

JANUSZ BŁASZKOWSKI

*Katedra Fitopalogii, Wydział Kształtowania Środowiska i Rolnictwa*

*Akademia Rolnicza*

*Słowackiego 17, 71-434 Szczecin*

*E-mail: jblaszkowski@agro.ar.szczecin.pl*

## PRZESZŁOŚĆ, TERAŹNIEJSZOŚĆ I PRZYSZŁOŚĆ KLASYFIKACJI ARBUSKULARNYCH GRZYBÓW MIKORYZOWYCH

Najbardziej rozpowszechnionymi grzybami glebowymi, o kluczowym znaczeniu dla roślin, są arbuskularne grzyby mikoryzowe (AGM) (GERDEMANN 1968). Współżyją one w obligatoryjnej symbiozie z co najmniej 80% wszystkich roślin kuli ziemskiej (GIANINAZZI i GIANINAZZI-PEARSON 1986). Jeszcze niedawno uznawano (GERDEMANN 1968; HARLEY i HARLEY 1987, 1990), że tylko rodziny Brassicaceae i Chenopodiaceae skupiają stosunkowo dużą liczbę gatunków roślin, które są niemikoryzowe lub rzadko współżyją z AGM. Jednak wyniki ostatnich badań świadczą, że mikoryzy tworzone przez niektóre gatunki AGM nie reagują w powszechnie używanych barwnikach (MORTON i REDECKER 2001) i duża część AGM różnych ekosystemów nie zarodnikuje w ogóle lub zarodnikuje sezonowo w warunkach polowych (BŁASZKOWSKI i współaut. 2002a, c; STUTZL i MORTON 1996). To mogło być przyczyną błędnego wniosku o statusie mikoryzowym wielu taksonów roślin i przez to potwierdza wniosek wyrażony przez Komitet Europejskiego Banku Glomeromycota w 1993 r., że „rośliny nie posiadają korzeni, lecz mają mikoryzy”.

Omawianą symbiozę roślin nazywa się arbuskularną, ponieważ jedyną strukturą obecną w komórkach tego rodzaju mikoryz są arbuskule, tj. krzaczasto rozgałęzione końce strzępek, które biorą udział w dwustronnej wymianie węgla, fosforu i innych fizjologicznie znaczących cząstek (SMITH i READ 1997).

Mikoryzę arbuskularną odkrył polski mikolog, Franciszek KAMIENSKI, u *Monotropa hypopitys* L. (KAMIENSKI 1881).

Współdziałanie AGM i roślin prowadzi do różnych obustronnych korzyści (HAYMAN 1983). Grzyby korzystają z łatwo dostępnego węgla asymilowanego przez rośliny. JAKOBSEN i ROSENDAHL (1990) oszacowali, że AGM mogą wykorzystywać do 20% związanego węgla w roślinie, głównie wskutek zamiany glukozy w trehalozę (SHACHAR-HILL i współaut. 1995). Korzyści odnoszone przez rośliny współżyjące z AGM przede wszystkim wynikają z poprawienia odżywienia i przez to wzrostu i produktywności większości roślin naczyniowych (HAYMAN 1983). Stymulacja wzrostu wynika ze zwiększonej ilości pobranego fosforu, i w mniejszym stopniu azotu, przez stosunkowo duży i fizjologicznie aktywny kompleks korzenia z grzybem (HARLEY i SMITH 1983). Ponadto AGM oddziaływały korzystnie na sukcesję (TADYCH i BŁASZKOWSKI 2000, JANOS 1980), konkurencyjność (ALLEN i ALLEN 1984, FITTER 1977), fenologię roślin (ALLEN i ALLEN 1986) i ilość produkowanego przez nie pyłku (LAU i współaut. 1995) oraz podtrzymywały różnorodność gatunkową zbiorowisk wskutek wyrównywania poziomu odżywienia roślin przez przemieszczanie składników pokarmowych z roślin lepiej odżywionych do roślin o słabszej kondycji za pośrednictwem pomostów grzybniowych (NEWMAN 1988). Grzyby arbuskularne zwiększały również tolerancję roś-

lin na metale ciężkie (DEHN i SCHÜEPP 1989, GRIFFIOEN i ERNST 1989, TURNAU i HASELWANDTER 2002), silne zasolenie gleby (RUIZ-LOZANO i AZCÓN 2000) i uodparniały rośliny na stresy wodne (STAHL i SMITH 1984) oraz patogeniczne grzyby i nicienie (AZCÓN-AZCÓN i współaut. 2002, POZO i współaut. 2002, SCHÖNBECK 1978).

Grzyby arbuskularne zawsze stwarzały duże problemy taksonomiczne i ich umiejscowienie w systemie klasyfikacji grzybów ciągle budziło wątpliwości, głównie z powodu trudności izolowania ich zarodników z gleby i utrzymywania tych grzybów w żywych kulturach.

Odkrywcą regularnego współwystępowania zarodników i sporokarpów grzybów z rodziny Endogonaceae Paol. z mikoryzami wezykularno-arbuskularnymi roślin był PEYRONEL (1923). On też po raz pierwszy zasugerował, że grzyby z tej rodziny są sprawcami mikoryz.

