequences. – *Int. J. of Plant Sci.* **160**(3): 585–594.
- KORNAŚ J. 1957. *Rośliny naczyniowe Górców.* – *Mon. Bot.* **5**: 1–260.
- KRANZ H.D., HUSS V.A.R. 1996. Molecular evolution of pteridophytes and their relationship to seed plants: evidence from complete 18 S rRNA gene sequences. – *Plant Syst. Evol.* **202**: 1–11.
- KRUKOWSKI M. 2008. Występowanie *Diphasiastrum issleri* (Rouy) Holub w Karkonoszach Polskich. II Ogólnopolska Konferencja Pteridologiczna, Zasoby paprotników w Polsce i możliwości ich ochrony. Wrocław, 17-19 września. s.11.
- KUKKONEN I. 1967. Studies on the variability of *Diphasium* (*Lycopodium*) *complanatum*. – *Ann. Bot. Fenn.* **4**(4): 441–470.
- KUKKONEN I. 1970. A nomenclatural note on the Fennoscandian *Diphasium complanatum*. – *Ann. Bot. Fenn.* **7**(1): 142.
- KUKKONEN I. 1984. Nomenclatural combinations of Finnish vascular plants. – *Ann. Bot. Fenn.* **21**(2): 209–211.
- KUKKONEN I. 1986. *Diphasiastrum complanatum* subsp. *zeilleri* (*Lycopodiaceae*): A new nomenclatural combination. – *Ann. Bot. Fenn.* **23**: 265.
- KUNZE G. 1843. *Phylloglossum* genus novum ex ordine novo – descript G. Kunze. – *Bot. Ztg.* **1**(42): 51–52.
- LANG W.H. 1899. The prothallus of *Lycopodium clavatum*. – *Ann. Bot.* **13**: 279–318.
- LEWIS L.A., MISHLER B.D., VILGALYS R. 1997. Phylogenetic Relationship of the Liverworts (Hepaticae), a Basal Embryophyte Lineage, Inferred from Nucleotide Sequence Data of the Chloroplast Gene *rbcL*. – *Mol. Phylogenet. Evol.* **7**(3): 377–393.
- LÖVE A., LÖVE D. 1958. Cytotaxonomy and classification of Lycopods. – *Nucleus* **1**: 1–10.
- LÖVE A., LÖVE D. 1961. Chromosome numbers of Central and Northwest European plant species. – *Opera Bot.* **5**: 1–58.
- LINNAEI C. 1753. *Species Plantarum. Tomus I. Impensis Laurentii Salvii. Holmiae*, 560 ss.

