

MANUELA GIOVANNETTI\*

## Flussi di nutrienti e informazione negli ecosistemi vegetali

Lettura tenuta l'11 settembre 2008

Mi piace iniziare questo intervento citando un brano famoso tratto da *L'origine delle specie* di Charles Darwin: «è interessante contemplare una plaga lussureggiante rivestita di molte piante di vari tipi, con uccelli che cantano nei cespugli, con vari insetti che ronzano intorno, con vermi che strisciano nel terreno umido e pensare che tutte queste forme, così elaboratamente costruite, così differenti l'una dall'altra e dipendenti l'una dall'altra in maniera così complessa, sono state prodotte da leggi che agiscono intorno a noi» (Darwin, 1859). Darwin descrive questo splendido scenario di diversità di animali, piante, uccelli, insetti, vermi, avendo la consapevolezza che questi organismi dipendono l'uno dall'altro in maniera complessa, interagendo attraverso la rete di relazioni che rappresenta l'elemento caratterizzante della vita. Durante questa lettura discuterò del concetto di simbiosi come fattore fondamentale dell'evoluzione, delle simbiosi micorriziche delle piante agrarie e di quella che è stata denominata dalla rivista «Nature» «*wood wide web*», la grande rete fungina che collega tra loro piante diverse e che rappresenta la struttura chiave per il trasporto dei nutrienti nel suolo e dal suolo alle piante (Read, 1997). Illustrerò poi i risultati di alcune ricerche eseguite nel mio laboratorio, che hanno visualizzato per la prima volta la rete micorrizica delle piante agrarie e i flussi di nutrienti e di informazione che avvengono in questa rete e che costituiscono quella complessa rete di interazioni che sta alla base del funzionamento degli ecosistemi.

Quando osserviamo le piramidi della biodiversità, con tutti gli organismi conosciuti rappresentati in maniera proporzionale al numero dei taxa descritti, possiamo notare che non sono rappresentate le relazioni reciproche tra i

\* Dipartimento di Biologia delle Piante Agrarie, Università degli Studi di Pisa

diversi tipi di organismi. Al contrario, gli alberi filogenetici riescono a fornire alcune informazioni sulle relazioni dei diversi taxa tra loro: per esempio, l'albero disegnato utilizzando le sequenze dell'SSU ribosomale divide gli organismi viventi in tre grossi domini: i Batteria, gli Archaea – due domini completamente microbici – e gli Eukarya, dove troviamo animali, piante e funghi. In questo albero si trova segnalata la presenza dei mitocondri, organelli in cui avviene la respirazione cellulare, nel momento in cui i loro antenati – alcuni microorganismi ancestrali capaci di respirare – entrarono in simbiosi con altri microorganismi ancestrali anaerobi, per costituire quella che poi è diventata la cellula eucariotica. Per questo possiamo affermare che il modo di vita simbiotico sta alla radice della nostra stessa esistenza (Margulis, 1993).

I vari rapporti di simbiosi esistenti in natura si possono interpretare proprio in questo modo: organismi diversi che appartengono a taxa diversi sono capaci di crescere meglio, approvvigionarsi di nutrienti in maniera più efficiente, tollerare stress biotici e abiotici, vivere al riparo da predatori o moltiplicarsi con successo, quindi aumentare la propria fitness, proprio entrando in simbiosi (Douglas, 1994). E di esempi di simbiosi nel mondo che ci circonda ne esistono molti, cominciando dal nostro intestino, dove vivono dai dieci ai cento trilioni di microorganismi, che rappresentano circa dieci volte il totale delle nostre cellule. Il loro genoma complessivo contiene cento volte più geni di quelli del nostro genoma, per cui possiamo affermare che noi stessi possediamo un genoma multiplo, siamo cioè umani, ma viviamo insieme ai nostri simbiotici intestinali, microorganismi che producono per noi vitamine fondamentali per la nostra vita. Altri esempi famosi di simbiosi riguardano i microorganismi che vivono all'interno del ruminante e che degradano la cellulosa rilasciando zuccheri, oppure i licheni, la prima simbiosi in cui è stata dimostrata la traslocazione di zuccheri da un organismo simbiote all'altro. Da questo elenco non possono mancare i rizobi, batteri che formano associazioni simbiotiche con più di 17.000 specie di piante diverse e fissano l'azoto in quantità che possono raggiungere anche 300 kg per ettaro per anno. Fino ad arrivare all'oggetto delle mie ricerche, le simbiosi micorriziche, simbiosi tra funghi e radici delle piante. Queste associazioni interessano la maggior parte delle piante terrestri, circa il 90%, e coinvolgono circa 6.000 specie di funghi del suolo e 240.000 specie vegetali, tanto che spesso si afferma che in natura il 90% delle piante non possiede radici ma micorrize (Smith e Read, 1997). Le micorrize sono simbiosi mutualistiche in cui si verifica uno scambio reciproco di nutrienti: la pianta ospite, organismo fotosintetico, sintetizza zuccheri che vengono assorbiti dal fungo simbiote presente nelle radici, che non è in grado di sintetizzarli, essendo un *chemioeterotrofo*. Il fungo, attraverso le sue

cellule sottilissime e allungate, chiamate ife, che crescono anche al di fuori della radice, assorbe gli elementi nutritivi minerali dal suolo e li trasferisce alla pianta ospite.