Pierwszą monografię rodziny Endogonaceae, rozpatrywanej w rzędzie Mucorales (Zygomycetes), przygotował THAXTER (1922). Grzyby tej rodziny zostały rozmieszczone w czterech rodzajach tworzących zarodniki w sporokarpach: *Endogone* Link: Fries, *Glaziella* Berk., *Sclerocystis* Berk. et Broome i *Sphaerocreas* Sacc. et Ellis. W 1935 r. ZYCHA przeniósł jednogatunkowy rodzaj *Sphaerocreas* do rodzaju *Endogone*. Istniejące rodzaje zawierały gatunki tworzące zarówno chlamydospory, jak i zygosporę. THAXTER (1922) i GODFREY (1957) sądzili, że gatunki chlamydosporowe są anamorfami taksonów tworzących zygosporę. Podstawą tego wnioskowania było znalezienie obu tych rodzajów zarodników w sporokarpach *Glomus fasciculatum* (Thaxter) Gerd. et Trappe emend. Walker et Koske i *G. microcarpum* Tul. et Tul. [w tamtym okresie znane jako *End. fasciculata* Thaxter i *End. microcarpa* (Tul. et Tul.) Tul. et Tul.].

Wiele cennych danych o biologii grzybów z rodziny Endogonaceae otrzymano z ich badań w kulturach wazonowych. Poznano m. in. sposób kiełkowania zarodników tych grzybów, ich cykle życiowe, wewnątrzkomórkową strukturę ścian zarodników i sposób kolonizowania korzeni (MOSSE 1959, 1970). Stwierdzono, że niektóre taksony tworzą w korzeniach roślin mikoryzy wezykularno-arbuskularne, podczas gdy mikoryzy innych gatunków nie posiadają wezykul. Jeszcze inne gatunki albo wiązały się z ektomikoryzami w wa-

runkach polowych (GERDEMANN i TRAPPE 1974) lub tworzyły ektomikoryzy w jednogatunkowych kulturach (FASSI 1965, WALKER 1985). Pierwszy klucz do rozpoznawania morfotypów odkrytych zarodników grzybów z Endogonaceae opracowali MOSSE i BOWEN (1968).

W 1974 r. GERDEMANN i TRAPPE zrewidowali rodzinę Endogonaceae. W rodzinie tej, nadal utrzymywanej w rzędzie Mucorales, scharakteryzowano 44 gatunki rozmieszczone w 7 rodzajach. Spośród nich, wiele taksonów zdefiniowano na nowo, a dwa rodzaje (*Acaulospora* Gerd. et Trappe i *Gigaspora* Gerd. et Trappe) i 12 gatunków opisano po raz pierwszy. Rodzaj *Endogone* zawierał 11 gatunków z zygosporami zgrupowanymi w sporokarpach. Dwa z nich, *End. lactiflua* Berk. et Broome i *End. flammicorona* Trappe et Gerd., tworzyły ektomikoryzy (FASSI 1965, GERDEMANN i TRAPPE 1974, WALKER 1985). Według GERDEMANN i TRAPPE (1974) pozostałe gatunki z rodzaju *Endogone* były ektomikoryzy lub grzybami saprotroficznymi. Rodzaj *Glomus* Tul. et Tul. z 19 gatunkami [wtedy z dwoma odmianami *Gl. macrocarpum* Tul. et Tul., tj. *Gl. macrocarpum* var. *macrocarpum* Tul. et Tul. i *Gl. macrocarpum* var. *geosporus* (Nicol. et Gerd.) Gerd. et Trappe], oryginalnie utworzony przez TULASNE i TULASNE (1845), i rodzaj *Sclerocystis* z czterema taksonami zawierały gatunki tworzące chlamydospory blastycznie na końcach strzępek zarodnikotwórczych. W przeciwieństwie do sporokarpicznych *Sclerocystis* spp., uznano że chlamydospory przedstawicieli rodzaju *Glomus* występują głównie w luźnych agregatach lub pojedynczo w glebie, chociaż rodzaj ten również skupiał gatunki tworzące zwarte sporokarpy z lub bez peridium (splot strzępek otaczający zarodnik). Gatunki z rodzaju *Glomus* tworzyły mikoryzy wezykularno-arbuskularne lub tylko arbuskularne. Wyróżniającą cechą przedstawicieli rodzaju *Sclerocystis* było tworzenie chlamydospor skupionych w jednej warstwie wokół wolnego od zarodników splotu strzępek. Nowo utworzone rodzaje *Acaulospora* i *Gigaspora* tworzyły azygosporę pojedynczo w glebie, chociaż nie obserwowano partogenetycznego procesu rozwoju ich zarodników. Gatunki z rodzaju *Acaulospora* tworzyły zarodniki bocznie na ramieniu pęcherza zarodnikotwórczego, a zarodniki taksonów z rodzaju *Gigaspora* powstawały szczytowo na końcu bulwiasto roz-

dętej strzępki zarodnikotwórczej. Rodzaje *Glaziella* i *Modicella* Kanouse były reprezentowane przez gatunki odpowiednio sporangialne i chlamydosporowe.

W 1979 r. Ames i Schneider utworzyli nowy rodzaj w rodzinie Endogonaceae, *Entrophospora* Ames et Schneider z *Ent. infrequens* (HALL) Ames et Schneider. *Entrophospora infrequens* została oryginalnie opisana jako *Gl. infrequens* Hall (HALL 1977). Najbardziej wyróżniającą cechą tego grzyba było urzeźbienie strukturalnej warstwy jego zarodników, składające się z zębatych wyrostków. Błędne umiejscowienie tego grzyba w rodzaju *Glomus* wynikało z uwzględnienia niekompletnych zarodników. Opisane zarodniki posiadały krótki trzonek przypominający trzonek zarodnikotwórczy grzybów z rodzaju *Glomus*. Zarodniki znalezione przez Ames i Schneider były morfologicznie identyczne, ale rozwijały się wewnątrz ramienia pęcherza zarodnikotwórczego. Ten sposób formowania zarodników nie był wcześniej znany.

