

EWOLUCJA STRATEGII ŻYCIOWYCH *GLOMALES*

Evolution of life strategies in *Glomales*

Ewa ŚLUSARCZYK

Summary: The paper presents an overview on arbuscular mycorrhizal fungi from the point of life strategies. The hypotheses on the origin of the mutualistic symbiosis between plants and fungi are presented and discussed. According to them the arbuscular mycorrhiza arose from the symbiotic contact of two partners that was either parasitic or saprophytic. The consequences of the lack of sexuality in fungal symbiont are discussed.

Key words: *Glomales*, *Zygomycetes*, arbuscular mycorrhiza, plant strategies

Ewa Ślusarczyk, Instytut Botaniki, Uniwersytet Jagielloński, ul. Lubicz 46, 31–512 Kraków

WSTĘP

Endomikoryza, tworzona przez grzyby z rzędu *Glomales* (klasa *Zygomycetes*), jest zjawiskiem szeroko rozpowszechnionym w przyrodzie [8, 18]. Jej potencjalne znaczenie dla człowieka wydaje się być ogromne: rekultywacja terenów zniszczonych w wyniku działalności gospodarczej (hałdy, wysypiska), podnoszenie plonu roślin hodowlanych, obniżenie ilości stosowanych nawozów sztucznych w uprawach rolnych, itp. [26]. Jednak należy sobie uświadomić, że znaczenie mikoryzy dla rośliny i osobno dla grzyba uczestniczącego w tej interakcji jest zupełnie różne, tak samo jak różne jest znaczenie dla człowieka, pragnącego wykorzystać mikoryzę dla własnych celów. Stąd rodzi się potrzeba badania i zrozumienia cech symbiozy między grzybem i rośliną, co może się odbyć tylko dzięki pełnemu poznaniu strategii życiowych poszczególnych symbiontów.

Koncepcja strategii życiowych pojawiła się po raz pierwszy w ekologii w odniesieniu do zwierząt [22]. Obecnie jest ona szeroko rozwijana i z powodzeniem udaje się ją stosować także

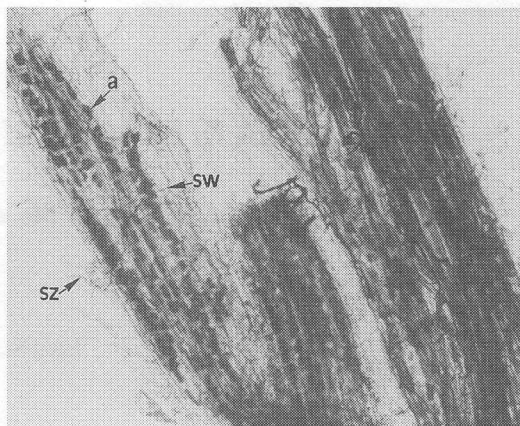
dla organizmów roślinnych, grzybów i *Prokaryota*. Strategię życiową można opisać w sposób prosty, a zarazem jednoznaczny, z punktu widzenia bioenergetyki organizmalnej, czyli działu ekologii badającego przepływ energii przez organizm (Weiner, informacja ustna). Jest to całokształt adaptacji, które umożliwiają przyswajanie energii i przekształcanie jej na tkanki własne lub tkanki potomstwa, przy czym adaptacje to cechy organizmu utrwalone na drodze doboru naturalnego. Podaną tu definicję często określa się terminem biologia gatunku, rezerwując pojęcie strategii życiowych dla adaptacji związanych bezpośrednio ze średnią długością życia osobnika, czasem dojrzewania i długością okresu reprodukcji, liczbą pozostawionego potomstwa oraz związkiem pomiędzy reprodukcją i przeżywalnością [22]. Dla potrzeb niniejszego opracowania pozostaną przy rozszerzonej definicji.