- LINNÉ C. 1810. *Species Plantarum*. Editio Quarta, Post Reichardiani Quinta Tomus V. Impensis G.C. NAUK. Berolini, s. 10–57.
- LIPSCOMB D.L., FARRIS J.S., KÄLLERSJÖ M., TEHLER A. 1998. Support, Ribosomal Sequences and the Phylogeny of the Eukaryotes. – *Cladistics* **14**: 303–338.
- ŁABĘDZKA I. 1980. Badanie chemizmu *Lycopodium complanatum* L. [*Diphasium complanatum* (L.) Rothm.]. ss. 24. Praca magisterska, Zakład Farmakognozji Akademii Medycznej w Warszawie.
- MA X.-Q., JIANG S.-H., ZHU D.-Y. 1998. Alkaloid patterns in *Huperzia* and some related genera of Lycopodiaceae sensu lato occurring in China and their contribution to classification – *Biochem. Sys. Ecol.* **26**: 723–728.
- MA X., GANG D.R. 2004. The *Lycopodium* alkaloids. – *Nat. Prod. Rep.* **21**: 752–772.
- MANHART J.R. 1995. Chloroplast 16S rDNA sequences and Phylogenetic relationships of fern allies and ferns. – *Am. Fern. J.* **85**: 182–192.
- MARKHAM K.M., MOORE N.A. 1980. Comparative flavonoids glycoside biochemistry as a chemotaxonomic tool in the subdivision of the classical ‘genus’ *Lycopodium*. – *Biochem. Syst. Ecol.* **8**(1): 17–20.
- MINYAEV N.A., IVANENKO YU. A. 1986. *Diphasiastrum montelii* (Lycopodiaceae). – *Bot. Zhurn.* **71**(8): 1122–1127.
- MIREK Z., PIĘKOS-MIRKOWA H., ZAJĄC A., ZAJĄC M. 2002. Flowering plants and pteridophytes of Poland. A checklist. – W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Science, Kraków, ss. 442.
- MITKA J. 2004. Taksonomia linneuszowska w dobie biologii molekularnej. – *Fragm. Florist. Geobot. Pol. Suppl.* **6**: 9–31.
- MUSZYŃSKI J. 1946. Widłaki i ich zastosowanie w lecznictwie. – *Farm. Pol.* **10**: 309–315.
- MUSZYŃSKI J. 1955. Alkaloidy i glikozydy flawonowe widłaków. – *Acta Soc. Bot. Pol.* **24**(2): 237–244.
- ØLLGAARD B. 1975. Studies in Lycopodiaceae, I. Observations on the structure of the sporangium wall. – *Am. Fern. J.* **65**: 19–27.
- ØLLGAARD B. 1979. Studies in Lycopodiaceae. II. The branching patterns and infrageneric groups of *Lycopodium* sensu lato. – *Am. Fern. J.* **65**(2): 49–61.
- ØLLGAARD B., 1985: Observations on the ecology of hybridisation in the clubmosses (*Lycopodiaceae*). – *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* **86B**: 245–251.
- ØLLGAARD B. 1987. A revised classification of the Lycopodiaceae *s. lat.* – *Opera Bot.* **92**: 153–178.
- ØLLGAARD B. 1989. Index of the Lycopodiaceae. *Biologiske Skrifter. Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* **34**: 1–135.
- ØLLGAARD B. 1990. Lycopodiaceae. – W: KUBITZKI, K. et al. (red.). Families and genera of vascular plants. Vol. 1. – Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, s. 31–39.
- ØLLGAARD B. 1992. Neotropical *Lycopodiaceae* – an overview. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* **79**: 687–717.
- ØLLGAARD B. 2004. Novelties in Neotropical *Lycopodiaceae*. – *Nord. J. Bot.* **23**: 31–47.

- ØLLGAARD B. 2012a. Nomenclatural changes in Brazilian Lycopodiaceae. – *Rodriguésia* **63**(2): 479–482.
- ØLLGAARD B. 2012b. New combinations in Neotropical *Lycopodiaceae*. – *Phytotaxa* **57**: 10–22.
- PACYNA A. 1972a. Biometrics and Taxonomy of the Polish Species of the Genus *Diphasium* Presl – *Fragm. Flor. Geobot.* **18**(3-4): 255–297.
- PACYNA A. 1972b. Polskie gatunki rodzaju *Diphasium* Presl i ich rozmieszczenie w kraju. – *Fragm. Flor. Geobot.* **18**(3-4): 310–341.
- PACYNA A. 1972c. Zarodniki i przedrośla widłaków. – *Wiad. Bot.* **16**(1): 57–63.
- PACYNA A. 2001. *Diphasiastrum issleri* (Rouy) Holub Widlicz (Widłak) Isslera. – W: KAŻMIERCZAKOWA R., ZARZYCKI K. (red.): Polska czerwona księga roślin. Paprotniki i rośliny kwiatowe. – Kraków, Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN, s. 31–32.
- PACYNA A. 2006. Taxonomic problem of the genus *Diphasiastrum* in Poland and Central Europe. – *Botanical Guidebooks* **29**: 7–26.
- PACYNA A. 2008a. Widlicz (Widłak) Zeillera. – W: MIREK Z., PIĘKOŚ-MIRKOWA H. (red), Czerwona Księga Karpat Polskich, Rośliny Naczyniowe. – Kraków, Instytut Botaniki W. Szafera, s. 26–27.
- PACYNA A. 2008b. Widlicz (Widłak) Isslera. – W: MIREK Z., PIĘKOŚ-MIRKOWA H. (red), Czerwona Księga Karpat Polskich, Rośliny Naczyniowe. – Kraków, Instytut Botaniki W. Szafera, s. 28–29.
- PACYNA A., TLĄKA D., WALUSIAK E. 2012. Widlicz Isslera w Babiogórskim Parku Narodowym. – *Parki Nar. Rezerw. Przym.* **31**(2): 131–133.
- PALISOT DE BEAUVOIS A.M.F.J. 1805. *Prodrome des cinquième et sixième familles de l'Aethéogamie. Les Mouses, Les Lycopodes.* Paris.
- PAWŁOWSKI B. 1956. *Flora Tatr, Rośliny Naczyniowe, Tom 1.* – Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, s. 127–131.
- PICHI-SERMOLLI R.E.G. 1959. Pteridophyta in *Vistas in Botany.* – Pergamon Press, London, s. 421–493.
- PIĘKOŚ-MIRKOWA H., MIREK Z. 2003. *Atlas Roślin Chronionych. Flora Polski.* – Multico Oficyna Wydawnicza, Warszawa, s. 476–477.
- PRESL K.B. 1845. *Botanische Bemerkungen.* – *Abhandlungen der Königlichen Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften.* Ser. 5, Prag **3**: 431–583.
- PRITZEL K.P. 1900. *Lycopodiaceae.* – W: ENGLER and PRANTL. *Nat. Pflanzenfamilien I,* – W. Engelmann, Leipzig, s. 563–606.
- QIU Y-L., PALMER J.D. 1999. Phyllogeny of early land plants: insights from genes and genomes. – *Trends. Plant Sci.* **4**(1): 26–30.
- RAUSCHERT S. 1967. *Taxonomie und Chorologie der Diphasium- Arten Deutschlands (Lycopodiaceae).* – *Hercynia* **4**: 439–487.
- RACIBORSKI M., SZAFAER W. 1919. *Flora Polska, Rośliny Naczyniowe Polski i Ziemi Ościennych. Tom 1.* – Nakładem Akademii Umiejętności w Krakowie, s. 36–39.
- RAUBESON L.A., JANSEN R.K., 1992. Chloroplast DNA Evidence on the Ancient Evolutionary Split in Vascular Land Plants. – *Science* **255**: 1697–1699.
- ROTHMALER W. 1944. *Pteridophyten-Studien I.* – *Feddes Repert.* **54**: 55–82.