W tym samym roku BENJAMIN (1979) zdefiniował na nowo rząd Mucorales, pozostawiając w nim tylko grzyby będące głównie saprotrofami lub niehaustorialnymi pasożytami, które rozmnażają się bezpłciowo przez sporangia, sporangiole, merosporangia i czasami przez chlamydospory, artrospory lub komórki drożdżoidalne. W konsekwencji przeniósł on rodzinę Endogonaceae do rzędu Endogonales utworzonego przez MOREAU (1953).

W 1979 r. WALKER ustanowił następny rodzaj w Endogonaceae, *Complexipes* Walker z jednym gatunkiem, *C. moniliformis* Walker. Urzeźbione zarodniki *C. moniliformis*, przypominające zarodniki grzybów z rodzaju *Glomus*, zostały wyizolowane ze strefy korzeni *Parthenociscus quinquefolia* (L.) Planch. rosnącego na plantacji sosny. Nie poznano cech mikoryz tego grzyba. Zarodniki *C. moniliformis* przypominały zarodniki pokryte ząbkowatymi wyrostkami (ang. crenulate spores) znalezione przez MOSSE i BOWEN (1968) w Nowej Zelandii i Australii oraz spory szczepów grzyba E związane z ektendomikoryzami drzew z rodzaju *Pinus* (MIKOLA 1965, WICOX i współaut. 1974).

DANIELSON (1982) sugerował, że *C. moniliformis* należy do Ascomycota. YANG i WILCOX (1984) zaklasyfikowali szczepy grzyba E i *C. moniliformis* do nowego gatunku z rodzaju *Tricharina* Eckblad, *T. mikolae* Yang et Wilcox (Discomycetes, Ascomycota). Następnie YANG

i KORF (1905) wyodrębnili z rodzaju *Tricharina* nowy takson, *Wicoxina* Yang et Korf gen. nov. (Pezizales) z anamorficznymi chlamydosporami szczepów grzyba E i *C. moniliformis*.

Od 1984 r. rodzaje *Glaziella* i *Modicella* nie były rozpatrywane w rodzinie Endogonaceae. Obecność przegród we fragmentach sporokarpów *Gla. aurantiaca* (Berk. et Curtis) Cooke zadecydowała, że grzyb ten najpierw został przeniesiony do Deuteromycotina (GIBSON 1984), a później do nowego rzędu, Glaziellales GIBSON z jedną rodziną, Glaziellaceae Gibson (GIBSON i współaut. 1986). Rodzaj *Modicella* przeniesiono do rodziny Mortierellaceae (TRAPPE i SCHENCK 1982).

W 1986 R. WALKER i SANDERS wyodrębnili z rodzaju *Gigaspora*, zawierającego gatunki z zarodnikami nie posiadającymi wewnętrznej ściany, rodzaj *Scutellospora* Walker et Sanders z grzybami tworzącymi zarodniki z co najmniej jedną wewnętrzną ścianą, nie mającą fizycznego związku z ich strukturalną ścianą.

Bardzo znaczący wkład do wiedzy o klasyfikacji i naturze grzybów arbuskularnych pochodzi od MORTONA i BENNY (1990). W rewizji tych autorów wszystkie grzyby glebowe tworzące arbuskule w korzeniach roślin łądowych zostały umieszczone w nowym rzędzie, Glomales Morton et Benny, składającym się z dwóch podrzędów, Glomineae Morton et Benny i Gigasporineae Morton et Benny. Pierwszy podrząd obejmował rodzinę Glomaceae Pirozynski et Dalpé, z rodzajami *Glomus* i *Sclerocystis*, i rodzinę Acaulosporaceae Morton et Benny fam. nov., z rodzajami *Acaulospora* i *Entrophospora*. Drugi podrząd zaproponowano dla rodziny Gigasporaceae Morton et Benny fam. nov. z rodzajami *Gigaspora* i *Scutellospora*.

Poza różnicami w sposobie tworzenia zarodników i ich wewnątrzkomórkowej strukturze, taksony w podrzędzie Glomineae wyróżniała zdolność formowania wezykul, które nie występują w mikoryzach przedstawicieli podrzędu Gigasporineae.

Grzyby z rodzaju *Endogone* pozostały w rodzinie Endogonaceae Paol. emend. Morton et Benny umiejscowionej w rzędzie Endogonales Moreau ex R. K. Benjamin emend. Morton et Benny zawierającym taksony tworzące wyłącznie zygospory w zwartych sporokarpach.

W 1990 r. ALMEIDA i SCHENCK uznali, że z wyjątkiem *Scl. coremioides* Berk. et Broome, istnieje ciągłość cech morfologicznych między sporokarpicznymi *Glomus* spp. i pozostałymi

przedstawicielami rodzaju *Sclerocystis*. W rezultacie pięciogatunkowy rodzaj *Sclerocystis* został zredukowany do jednogatunkowego.

W 2000 r. REDECKER i współaut., wykorzystując dane z badań morfologicznych i molekularnych, przenieśli *Scl. coremioides* do rodzaju *Glomus* i przez to wyeliminowali rodzaj *Sclerocystis* z królestwa Fungi.