Dotychczas opracowano kilka modeli strategii życiowych dla roślin wyższych [7, 9, 19], a następnie próbowano zastosować je do grzybów. Ta operacja udała się tylko częściowo. Zadecydowała o tym znaczna odmienność grzybów, między innymi różnice w sposobach odży-

wiania i rozmnażania, ponadto fragmentaryczny stan wiedzy o tych organizmach i wpływające stąd problemy natury taksonomicznej. Szczególnie słabo poznane pod tym względem wydają się być grzyby, których owocniki lub spory są na tyle małe, że można je wykryć dopiero przy pomocy lupy bądź mikroskopu. Do takich organizmów należą grzyby z rzędu *Glomales*, tworzące związki endomikoryzowe z korzeniami roślin wyższych. Większość prac rozważających problem mikoryzy koncentruje się na strategiach roślin w odniesieniu do problemu symbiozy. W niniejszej pracy zostanie położony nacisk na cechy strategii życiowych grzybów z rzędu *Glomales*, chociaż ze względu na obligatoryjność symbiozy z ich strony, całkowite pominięcie symbionta roślinnego nie jest możliwe.

KRÓTKA CHARAKTERYSTYKA RZĘDU *GLOMALES*

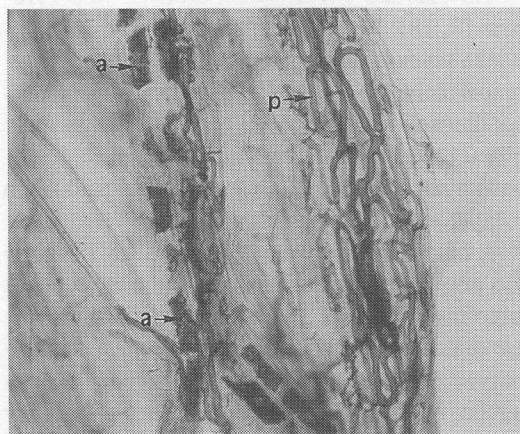
Rząd *Glomales* obejmuje około 130 gatunków grzybów podziemnych [15], zasiedlających gleby całej kuli ziemskiej. Mikoryzy arbuskularne, które tworzą one z roślinami wyższymi, są szeroko rozpowszechnione i występują u około 90% roślin lądowych na całym świecie [29]. *Glomales*, określane także skrótem AMF (Arbuscular Mycorrhizal Fungi), są grupą monofiletyczną, wyróżnianą na podstawie dwóch synapomorfii. Pierwsza to tworzenie umiejscowionej w korzeniu symbiozy z roślinami, natomiast druga, to występowanie wewnątrzkomórkowych arbuskul, będących łącznikiem pomiędzy symbiontami [15]. Na fazę wegetatywną AMF (Ryc. 1) składają się wewnątrz – i zewnątrzkorzeniowe, cenocytyczne strzępki, wewnątrzkomórkowe arbuskule oraz u niektórych gatunków pęcherzyki, zwane także wezikulami. Strzępki zewnątrzkorzeniowe wrastają w podłoże i pełnią funkcję strzępek absorpcyjnych lub tworzą pomosty między korzeniami blisko rosnących roślin (umożliwiając kolonizację nowych osobników), lub pomiędzy punktami penetracji strzępek do wnętrza tego samego korzenia. Funkcją strzępek wewnątrzkorzeniowych jest przewodzenie substancji pobieranych z gleby do arbuskul i wezikul, lub z tkanek rośliny do



Ryc. 1. Korzenie *Oxalis acetosella* z obficie wykształconą mikoryzą. Grzybnia wybarwiona błękitem trypanu. Widoczne struktury: arbuskule (a), strzępki wewnątrzkorzeniowe (sw) i strzępki zewnątrzkorzeniowe (sz).

Fig. 1. Mycorrhizal colonization found in *Oxalis acetosella* roots. Intracellular arbuscules (a), intraradical hyphae (sw), extraradical hyphae (sz) are visible. Mycelium stained with trypan blue.

grzybni. Strzępki te biorą również udział w kolonizowaniu coraz to nowych komórek gospodarza i w efekcie w wykształcaniu kolejnych arbuskul (Ryc. 2). Jest to szczególnie ważne ze

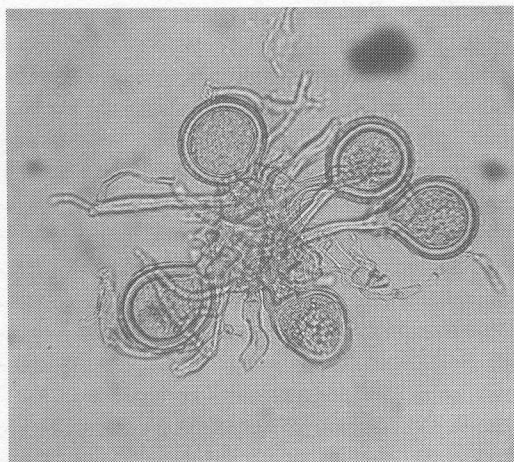


Ryc. 2. Mikoryza u *Oxalis acetosella*. Wewnątrzkomórkowe struktury mikoryzowe: drzewkowate arbuskule (a) i pelotony (p).