- ROTHMALER W. 1962. Über einige *Diphasium* – Arten (Lycopodiaceae). – Feddes Rept. **66**: 234–236.
- RUTKOWSKI L. 2004. Klucz do oznaczania roślin naczyniowych Polski niżowej. – Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, ss. 816.
- SKOG J.E., HILL C.R. 1992. The Mesozoic herbaceous lycopsid. – Ann. Missouri Bot. Gard. **79**: 648–675.
- SMALL R.L., LICKEY E.B., SHAW J.S., HAUKE W.D. 2005. Amplification on noncoding chloroplast DNA for phylogenetic studies in lycophytes and monilophytes with a comparative example of relative phylogenetic utility from Ophioglossaceae. – Mol. Phylogenet. Evol. **36**: 509–522.
- SPRING A.F. 1842. Monographie de la famille des Lycopodiacees, premiere partie. – Mémoire de L'Academie Royale des Science Belgique **15**: 1–110.
- SPRING A.F. 1849. Monographie de la famille des Lycopodiacees, seconde partie. – Mémoire de L'Academie Royale des Science Belgique **24**: 1–358.
- STEWART W.N., ROTHWELL G.W. 1993. Paleobotany and the Evolution of Plants. – Cambridge Univ. Press, Cambridge, 521 ss.
- STOOR A.M., BOUDRIE M., JÉRÔME C., HARM K., BENNETT H.W. 1996. *Diphasiastrum oellgaardii* (Lycopodiaceae, Pteridophyta), a new lycopod species from Central Europe and France. – Feddes Rept. **107**(3-4): 149–157.
- SYRENIUSZ S. 1613. Zielnik z języka łacińskiego herbarzem zowią. – W Drukarni Bazylego Skalskiego. Kraków.
- SZAFER W., KULCZYŃSKI S., PAWŁOWSKI B. 1986. Rośliny Polskie. – Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, s. 20–23.
- SZWEYKOWSKA A., SZWEYKOWSKI J. 2006. Botanika, Tom 2 Systematyka. – Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 640 ss.
- SZYPUŁA W.J. 2013. O nowej i szybkiej metodzie otrzymywania kultur *in vitro* gametofitów *Huperzia selago*, widłaka będącego źródłem hupercyny A i innych alkaloidów. Interdyscyplinarne i aplikacyjne znaczenie nauk botanicznych. Streszczenia wystąpień ustnych i plakatów 56. Zjazdu Polskiego Towarzystwa Botanicznego, Olsztyn, 24-30 czerwca 2013, s.167–168.
- TOWERS G.H.N., MAAS W.S.G. 1965. Phenolic acids and lignins in the Lycopodiales. – Phytochemistry **4**: 57–66.
- TREUB M. 1884. Études sur les Lycopodiacees, I. Le prothalle du *Lycopodium cernuum* L. – Ann. Jard. Bot. Buiten-zorg **4**: 107–138.
- TREUB M., 1886. Études sur les Lycopodiacees. II. Le prothalle du *Lycopodium phlegmaria* L. – Ann. Jard. Bot. Buiten-zorg **5**: 87–114.
- VALENTINE D.H. 1964. Lycopodiaceae L. – W: TUTIN T.G., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A., VALENTINE D.H., WALTERS S.M., WEBB D.A. (red.), Flora Europea. Vol. I. – Cambridge University Press, Cambridge, s. 3–4.
- VALENTINE D.H., MOORE D.M. 2007. Lycopodiaceae L. – W: TUTIN T.G., BURGESS N.A., CHATER A.O., EDMONDSON J.R., HEYWOOD V.H., MOORE D.M., VALENTINE D.H., WALTERS S.M., WEBB D.A. (red.), Flora Europea. Vol. I. s. 3-5. Wyd. 2, druk 3. – Cambridge University Press, Cambridge, s. 3–5.