W 2001 r., w oparciu o dane z badań molekularnych, morfologicznych i biochemicznych, MORTON i REDECKER (2001) utworzyli dwie nowe rodziny w rzędzie Glomales, tj. Archaeosporaceae Morton et Redecker i Paraglomaceae Morton et Redecker. Każda z tych rodzin była filogenetycznie odległa od siebie i od innych rodzin z rzędu Glomales, mimo podobieństw w morfologii mikoryz. Rodzina Archaeosporaceae zawierała jeden rodzaj, *Archaeospora* Morton et Redecker, z trzema gatunkami tworzącymi nietypowe zarodniki przypominające pod względem sposobu ich formowania zarodniki grzybów z rodzaju *Acaulospora*. Ściana zarodników gatunków z *Archaeospora* jest wielowarstwowa i zawiera grubą, giętką najbardziej wewnętrzną warstwę. Zarodniki tej grupy grzybów nie posiadają cienkich, dwuwarstwowych, giętkich ścian wewnętrznych i tarczy kiełkowej, która występuje u wszystkich gatunków z rodziny Acaulosporaceae. Dwa gatunki, *Ar. gerdemanni* (Rose, Danielson et Trappe) Morton et Redecker i *Ar. leptoticha* (Schenck et Smith) Morton et Redecker, były dimorficzne, formując również zarodniki podobne do tych z rodzaju *Glomus*. Rodzaj *Paraglomus* Morton et Redecker w rodzinie Paraglomaceae obejmował dwa gatunki tworzące zarodniki nierozróżnialne pod względem morfologii od tych z rodzaju *Glomus*.

W 2001 r. SCHÜBLER i współaut. (2001a) przenieśli grzyby arbuskularne do nowo utworzonej gromady, Glomeromycota C. Walker et Schuessler. Ich badania molekularne wykazały, że grzyby tej grupy są bardziej spokrewnione z grzybami gromad Ascomycota i Basidiomycota niż z przedstawicielami gromady Zygomycota.

Gromada Glomeromycota składa się z czterech rzędów, tj. Archaeosporales C. Walker et Schuessler, Glomerales Morton et Benny, Paraglomerales C. Walker et Schuessler i Diversisporales C. Walker et Schuessler, należących do klasy Glomeromycetes Cavalier-Smith.

Rząd Archaeosporales zawiera dwie rodziny, Archaeosporaceae z rodzajem *Archaeos-*

*pora* i Geosiphonaceae Engler et Gilg. emend. Schuessler z rodzajem *Geosiphon* (Kütz.) v. Wettstein emend. Schuessler. Rodzinę Geosiphonaceae reprezentuje jeden gatunek, *Geosiphon pyriformis* (Kütz.) v. Wettstein emend. Schuessler, grzyb współżyjący w endocytobiotycznym związku z sinicą, *Noctos punctiforme*; nie poznano jednak zdolności tego grzyba do tworzenia arbuskul w korzeniach roślin (SCHÜBLER 2002).

Rząd Glomerales skupia rodzinę Glomeraceae z rodzajem *Glomus*, a rząd Paraglomerales obejmuje rodzinę Paraglomeraceae z rodzajem *Paraglomus*.

W rodzaju *Glomus* wyodrębniono dwie grupy, *Glomus-A* i *Glomus-B*. Grupa *Glomus-A* skupia gatunki, których ściana zarodników nie posiada wewnętrznej, giętkiej warstwy. Grupę tę reprezentują m. in. *Gl. caledonium* (Nicol. et Gerd.) Trappe et Gerd., *Gl. coronatum* Giovannetti, *Gl. mosseae* (Nicol. et Gerd.) Gerd. et Trappe i *Gl. verruculosum* Błaszcz. Głównymi gatunkami tworzącymi grupę *Glomus-B* są *Gl. clarioideum* Schenck et Smith i *Gl. lamellosum* Dalpé, Koske et Tews. Wspólną cechą tych grzybów jest wewnętrzna, giętka warstwa ściany ich zarodników, która u drugiego gatunku barwi się różowo do czerwonego w odczynniku Melzera (BŁASZKOWSKI 2003, BŁASZKOWSKI i współaut. 2002b). Zdaniem SCHÜBLERA i współaut. (2001b) filogeneza *Gl. microcarpum*, gatunku typu, zadecyduje która z grup *Glomus-A* lub B będzie reprezentować rodzinę Glomeraceae, a która będzie składową nowej rodziny.

Najbardziej różnorodnym i kontrowersyjnym taksonem w omawianej klasyfikacji jest rząd Diversisporales. Obejmuje on trzy rodziny, Diversisporaceae fam. ined., Acaulosporaceae z rodzajami *Acaulospora* i *Entrophospora* oraz Gigasporaceae z rodzajami *Gigaspora* i *Scutellospora*. Domniemaną rodzinę Diversisporaceae utworzyły *Gl. etunicatum* Beck. et Gerd., *Gl. spurcum* Pfeiffer, Walker et Bloss emend. Kennedy, Stutzi et Morton i *Gl. versiforme* (Karsten) Berch, tj. grzyby, które w klasyfikacji MORTONA i BENNY (1990) znajdowały się w rodzinie Glomaceae wraz z innymi *Glomus* spp. i u których sposób powstawania zarodników i ich cechy morfologiczne nie przypominają w niczym grzybów z rodzin Acaulosporaceae i Gigasporaceae. A więc, obecnie grzyby tworzące glomoidalne zarodniki (podobne do zarodników *Gl. microcar-*

*pum*, gatunku typu) znajdują się w trzech odrębnych molekularnie grupach, z których każda w przyszłości prawdopodobnie przyjmie rangę rodziny.