Esistono molti tipi diversi di micorrize, che occupano i biomi più diversi in tutto il mondo. Le micorrize più importanti in agricoltura sono le micorrize arbuscolari, che si trovano in circa l'80% delle specie di piante terrestri, tanto che è più facile elencare le famiglie di piante in cui non si conosce che siano presenti, piuttosto che compilare una lista di famiglie in cui sono state trovate: possiamo ricordare che per quanto riguarda le piante agrarie non sono presenti nelle famiglie delle Brassicaceae e delle Chenopodiaceae, in molte Cyperaceae, nel genere di leguminosa *Lupinus* e nelle specie, generi e famiglie che sono ospiti esclusivi di tutti gli altri tipi di micorrize. I funghi micorrizici arbuscolari (MA) sono diffusi in tutto il mondo – dalle regioni artiche agli ecosistemi desertici – e in tutti i phyla di piante terrestri. Essi sono stati rinvenuti nelle radici delle più importanti piante agrarie: nei cereali, tra cui grano, riso, mais, orzo; nelle leguminose come fagioli, piselli, medica, trifoglio; negli alberi da frutto, inclusi agrumi, melo, pesco, vite e olivo; negli ortaggi come pomodoro, patata, fragola; e in specie economicamente importanti come girasole, cassava, cotone, canna da zucchero, tabacco, caffè, cacao, banano, albero della gomma (Giovannetti e Avio, 2002). I funghi MA non sono ospite-specifici e le diverse specie fungine possono formare simbiosi micorriziche con centinaia di specie vegetali diverse; allo stesso tempo, le diverse specie di piante possono essere colonizzate da molte specie e generi di funghi, che però mostrano specificità funzionale, che può influenzare la performance simbiotica. Le strutture che danno il nome alla simbiosi, gli arbuscoli, rappresentano l'elemento chiave della simbiosi, al punto che il phylum Glomeromycota, al quale appartengono i funghi MA, è stato definito sulla base della loro presenza nelle radici (Schussler et al., 2001). Essi sono formati all'interno delle cellule radicali dalle ife fungine che si ramificano dicotomicamente in rami sempre più sottili fino ad assumere l'aspetto di veri e propri alberelli intracellulari, e rappresentano la struttura chiave della simbiosi, sede degli scambi nutrizionali tra il fungo e la pianta (Smith e Read, 1997).

Diversi autori hanno ipotizzato che i funghi MA abbiano svolto un ruolo fondamentale nella colonizzazione delle terre emerse da parte delle piante, intorno a 460 milioni di anni fa (Pirozynski e Malloch, 1975). Effettivamente le piante primordiali avevano delle radici molto ridotte e si può immaginare che il fungo simbionte abbia potuto funzionare come un vero e proprio apparato radicale assorbente ausiliario, aiutando le piante a nutrirsi nelle condizioni estreme in cui vivevano. Molti reperti di piante fossili hanno mostrato

nelle radici strutture simili agli arbuscoli, alle vescicole e alle spore di funghi MA, mentre dati molecolari hanno permesso di costruire un albero filogenetico comprendente sia le piante terrestri che i funghi, da cui si evince che il phylum dei Glomeromycota si è evoluto insieme alle prime piante terrestri più di 400 milioni di anni fa (Simon et al., 1993; Remy et al., 1994; Redecker et al., 2000).