- VICTORIN F.M. 1925. Les Lycopodineés du Québec et leurs formes mineures. – *Contra. Lab. Bot. Univ. Montréal* **3**: 1–121.
- VOGEL I.C., RUMSEY F.J. 1999. On the status of *Diphasiastrum oellgaardii* (Lycopodiaceae, Pteridophyta). – *Feddes Repert.* **110**(5-6): 439–445.
- VOIRIN B., JAY M. 1978. Contribution of flavone biochemistry to systematics of the Lycopodiales order *Lycopodium* genus. – *Biochem. Syst. Ecol.* **6**: 95–97.
- VOIRIN B., LEBRETON P. 1967. Recherches chimiotaxonomiques sur les plantes vasculaires. Sur la présence de métyl-6 chrysine chez la fougère *Lonchitis tisserantii* Alston et Tardieu. – *Bulletin de la Société de Chimie Biologique* **49**(10): 1402–1405.
- WAGA J. 1848. *Flora Polska Jawnokwiatowych Rodzajów*. Drukarnia Stanisława Strąbskiego. Warszawa.
- WAGNER W.H.JR., BEITEL J.M. 1992. Generic classification of modern North American Lycopodiaceae. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* **79**: 676–686.
- WAGNER WH, BEITEL MJ. 1993. Lycopodiaceae Mirbel – clubmoss family. – *W: Flora of North America Editorial Committee. ed. Flora of North America North of Mexico, vol. 2: Pteridophytes and gymnosperms*. New York: Oxford University Press, s. 18–37.
- WHITTIER D.P. 1977. Gametophytes of *Lycopodium obscurum* as grown in axenic culture. – *Can. J. Bot.* **55**: 563–567
- WHITTIER D.P. 1981. Gametophytes of *Lycopodium digitatum* (formerly *L. complanatum* var. *flaellifare*) as grown in axenic culture. – *Bot. Gaz.* **142**: 519–524.
- WHITTIER D.P., STROCHOVA H. 2007. The gametophyte of *Huperzia selago* in Culture. – *Am. Fern J.* **97**(3): 149–154.
- WHITTIER D.P., Webster T.R. 1986. Gametophytes of *Lycopodium lucidulum* from axenic culture. – *Am. Fern J.* **76**(2): 48–55
- WIKSTRÖM N., KENRICK P. 1997. Phylogeny of Lycopodiaceae (Lycopsida) and the Relationship of *Phylloglossum drummondii* Kunze Based on rbcL sequences. – *Int. J. Plant Sci.* **158**(6): 826–871.
- WIKSTRÖM N., KENRICK P., CHASE M. 1999. Epiphytism and terrestrialization in tropical *Huperzia* (Lycopodiaceae). – *Plant. Syst. Evol.* **218**: 221–243.
- WIKSTRÖM N., KENRICK P. 2000a. Phylogeny of epiphytic *Huperzia* (Lycopodiaceae): paleotropical and neotropical clades corroborated by rbcL sequences. – *Nord. J. Bot.* **20**: 165–171.
- WIKSTRÖM N., KENRICK P. 2000b. Relationships of *Lycopodium* and *Lycopodiella* based on combined on plastid rbcL gene and trnL intron sequence data. – *Sys. Bot.* **25**: 459–510.
- WIKSTRÖM N., KENRICK P. 2001. Evolution of Lycopodiaceae (Lycopsida): Estimating Divergence Times from rbcL Gene Sequences by Use of Nonparametric Rate Smoothing. – *Mol. Phylogenet. Evol.* **19**(2): 177–186.
- WILCE J.H. 1965. Section *Complanata* of the genus *Lycopodium*. *Beih. – Nova Hedwigia* **19**: I-IX, 1–233.