Zaproponowany przez SCHÜBLERA i współaut. (2001a) i zaakceptowany przez mikologów system klasyfikowania AGM niewątpliwie zapoczątkował kolejny etap poznawania różnorodności tych znaczących dla roślin i środowiska organizmów z co najmniej dwóch powodów. Po pierwsze, autorzy omawianego systemu wykorzystali w badaniach molekularnych tylko 47 spośród 188 opisanych gatunków. W badaniach tych najliczniejszy rodzaj *Glomus* reprezentowało zaledwie 18,9% poznanych gatunków. Po drugie, zdaniem SCHWARZOTTA i współaut. (2001) formalne utworzenie rodziny Diversisporaceae lub innego taksonu w randze rodziny, i przez to potwierdzenie słuszności ustanowienia rzędu Diversisporales, wymaga odkrycia co najmniej nowego rodzaju.

Zdaniem BŁASZKOWSKIEGO (2003) gatunek typu tego rodzaju powinien tworzyć zarodniki, których sposób powstawania i kielkowania, jak również struktura wewnątrzkomórkowa są podobne do tych występujących w zarodnikach przedstawicieli rodzin Acaulosporaceae i Gigasporaceae. Z dotychczas opisanych gatunków, trzy, tj. *Gl. chimonobambusae* Wu et Liu, *Gl. dominikii* Błaszki i *Gl. scintillans* Rose et Trappe, spełniają ten wymóg. Po pierwsze, wszystkie trzy gatunki tworzą zarodniki z dwiema ścianami, tj. ścianą zarodnika i wewnętrzną ścianą przypominającą po względem morfologii i pełnionej funkcji ścianę kielkową grzybów z rodzajów *Acaulospora* i *Scutellospora*. Wszystkie *Glomus* spp. mają tylko ścianę zarodnika. Po drugie, zewnętrzna warstwa ściany zarodnika tych grzybów, tworząca powierzchnię zarodnika, jest strukturą trwałą i urzeźbioną drobnymi wyrostkami. Zewnętrzna warstwa zarodników większości gatunków z rodzaju *Glomus* łuszczy się z wiekiem i na ogół jest gładka. Ornamentacja zarodników *Gl. chimonobambusae*, *Gl. dominikii* i *Gl. scintillans* ładząco przypomina urzeźbienie 4 z 5 gatunków podgrupy *Scutellospora* scharakteryzowanej przez MORTONA (1995). Po trzecie, wewnętrzna warstwa ściany kielkowej zarodników *Gl. chimonobambusae*, *Gl. dominikii* i *Gl. scintillans* jest (1) otoczona cienką, giętką warstwą, (2) ma własności warstwy skórzastej *sensu* WALKER (1986) i (3) barwi się purpurowo w odczynniku Melzera. A więc,

umiejscowienie i własności fizyczne oraz biochemiczne tej warstwy są identyczne jak te wewnętrznej warstwy najbardziej wewnętrznej ściany kielkowej zarodników np. *Scu. calospora* (Nicol. et Gerd.) Walker et Sanders i *Scu. pellucida* (Nicol. et Schenck) Walker et Sanders. Ponadto wewnętrzna ściana zarodników *Gl. dominikii*, *Gl. scintillans* i prawdopodobnie *Gl. chimonobambusae*, jak sugerują mikrofotografie w artykule zawierającym oryginalny opis tego grzyba (WU i współaut. 1995), nie ma żadnego fizycznego kontaktu ze ścianą zarodnika i powstaje niezależnie oraz *de novo* po zakończeniu różnicowania się ściany zarodnika, podobnie jak u przedstawicieli *Acaulospora* i *Scutellospora*. W końcu, najbardziej unikatową strukturą zarodników *Gl. dominikii* i *Gl. scintillans* jest tarcza kielkowa, z której wyrasta strzępka kielkowa (BŁASZKOWSKI 2003). Tarcza kielkowa występuje również w zarodnikach grzybów z rodzaju *Acaulospora* i *Scutellospora*. Tarcza kielkowa *Gl. dominikii* i *Gl. scintillans* jest jednolitą strukturą o kształcie talerza i przez to najbardziej przypomina tarczę kielkową grzybów z rodzaju *Scutellospora*. U przedstawicieli rodzaju *Acaulospora*, tarcza kielkowa jest zbudowana ze zwiniętej strzępki.

Sugestię BŁASZKOWSKIEGO (2003) potwierdziły wyniki badań molekularnych zarodników *Gl. dominikii* i *Gl. scintillans* (WALKER i współaut., dane nie publikowane). Wykazały one również, że grzyby te są bardziej spokrewnione z gatunkami z rodzaju *Scutellospora* niż z *Acaulospora*, ale dzieli je statystycznie udowodniony dystans molekularny na poziomie rodziny. W konsekwencji, autorzy wymienionej wyżej pracy zaproponowali utworzyć nową rodzinę, Gerdemanniaceae C. Walker, Błaszki, Schuessler et Schwarzott, z nowym rodzajem, *Gerdemannia* C. Walker, Błaszki, Schuessler et Schwarzott. Jeżeli propozycja ta zostanie zaakceptowana, Gerdemanniaceae będzie pierwszą rodziną rzędu Diversisporales opublikowaną zgodnie z wymogami Międzynarodowego Kodeksu Botanicznego. Jednak z powodu braku dostępu do żywych zarodników *Gl. chimonobambusae*, gatunek ten na razie pozostawiono w rodzaju *Glomus*.