Fig. 2. Mycorrhiza in *Oxalis acetosella* roots. Intracellular structures of endomycorrhiza: tree-like arbuscules (a) and pelotons (p).

względem na krótkotrwałość tych struktur (zaledwie kilka dni), które są odpowiedzialne za wymianę metabolitów pomiędzy grzybem a rośliną. Pomiedzy ich cienką ścianą (wykazującą szereg modyfikacji w porównaniu ze ścianą innych regionów strzępek) a plazmolemą rośliny wykształca się powierzchnia wymiany (tzw. interface), uważana obecnie za główne miejsce transferu substancji pokarmowych pomiędzy symbiontami [5]. Pęcherzyki występujące tylko u części *Glomales* pełnią rolę organów gromadzących substancje zapasowe [3], jak również mogą pełnić funkcję diaspor, efektywnych przy kolonizacji korzeni roślin [14].

W fazie wegetatywnej egzystencja grzyba jest zależna od rośliny będącej gospodarzem, ponieważ organizmy te są obligatoryjnymi biotrofami [11]. *Glomales* rozmnażają się bezpłciowo przy pomocy spor (chlamydospory, azygospory) (Ryc. 3) produkowanych na zewnątrz, a



Ryc. 3. *Glomus fasciculatus*. Pęczek spor.

Fig. 3. *Glomus fasciculatus*. A bunch of spores.

czasem wewnątrz korzenia. Spory mogą być u niektórych gatunków zebrane w pęczki i okryte wspólną osłonką. Jeśli chodzi o rozmnażanie płciowe to większość badaczy uważa te grzyby za obligatoryjnie aseksualne. Istnieje tylko jedno doniesienie dotyczące rozmnażania płciowego u *Gigaspora decipiens* Hall & Abbott [28].

EWOLUCJA OBLIGATORYJNEJ SYMBIOZY *GLOMALES*

Powszechnie przyjmuje się, że związek *Glomales* z roślinami wyższymi ma charakter obligatoryjnej symbiozy [8], co można zdefiniować jako interakcję, w wyniku której wzrasta dostosowanie obydwu partnerów. W pracach mikologicznych przyjęło się również określenie: symbioza mutualistyczna [16]. Duża część badaczy traktuje mikoryzę jako „nową jakość”, coś w rodzaju superorganizmu. Przy tego typu podejściu holistycznym pomija się jednak fakt fakultatywności symbiozy ze strony większości gatunków roślin.

Ze względu na nieliczne skamieniałości, trudne do jednoznacznego zinterpretowania, nie sposób odtworzyć pierwszych etapów ewolucji, która zaowocowała powstaniem symbiozy mikoryzowej. Dzięki poniższym hipotezom można przynajmniej uprawdopodobnić jej przebieg. W 1921 roku Kidstone i Lang [10] zaprezentowali materiał obrazujący występowanie pęcherzyków i spor w obrębie ryzoidów *Rhynia* i *Asteroxylon* z wczesnego dewonu. Materiał sugeruje, że symbioza była już w tym okresie dobrze wykształcona. Jak słusznie zauważyli autorzy, nie można jednak wykluczyć, iż funkcja obserwowanych struktur była inna aniżeli w przypadku współczesnej mikoryzy arbuskularnej. Dalsze doniesienia na temat symbiozy pochodziły z dewońskiego *Psilophyton* [24] i kordaitów [25]. Szczególne znaczenie miało odnalezienie typowych arbuskul u *Antarcticycas* z triasu, co dowodziło istnienia dobrze rozwiniętej mikoryzy już w okresie karbońskim. Zgodnie z przyjętymi obecnie poglądami, wykształcenie mikoryzy było niezwykle istotnym czynnikiem dla inwazji ładu przez rośliny oraz ich późniejszej ekspansji w tym środowisku [21, 23]. Ze względu na niską zawartość materii organicznej, a tym samym brak zdolności utrzymywania wody i substancji organicznych przez ówczesną glebę, łąd był trudnym siedliskiem do życia. Ponieważ nie powstały jeszcze takie grupy, jak np. workowce [1], proces mineralizacji przebiegał niezwykle wolno. Hipotetycznie istniały dwie drogi rozwoju roślin. Jedną z nich to wykształcenie sobie