- WILCE J.H. 1972. Lycopod spores, I. General Spore Patterns and the Generic Segregates of *Lycopodium*. – Am. Fern. J. **62**: 65–79.
- URZĘDÓW MARCIN (Marcin z Urzędowa). 1595. Herbarz Polski, to jest o przyrodzeniu ziół i drzew rozmaitych (...). – Drukarnia Łazarzowa. Kraków.
- YAN Y., PING Y., CHEN B., LU L., LI Z., ZHANG X., ZHOU L., QIU M. 2008. Polyhydroxyserratane triterpenoids from *Diphasiastrum complanatum*. – Phytochemistry **69**: 506–510.
- YATSENTYUK S.P., VALIEJO – ROMAN K.M., SAMIGULLIN T.H., WIKSTRÖM N., TROITSKY A.V. 2001. Evolution of Lycopodiaceae Inferred from Spacer Sequencing of Chloroplast rRNA Genes. – Russ. J. Gen. **37**(9): 1068–1073.

Summary

The family Lycopodiaceae, established in its original classification scheme by Carl Linnaeus in 1753, is still recognized but the number of genera it contains varies. In the traditional classification systems of the clubmosses, based on the morphological, paleontological, karyological and phytochemical data, two distinct approaches can be distinguished. Some authors, e.g. Pichi-Sermolli (1959), Valentine (1964), Wilce (1972), Øllgaard (1987) and Braekman *et al.* (1974, 1980) state that in spite of the differences between particular genera, all of them, i.e. *Lycopodium*, *Huperzia*, *Diphasiastrum*, *Lycopodiella*, *Phlegmariurus* and *Phylloglossum* should be included in one family, Lycopodiaceae. On the contrary, other botanists reckon that the family Huperziaceae with the genera *Huperzia* and *Phlegmariurus* should be distinguished from the Lycopodiaceae *s.l.* family as first postulated by Rothmaler (1944, 1962). This view is shared by Holub (1964, 1975, 1983, 1985, 1991), Ching (1981) and Ma *et al.* (1998).

The first taxonomical revision of the family Lycopodiaceae (Rothmaler 1944, 1962) and defining of the new family Huperziaceae justified separation Lycopodiaceae *sensu lato* and Lycopodiaceae *sensu stricto*. Up to now, however, one comprehensive system of classification of the clubmosses has not been firmly established. In most published studies, monographs, floras or plant identification keys, the systems according to Rothmaler (1944, 1962), Holub (1964, 1975, 1983, 1985, 1991) or Øllgaard (1987) are used interchangeably or in various combinations.

The newest methods of the clubmoss classification, using DNA sequences, seem to confirm the earlier data obtained by traditional analyses of morphological, anatomical, cytological and phytochemical traits. Gene trees constructed based on molecular data are thought to be more accurate and less ambiguous representations of phylogenetic relationships than trees based on solely morphological comparisons. Although such an assumption is generally correct, a gene tree is not identical with a species tree (Brown 2009). When the molecular clock method is used to estimate the gene divergence time, it does not determine the speciation event. In the case of dating very old nodes (e.g. 50 million year old or older), the analytical error may be not

significant (Brown 2009). The differences may become evident when the first speciation is soon followed by another speciation in one clad. Then the sequences of branches in the gene tree and the species tree may differ (Brown 2009). For most of the clubmosses in question, the speciation event is comparatively old, from before 50 million years. For these species, the phylogenetic trees based on the gene analyses correspond well to the phylogenetic trees constructed by the traditional methods of Linnaean taxonomy.