Innym nieopisanym grzybem arbuskularnym, utrzymywanym w żywych kulturach przez autora niniejszej pracy, a którego zarodniki pod względem cech morfologicznych i biochemicznych są podobne do zarodników

grzybów z zaproponowanego rodzaju *Gerdemannia*, jest morfotyp nazwany *Glomus* 12. Jedyną cechą różniącą zarodniki *Gl. dominikii*, *Gl. chimonobambusae*, *Gl. scintillans* i *Glomus* 12 jest brak urzeźbienia powierzchni spor ostatniego grzyba. *Glomus* 12 prawdopodobnie występuje powszechnie. Autor niniejszej pracy izolował zarodniki tego grzyba z prób glebowych pochodzących z różnych regionów Azji, Afryki, Europy i USA. DODD i KRIKUN (1984), EL-GIAHMI i współaut. (1976) oraz MOSSE i BOWEN (1968) znajdowali zarodniki *Glomus* 12, grzyba tworzącego białe zarodniki o siatkowatej powierzchni (ang. white reticulate spore fungus), w glebach Australii, Nowej Zelandii, Indii i Izraela. Jednak formalne przeniesienie *Gl. chimonobambusae* do rodzaju *Gerdemannia* i opisanie *Glomus* 12 jako nowego gatunku tego rodzaju muszą poprzedzić badania molekularne i morfologiczne ich zarodników oraz mikoryz pochodzących z jednogatunkowych kultur.

Własności struktury wewnątrzkomórkowej zarodników grzybów z rodzaju *Scutellospora* również wskazują, że gatunki tego rodzaju powinny znajdować w dwóch odrębnych jednostkach taksonomicznych. Rodzaj *Scutellospora* powinien skupiać gatunki podobne do *Scu. calospora*, gatunku typu, tj. grzyby tworzące zarodniki z więcej niż jedną wewnętrzną ścianą kielkową. Drugi rodzaj należałoby utworzyć z gatunków obecnego rodzaju *Scutellospora*, których zarodniki mają tylko jedną wewnętrzną ścianę, jak np. *Scu. persica* (Koske et Walker) Walker et Sanders. Inną cechą wyrażającą odrębność drugiej grupy grzybów jest urzeźbiona wyrostkami powierzchnia zarodników 4 z jej 5 gatunków. Potwierdzenie tej hipotezy i formalne ustanowienie nowego rodzaju dla omawianej grupy grzybów wymaga określenia ich oddalenia molekularnego od gatunków z grupy *Scutellospora* reprezentowanej przez *Scu. calospora*.

#### WNIOSKI

1. Od 1922 r., tj. roku opublikowania pierwszej monografii o grzybach z rodziny Endogonaceae, do 2004 r. klasyfikacja grzybów tworzących mikoryzy arbuskularne z roślinami lądowymi zmieniła się diametralnie.

2. Najbardziej znaczące udoskonalenia systemu klasyfikowania grzybów arbuskularnych zaproponowanego przez Thaxtera w 1922 r. zostały wprowadzone przez J. W. Gerdemanna i J. M. Trappego w roku 1974, J. B. Mortona i G. L. Benny w 1990 r. i A. Schüßlera i współaut. w 2001 r.

3. Formalne utworzenie nowej rodziny Gerdemanniaceae w istniejącym rzędzie Diversisporales pozwoli na wykluczenie z rodzaju *Glomus* kilka jego gatunków i przez to zbliżenie rodzaj *Glomus* do taksonu monofiletycznego.

4. Co najmniej dwa rodzaje powinny zostać wyodrębnione z rodzaju *Scutellospora*, pierwszy z gatunkami tworzącymi zarodniki z tylko jedną wewnętrzną ścianą kielkową, a drugi z grzybami mającymi zarodniki z więcej niż jedną ścianą kielkową.

#### THE PAST, THE PRESENCE, AND THE FUTURE OF CLASSIFICATION OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI

##### S u m m a r y

The systems of classification of fungi forming arbuscular mycorrhizae with terrestrial plants are presented and discussed. Additionally, the improvements

and changes needed to be incorporated in the classification of these fungi used at present are suggested.

#### LITERATURA

ALLEN E. B., ALLEN M. F., 1984. *Competition between plants of different successional stages: mycorrhizae as regulators*. Can. J. Bot. 62, 2625–2629.

ALLEN E. B., ALLEN M. F., 1986. *Water relations of xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizae and competition*. New Phytol. 104, 559–571.