właściwych metod uzyskiwania substancji odżywczych i wody, a druga – utworzenie związków o charakterze symbiotycznym. Ta ostatnia droga była prawdopodobnie mniej energochłonna, ponieważ grzyby już wtedy posiadały wysoki stosunek powierzchni do objętości, wyższy aniżeli rośliny były w stanie wykształcić. Ze względu na szczególne zdolności grzybów do uruchamiania różnych form związków fosforu, podjęcie symbiozy przez rośliny rozwiązywało także problem pozyskiwania przez nie tego pierwiastka.

Glomales tworzące typ mikoryzy arbuskularnej włączono początkowo do klasy *Oomycetes* [20]. Dziś wiemy już, że są to przedstawiciele *Zygomycetes* [6, 12, 17]. Świadczyć o tym może obecność chityny w ich ścianach [14], perforacja przegród septowych przypominających sito [17], oraz wykształcanie u co najmniej jednego gatunku typowych zygospor [28]. Poza przynależnością grzybów arbuskularnych do *Zygomycetes* i faktem, że grupa ta była obecna już w karbonie, niewiele więcej wiemy o ich pochodzeniu. Za najbardziej prymitywny rodzaj z rzędu *Glomales* uważany jest rodzaj *Glomus*, ale nie potrafimy wskazać jego przodków. Rodzaj ten powstał w paleozoiku, najprawdopodobniej wtedy gdy pojawiły się pierwsze rośliny lądowe, a więc w okresie 350–460 mln lat temu [31]. Dwie kolejne rodziny tego rzędu, *Acaulosporaceae* i *Gigasporaceae*, wyróżnicowały się nieco później, około 250 mln lat temu.

Odnosnie pochodzenia mikoryzy jako związku mutualistycznego istnieją dwie hipotezy. Pierwsza z nich zakłada przekształcenie się interakcji pasożytniczej pomiędzy grzybem i rośliną, w mikoryzę. Hipoteza ta opiera się na fakcie, że w każdej symbiozie pasożytniczej gospodarz musi przetrwać do reprodukcji, a pasożyt z czasem staje się mniej wirulentny. Według tej hipotezy każda kolonizacja roślin przez grzyby miała początkowo charakter pasożytniczy, który z czasem mógłby stać się mniej negatywny dla gospodarza, dając związek mutualistyczny. Niewątpliwie pasożytnictwo towarzyszyło od samego początku roślinom, co wzmacnia tę hipotezę. Druga hipoteza zakłada, że przodkowie *Glomales* byli aseksualnymi saprofitami.

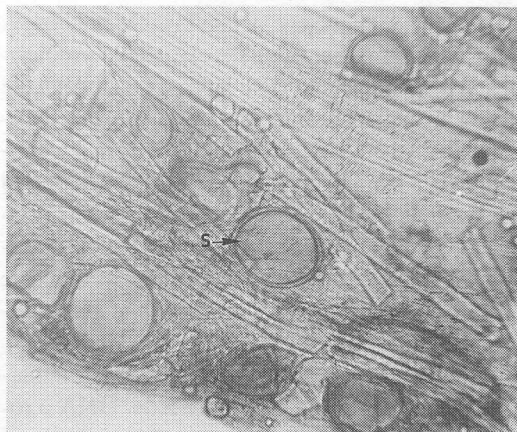
Pierwsze rośliny pojawiły się albo samodzielnie, albo wraz z neutralnymi lub słabo mutualistycznymi grzybami. Rozmnażanie klonalne u obu symbiontów pozwoliło na zachowanie i utrwalenie korzystnych zestawów cech, a wykształcenie mutualizmu miało charakter powolny. Specjacja *Glomales* zatrzymała się po uzyskaniu obligatoryjnej biotrofii. Trudno odmówić racji powyższym hipotezom. Prawdopodobne jest jednak i to, że natura stworzyła cały wachlarz możliwości, z których później wyróżnicowały się dwie główne linie, czyli pasożytnictwo i mutualizm. Pomimo klasyfikacji interakcji mutualistycznych i pasożytniczych, jako dwóch odrębnych grup symbioz, to faktycznie symbiozy pomiędzy roślinami i grzybami stanowią ciągłość od pasożytnictwa do mutualizmu. Związek mikoryzowy w pewnych warunkach siedliskowych może ewoluować w taki układ, że jego mutualistyczny charakter jest co najmniej wątpliwy. Podobnie jest zresztą z grzybami pasożytniczymi, które w pewnych okresach swego rozwoju mogą zmieniać sposób odżywiania. Ciekawym przykładem jest *Venturia inaequalis*, przedstawiciel workowców, wywołujący chorobę zwaną parchem jabłoni. Na wiosnę, kiełkująca z askospor grzybnia, kolonizuje przestrzeń pomiędzy kutikulą, a komórkami epidermy. Strzępki tworzą pod kutikulą płaskie, ciemno zabarwione płytki. Przez pierwsze 2–3 tygodnie nie ma żadnych objawów zniszczenia tkanki. Pod koniec tego okresu wytwarzane są konidia, które uwalniają zarodniki po rozerwaniu kutikuli. Do końca tego etapu nie wykształcają się haustoria, chociaż grzyb indukuje transport metabolitów gospodarza do miejsc infekcji. W późniejszym etapie komórki roślinne wokół miejsca infekcji ulegają silnej wakuolizacji i w końcu obumierają, a wtedy grzyb staje się typowym nekrotrofem. Gdy jesieni liście opadają grzyb przechodzi na saprofityczny tryb odżywiania. Niewątpliwie nie należy poszukiwać przodków grzybów mikoryzowych wśród grzybów podobnych w swym zachowaniu do dzisiejszych pasożytów, u których doszło do wykształcenia licznych, niezwykle specyficznych adaptacji. Bez względu na to jakie było pochodzenie, mikoryzy warto zastanowić się jakie mogły być

konsekwencje braku rozmnażania płciowego u *Glomales*.

KONSEKWENCJE ZANIKU ROZMNAŻANIA PŁCIOWEGO

U większości współcześnie żyjących przedstawicieli Zygomycetes występuje rozmnażanie płciowe. Hipoteza tłumacząca pochodzenie *Glomales* od grzybów saprofitycznych zakłada, że zanik tego sposobu rozmnażania nastąpił w okresie poprzedzającym powstanie symbiozy, chociaż nie ma faktycznie argumentów potwierdzających ten scenariusz. Bez względu na charakter symbiozy grzybów z karbońskimi roślinami, rozmnażanie płciowe mogło być dla nich istotne z dwóch przyczyn. Po pierwsze musiały one dążyć do maksymalnego przystosowania się do genomu gospodarza. Po drugie ich potomstwo musiało być zdolne do kolonizacji nowego gospodarza o odmiennym genotypie, chyba że chodziłoby o kolonizację klonalnego potomstwa danego osobnika. Na podstawie badań paleobotanicznych uważa się obecnie, że rośliny opanowujące łąd rozmnażały się właśnie w sposób klonalny. Tłumaczy się to utrwalaniem zestawów genów o maksymalnym dostosowaniu, na drodze rozmnażania aseksualnego [27]. Wyeliminowanie rozmnażania płciowego grzybów arbuskularnych w trakcie ewolucji niewątpliwie zapobiegło rozbiciu genów koadaptowanych do genomu roślinnego. W ten sposób *Glomales* mogły stać się organizmami trwale haploidalnymi. Należy przy tym zwrócić uwagę, że każda zmiana genetyczna u haploidów ulega ekspresji i nie ujawniają się tu dobrodziejstwa heterozygotyczności (maskowanie genów recesywnych). W związku z tym należy spodziewać się u *Glomales* istnienia wysoce efektywnych systemów naprawczych DNA, które będą w znacznym stopniu obniżać tempo mutowania tych grzybów.

Wraz z wypracowaniem sprawnie działających mechanizmów naprawczych musiało także obniżyć się tempo specjacji *Glomales*, które było prawdopodobnie największe zaraz po utracie rozmnażania płciowego. Specjacja mogła zajść w wyniku rozbicia pierwotnej populacji na szereg linii izolowanych rozrodczo, a następnie w



Ryc. 4. *Glomus intraradices/Arrhenatherum elatius*. Spory (s) umiejscowione wewnątrz korzenia.