- ALMEIDA R. T., SCHENCK N. C., 1990. *A revision of the genus Sclerocystis (Glomaceae, Glomales)*. Mycologia 82, 703–714.
- AMES R. N., SCHNEIDER R. W., 1979. *Entrophospora, a new genus in the Endogonaceae*. Mycotaxon 8, 347–352.
- AZCÓN-AGUILAR C., JAIZME-VEGA M. C., CALVET C., 2002. *The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to the control of soil-borne plant pathogens*. [W:] *Mycorrhizal technology in agriculture*. GIANINAZZI S., SCHÜEPPH., BAREA J. M., HASELWANDTER K. (red.). Birkhauser Verlag/Switzerland, 187–197.
- BENJAMIN R. K., 1979. *Zygomycete and their spores*. [W:] *The whole fungus*. Vol. II. KENDRICK B. (red.). National Museums of Canada. Ottawa, Canada, 573–622.
- BLASZKOWSKI J., 2003. *Arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota), Endogone, and Complexipes species deposited in the Department of Plant Pathology, University of Agriculture in Szczecin, Poland*. <http://www.agro.ar.szczecin.pl/~jblaszkowski/>.
- BLASZKOWSKI J., ADAMSKA I., CZERNIAWSKA B., 2002b. *Arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) of the Vistula Bar*. Acta Mycol. 37, 39–62.
- BLASZKOWSKI J., ADAMSKA I., MADEJ T., 2002a. *Glomus lamellosum (Glomales, Zygomycota), an arbuscular mycorrhizal fungal species new for Poland and Europe*. Mycotaxon 81, 281–292.
- BLASZKOWSKI J., TADYCH M., MADEJ T., 2002b. *Arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycota) of the Błędowska Desert, Poland*. Acta Soc. Bot. Pol. 71, 71–85.
- DANIELSON R. M., 1982. *Taxonomic affinities and criteria for identification of the common ectendomycorrhizal symbiont of pines*. Can. J. Bot. 60, 7–18.
- DEHN B., SCHÜEPP H., 1989. *Influence of VA mycorrhizae on the uptake and distribution of heavy metals in plants*. Agric. Ecosyst. Environm. 29, 79–83.
- DODD J. C., KRIKUN J., 1984. *Observations on endogonaceous spores in the Negev desert (Israel)*. Trans. Br. Mycol. Soc. 82, 536–540.
- EL-GIAHMI A. A., NICOLSON T. H., DAFT M. J., 1976. *Endomycorrhiza fungi from Libyan soils*. Trans. Br. Mycol. Soc. 67, 164–169.
- FASSI B., 1965. *Micorrhize ectotrofiche di Pinus strobus L. prodotte da un' Endogone (Endogone lactiflua Berk.)*. Allionia 11, 7–15.
- FITTER A. H., 1977. *Influence of mycorrhizal infection on competition for phosphorus and potassium by two grasses*. New Phytol. 79, 119–125.
- GERDEMANN J. W., 1968. *Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth*. Annu. Rev. Phytopath. 6, 397–418.
- GERDEMANN J. W., TRAPPE J. M., 1974. *The Endogonaceae in the Pacific Northwest*. Mycologia Mem. 5, 1–76.
- GIANINAZZI S., GIANINAZZI-D. PEARSON V., 1986. *Progress and headaches in endomycorrhiza biotechnology*. Symbiosis 2, 139–149.
- GIBSON J. L., 1984. *Glaziella aurantiaca (Endogonaceae) zygomycete or ascomycete?* Mycotaxon 20, 325–328.
- GIBSON J. L., KIMBROUGH J. W., BENNY G. L., 1986. *Ultrastructural observations on Endogonaceae (Zygomycetes). II. Glaziellales ord. nov. and Glaziellaceae fam. nov.: new taxa based upon light and electron microscopic observations of Glaziella aurantiaca*. Mycologia 78, 941–954.
- GODFREY R. M., 1957. *Studies of British species of Endogone. I. Morphology and taxonomy*. Trans. Br. Mycol. Soc. 40, 117–135.
- GRIFFIOEN W. A. J., ERNST W. H. O., 1989. *The role of VA mycorrhiza in the heavy metal tolerance of Agrostis capillaris L.* Agric. Ecosyst. Environm. 29, 173–177.
- HALL I. R., 1977. *Species and mycorrhizal infections of New Zealand Endogonaceae*. Trans. Br. Mycol. Soc. 68, 341–356.
- HARLEY J. L., HARLEY E. L., 1987. *A check-list of mycorrhiza in the British flora*. New Phytol. 105, 1–102.
- HARLEY J. L., HARLEY E. L., 1990. *A check-list of mycorrhiza in the British flora — second addenda and errata*. New Phytol. 115, 699–711.
- HARLEY J. L., SMITH S. E., 1983. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London.
- HAYMAN D. S., 1983. *The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis*. Can. J. Bot. 61, 944–963.
- JAKOBSEN I., ROSENDAHL L., 1990. *Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants*. New Phytol. 115, 77–83.
- JANOS D. P., 1980. *Mycorrhizae influence tropical succession*. Biotropica 12, 56–64.
- KAMIEŃSKI F., 1881. *Die Vegetationsorgane der Monotropa hypopitys L.* Bot. Zeitschr. 29, 225–234.
- LAU T.-C., LU X., KOIDE R. T., STAPHENSON A. G., 1995. *Effects of soil fertility and mycorrhizal infection on pollen production and pollen grain size of Cucurbita pepo (Cucurbitaceae)*. Plant, Cell Environm. 18, 169–177.
- MIKOLA P., 1965. *Studies on the ectendotrophic mycorrhiza of pine*. Acta For. Fenn. 75, 1–56.
- MOREAU F., 1953. *Les Champignons. Tome II. Systematique*. Encycl. Mycol. 23, 941–2120. Paul Lechevalier, Paris.
- MORTON J. B., 1995. *Taxonomic and phylogenetic divergence among five Scutellospora species based on comparative developmental sequences*. Mycologia 87, 127–137.
- MORTON J. B., BENNY G. L., 1990. *Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae*. Mycotaxon 37, 471–491.
- MORTON J. B., REDECKER D., 2001. *Two families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera Archaeospora and Paraglomus, based on concordant molecular and morphological characters*. Mycologia 93, 181–195.
- MOSSE B., 1959. *The regular germination of resting spores and some observations on the growth requirements of an Endogone sp. causing vesicular-ar-*