Fig. 4. *Glomus intraradices/Arrhenatherum elatius*. Spores (s) located inside a root.

wyniku mutacji w tych liniach. Ciekawe jest szerokie rozprzestrzenienie niektórych gatunków *Glomales*. Takim przykładem jest *Glomus intraradices*, uważany za najbardziej prymitywny w całej grupie *Glomales*. Spory (Ryc. 4), niezwykle podobne do tych jakie tworzy ten gatunek, znaleziono w bułach węglowych z okresu pensylwańskiego [4, 30]. Świadczy to o obecności tych grzybów około 150 mln lat przed rozłączeniem się Laurazji i Gondwany. Dziś *G. intraradices* występuje na wszystkich kontynentach.

Warto zauważyć, że rezygnacja z rozmnażania płciowego niesie ryzyko całkowitej utraty plastyczności w przystosowywaniu się do środowiska. Populacja osobników rozmnażających się płciowo, napotkawszy zmieniające się warunki, może ewoluować szybciej niż populacja osobników rozmnażających się bezpłciowo. Wiąże się to z łatwością tworzenia nowych, korzystnych połączeń genowych w szybko zmieniających się warunkach środowiskowych [13]. Jednak ze względu na powszechne występowanie mikoryzy arbuskularnej w różnych strefach klimatycznych należy przyjąć, że zyski płynące ze ścisłej kooperacji z roślinami znacznie przewyższyły straty spowodowane utratą rekombinacji.

Jedną z ciekawszych cech symbiozy *Glomales* z roślinami jest brak specjalizacji symbiontów względem siebie [18]. Biorąc pod uwagę, że liczba znanych obecnie gatunków *Glomales* wynosi około 130, a liczba gatunków roślin wchodzących z nimi w symbiozę sięga co najmniej stu tysięcy, trudno nie wyrazić zdumienia. Wiadomo, że grzyby są w tym przypadku obligatoryjnymi symbiontami, podczas gdy wchodzące z nimi w interakcje rośliny mogą być symbiontami fakultatywnymi lub obligatoryjnymi [2]. Brak specjalizacji można by tłumaczyć istnieniem konserwatywnych fragmentów DNA u roślin obligatoryjnie symbiotycznych, z którymi są skoadaptowane fragmenty genomu *Glomales*. W przypadku gatunków fakultatywnie symbiotycznych koadaptacja ta nie musi zachodzić, jednakże osobniki niezainfekowane charakteryzowałyby się niższym dostosowaniem.

Tradycyjnie pojmowano mikoryzę jako adaptację roślin umożliwiającą im wzrost i rozwój w trudnych warunkach siedlisk lądowych. Tymczasem nie wolno zapominać, że dopóki organizmy posiadają odrębność genetyczną, ich interakcje należy rozpatrywać pod kątem zysków i strat wszystkich osobników biorących w nich udział. Wiele zaskakujących cech strategii życiowej *Glomales* jest prawdopodobnie konsekwencją kompromisowych rozwiązań, będących wynikiem gry z podstawowym składnikiem biotycznym ich środowiska.

PODZIĘKOWANIA

Autorka składa serdeczne podziękowania Pani dr hab. Katarzynie Turnau i Panu Mariuszowi Biedrzyckiemu za dyskusję i krytyczne uwagi w trakcie przygotowywania pracy.

LITERATURA

- [1] AVERS C. J. 1989. Process and Pattern in Evolution. Oxford Univ. Press. New York. ss. 324.
- [2] AZCON-AGUILAR C., BAGO B. 1994. Physiological characteristics of the host plant promoting and undisturbed functioning of the mycorrhizal symbiosis. W: S. GIANINAZZI, H. SCHUEPP (red.), *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*. Birkhauser Verlag, Bazylea, Boston, Berlin. s. 47–60.
- [3] BONFANTE-FASOLO P. 1984. Anatomy and morphology of VA mycorrhizae. W: C. L. POWELL, D. J. BAGY-ARAJ (red.), *VA mycorrhiza*. CRS Press. Boca Raton, Fl. s. 5–33.
- [4] GERDEMANN J. W., TRAPPE J. M. 1974. *Endogonaceae* in the Pacific Northwest. *Mycologia Mem.* 5: 1–76.
- [5] GIANINAZZI S., GIANINAZZI-PEARSON V., DEXHEIMER J. 1979. Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhiza. II. Ultrastructural location of acid and alkaline phosphatase in onion roots infected by *Glomus mosseae* Nicol. & Gerd. *New Phytol.* 82: 127–132.
- [6] GIBSON J. L., KIMBROUGH J. W., BENNY G. L. 1986. Ultrastructural observations on *Endogonaceae* (*Zygomycetes*): *Endogone pisiformis*. *Mycologia* 78: 543–553.
- [7] GRIME J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 111: 1169–1194.
- [8] HARLEY J. L., SMITH S. E. 1983. Mycorrhizal symbiosis. Acad. Press London. ss. 483.
- [9] HARPER J. P., OGDEN J. 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *J. Ecol.* 58: 681–689.
- [10] KIDSTON R., LANG W. H. 1921. On the old red sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part 5. *Trans. R. Soc. Edinb.* 52: 855–902.
- [11] LEWIS D. H. 1973. Concepts in fungal nutrition and the origin of biotrophy. *Biol. Rev.* 48: 261–278.
- [12] MALLOCH D. M. 1987. The evolution of mycorrhizae. *Can. J. Plant Path.* 9: 398–402.
- [13] MAYNARD-SMITH J. 1992. Problemy biologii. PWN. Warszawa. ss. 192.
- [14] MORTON J. B. 1988. Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: classification, nomenclature and identification. *Mycotaxon* 32: 267–324.
- [15] MORTON J. B. 1990a. Evolutionary relationships among arbuscular mycorrhizal fungi in the *Endogonaceae*. *Mycologia* 82: 192–207.
- [16] MORTON J. B. 1990b. Species and clones of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomales*, *Zygomycetes*): their role in macro – and microevolutionary processes. *Mycotaxon* 37: 493–515.
- [17] 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.
- [18] MOSSE B., STRIBLEY D. P., LE TACON F. 1981. The ecology of mycorrhizae and mycorrhizal fungi. W: M. ALEXANDER (red.), *Advances in Microbial Ecology*. V. Plenum Press, NY. s. 137–210.
- [19] PIANKA E. R. 1970. On r – and K – selection. *Am. Nat.* 104: 592–597.
- [20] PIROŻYNSKI K. A. 1981. Interactions between fungi and plants through the ages. *Can. J. Bot.* 59: 1824–1827.
- [21] PIROŻYNSKI K. A., MALLOCH D. W. 1975. The origin

- of land plants: a matter of mycotrophism. *BioSystems* **6**: 153–164.
- [22] ROFF D. A. 1992. The evolution of life histories. Chapman, Hall, New York, London. ss 310.
- [23] SIMON L., BOUSQUET J., LEVESQUE R. C., LALONDE M. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Letters of Nature* **363**: 67–69.
- [24] STUBBLEFIELD S. P., BANKS H. P. 1983. Fungal remains in the Devonian trimerophyte *Psilophyton dawsonii*. *Am. J. Bot.* **70**: 1258–61.
- [25] STUBBLEFIELD S. P., TAYLOR T. N., TRAPPE J. M. 1987. Fossil mycorrhizae: a case for symbiosis. *Science* **237**: 59–60.
- [26] SYLVIA D. M., WILLIAMS S. E. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and environmental stress. W: G. J. BETHLENFALVAY, R. G. LINDERMAN (red.), *Mycorrhizae in Sustainable Agriculture*. ASA Special Publ. 54. ss. 101–124.
- [27] TIFFNEY B. H., NIKLAS K. J. 1985. Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. W: J. B.C. JACKSON, C. W. BUSS, R. E. COOK (red.), *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale Univ. Press, New Haven & London. s. 35–66.
- [28] TOMMERUP I. C. 1988. The vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Adv. Plant Pathol.* **6**: 81–91.
- [29] TRAPPE J. 1987. Phylogenetic and ecological aspects of mycotrophy in the angiosperms from evolutionary standpoint. W: G. SAFIR (red.), *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*. CRC Press, Boca Raton FL. s. 5–25.
- [30] WAGNER C. A., TAYLOR T. N. 1982. Fungal chlamydo-spores from the Pennsylvanian of North America. *Rev. Paleobot. Palynol.* **37**: 317–328.
- [31] WEIJMAN A. C. M., MEUZELAAR H. L. C. 1979. Biochemical contributions to the taxonomic status of *Endogonaceae*. *Can. J. Bot.* **57**: 284–291.