- buscular mycorrhiza*. Trans. Br. Mycol. Soc. 42, 273–286.
- MOSSE B., 1970. *Honey-coloured, sessile Endogone spores. I. Life history*. Arch. Microbiol. 70, 167–175.
- MOSSE B., BOWEN G. D., 1968. *A key to the recognition of some Endogone spore types*. Trans. Br. Mycol. Soc. 51, 469–483.
- NEWMAN E. I., 1988. *Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance*. Adv. Ecol. Res. 18, 243–270.
- PEYRONEL B., 1923. *Fructification de l'endophyte à véscicules des mycorrhizes endotrophes*. Bull. Soc. Myc. de France, 39.
- POZO M. J., SLEZACK-DESCHAUMES S., DUMAS-GAUDOT E., 2002. *Plant defense responses induced by arbuscular mycorrhizal fungi*. [W:] *Mycorrhizal technology in agriculture*. GIANINAZZI S., SCHÜEPP H., BAREA J. M., HASELWANDTER K. (red.), Birkhauser Verlag/Switzerland, 103–111.
- REDECKER D., MORTON J. B., BRUNS T. D., 2000. *Molecular phylogeny of the arbuscular mycorrhizal fungi Glomus sinuosum and Sclerocystis coremioides*. Mycologia 92, 282–285.
- RUIZ-LOZANO J. M. AZCÓN R., 2000. *Symbiotic efficiency and infectivity of an autochthonous arbuscular mycorrhizal Glomus sp. from saline soils and G. deserticola under salinity*. Mycorrhiza 10, 137–143.
- SHACHAR-HILL Y., PFEFFER P. E., DOUDS D., OSMAN S. F., DONER L. W., RATCLIFFE R. G., 1995. *Partitioning of intermediary carbon metabolism in VAM colonized leek*. Plant Physiol. 108, 7–15.
- SCHÖNBECK F., 1978. *Einfluss der endotrophen Mykorrhiza auf die Krankheitsresistenz höherer Pflanzen*. Z. PflKrankh. PflSchutz 85, 191–196.
- SCHÜBLER A., 2002. *Molecular phylogeny, taxonomy, and evolution of Geosiphon pyriformis and arbuscular mycorrhizal fungi*. Plant and Soil 244, 75–83.
- SCHÜBLER A., SCHWARZOTT D., WALKER C., 2001. *A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution*. Mycol. Res. 105, 1413–1421.
- SCHÜBLER A., GEHRIG H., SCHWARZOTT D., WALKER C., 2001. *Analysis of partial Glomales SSU rRNA gene sequences: implications for primer design and phylogeny*. Mycol. Res. 105, 5–15.
- SCHWARZOTT D., WALKER C., SCHÜBLER A., 2001. *Glomus, the largest genus of the arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales) is nonmonophyletic*. Mol. Phyl. Evol. 21, 190–197.
- SMITH S. E., READ D. J., 1997. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press. Harcourt Brace & Company, Publishers. San Diego, London, New York, Boston, Sydney, Tokyo, Toronto.
- STAHL P. D., SMITH W. K., 1984. *Effects of different geographic isolates of Glomus on the water relations of Agropyron smithii*. Mycologia 76, 261–267.
- STUTZL J. C., MORTON J. B., 1996. *Successive pot cultures reveal high species richness of arbuscular mycorrhizal fungi in arid ecosystems*. Can. J. Bot. 74, 1883–1889.
- TADYCH M., BŁASZKOWSKI J., 2000. *Succession of arbuscular mycorrhizal fungi in a deflation hollow of the Słowiński National Park, Poland*. Acta Soc. Bot. Pol. 69, 223–236.
- THAXTER R., 1922. *A revision of the Endogonaceae*. Proc. Am. Acad. Arts Sci. 57, 291–351.
- TRAPPE J. M., SCHENCK N. C., 1982. *Taxonomy of the fungi forming endomycorrhizae*. [W:] *Methods and principles of mycorrhizal research*. SCHENCK N. C. (red.). Amer. Phytopath. Soc. St. Paul, MN, 1–9.
- TULASNE L. R., TULASNE C., 1845. *Fungi nonnulli hypogaei, novi minus cogniti act*. Giorn. Bot. Ital. 2, 35–63.
- TURNAU K., HASELWANDTER K., 2002. *Arbuscular mycorrhizal fungi, an essential component of soil microflora in ecosystem restoration*. [W:] *Mycorrhizal technology in agriculture*. GIANINAZZI S., SCHÜEPP H., BAREA J. M., HASELWANDTER K. (red.), Birkhauser Verlag/Switzerland, 137–149.
- WALKER C., 1985. *Endogone lactiflua forming ectomycorrhizas with Pinus contorta*. Trans. Br. Mycol. Soc. 84, 353–355.
- WALKER C., 1986. *Taxonomic concepts in the Endogonaceae. II. A fifth morphological wall type in endogonaceous spores*. Mycotaxon 25, 95–99.
- WALKER C., 1979. *Complexipes moniliformis: a new genus and species tentatively placed in the Endogonaceae*. Mycotaxon 10, 99–104.
- WALKER C., SANDERS F. E., 1986. *Taxonomic concepts in the Endogonaceae: III. The separation of Scutellospora gen. nov. from Gigaspora Gerd. & Trappe*. Mycotaxon 27, 169–182.
- WILCOX H. E., GANMORE-NEUMANN R., WANG C. J. K., 1974. *Characteristics of two fungi producing ectendomycorrhizae in Pinus resinosa*. Can. J. Bot. 52, 2279–2282.
- WU C.-G., LIU Y.-S., HWUANG Y.-L., WANG Y.-P., CHAO C.-C., 1995. *GLOMALES OF TAIWAN: V. Glomus chinobambusae and Entrophospora kentnensis, spp. nov.* Mycotaxon 53, 283–294.
- YANG C. S., KORF R. P., 1985. *A monograph of the genus Tricharina and of a new segregate genus, Wilcoxina (Pezizales)*. Mycotaxon 24, 467–531.
- YANG C. S., WILCOX H. E., 1984. *An E-strain ectendomycorrhiza form by a new species, Tricharina miko-lae*. Mycologia 76, 675–684.
- ZYCHA H., 1935. *Mucorineae*. Kryptogamenfl. Mark Brandenburg 6a, Leipzig.