Gli effetti più importanti della simbiosi micorrizica sono rappresentati dai positivi responsi di crescita delle piante: negli anni '70 e '80 del secolo scorso gli scienziati in tutto il mondo hanno lavorato con centinaia di specie di piante diverse, e decine di funghi di specie diverse, dimostrando che le piante micorrizzate crescono meglio, assorbono con maggiore efficienza fosforo, azoto, micronutrienti, acqua e hanno più elevata tolleranza agli stress biotici e abiotici. Esperimenti successivi hanno evidenziato che specie diverse di funghi MA hanno effetti diversi, aprendo la strada agli studi di biodiversità funzionale, volti a selezionare le specie fungine più efficienti (Giovannetti e Avio, 2002). Questi studi hanno anche dimostrato che la biodiversità dei funghi MA del suolo è importante ai fini del funzionamento e mantenimento della biodiversità degli ecosistemi vegetali: per esempio, aumentando il numero di specie di funghi MA presenti in un dato terreno non solo aumentava la biomassa delle specie vegetali, ma parallelamente diminuiva il contenuto in fosforo nel suolo, assorbito dal fungo e traslocato alle piante ospiti (van der Heijden et al., 1998). Il trasporto del fosforo nelle piante micorrizzate avviene a livello di tre interfacce: a) interfaccia suolo-pianta, in cui il fosforo viene assorbito dai peli radicali e dalle cellule epidermiche, b) interfaccia suolo-fungo, in cui il fosforo viene assorbito dal suolo da parte del fungo micorrizico, c) interfaccia cellula vegetale-fungo, all'interno della radice, in cui si ha la cessione del fosforo alla pianta da parte del fungo (Karandashov e Bucher, 2005). Recenti ricerche molecolari hanno dimostrato che alcuni geni per il trasporto del fosfato sono differenzialmente espressi nel micelio micorrizico extraradicale oppure nei tessuti micorrizzati della radice (Harrison e van Buren, 1995; Maldonado-Mendoza et al., 2001). Quindi il micelio esterno è molto importante non solo perché assorbe maggiori quantità di fosforo dal suolo, ma soprattutto perché assorbe il fosforo in maniera differenziale.

Al flusso di nutrienti minerali dal fungo alla pianta corrisponde il flusso di carbonio organico dalla pianta al fungo. Il trasferimento di  $^{14}\text{C}$  derivato dalla fotosintesi vegetale al micelio esterno e alle spore del fungo è stato dimostrato nel 1973 (Ho e Trappe, 1973), e in seguito è stato calcolato che le quantità di carbonio, ottenuto dalla pianta e trasformato dal fungo simbiote in trealosio e altri polioli, possono arrivare fino al 20% del fotosintato totale, in

| SPECIE FUNGINA            | LUNGHEZZA DELLE IFE |
|---------------------------|---------------------|
| <i>Acaulospora laevis</i> | 1,1-6,9 m/g suolo   |
| <i>Gigaspora rosea</i>    | 4,8 m/g suolo       |
| <i>Glomus caledonium</i>  | 3-5 m/g suolo       |
| <i>Glomus etunicatum</i>  | 3,3 m/g suolo       |
| <i>Glomus mosseae</i>     | 5,3-8,1 m/g suolo   |
| <i>Glomus spp.</i>        | 1,7-15,1m/g suolo   |

Tab. 1 *Lunghezza del micelio extraradicale che si sviluppa dalle radici micorrizate nell'ambiente circostante, in specie e generi diversi di funghi micorrizici arbuscolari*

dipendenza delle diverse combinazioni fungo-pianta (Jakobsen e Rosendahl, 1990).

Il micelio fungino che si estende nel suolo può colonizzare contemporaneamente piante di specie diverse in un ecosistema, e rappresentare così un mezzo attraverso il quale le piante collegate possono scambiarsi nutrienti minerali come il fosforo o nutrienti organici come gli zuccheri (Francis e Read, 1984; Newman e Eason, 1993; Simard et al., 1997). Alcuni scienziati hanno dimostrato che attraverso il micelio di funghi agenti di ectomicorrize si può avere passaggio di zuccheri da una pianta all'altra: somministrando anidride carbonica radioattiva a una pianta dominante si trovavano zuccheri radioattivi nelle piante vicine che condividevano lo stesso fungo micorrizico. Inoltre, quando le piante venivano ombreggiate, aumentava il trasferimento di carbonio marcato alle piante vicine, confermando l'esistenza della nutrizione micoeterotrofa nelle piante (Simard et al., 1997).

Per quanto riguarda i funghi MA, la lunghezza del loro micelio extraradicale è stata misurata sperimentalmente dopo estrazione distruttiva delle ife dal suolo, e si estende da 1 a 15 m per grammo di terreno (tab. 1).

La rete delle ife che dalle radici colonizzate si estende nell'ambiente circostante è stata visualizzata per la prima volta solo nel 2001, grazie a un sistema sperimentale bidimensionale che ha permesso di misurare la sua velocità di crescita, 5,2-7,5 m in sette giorni. Attraverso tale sistema è stato anche possibile calcolare la lunghezza della rete micorrizica, corrispondente a circa 40 volte quella delle radici: una tale estensione consente al fungo di funzionare come un vero e proprio apparato radicale ausiliario e di assorbire i nutrienti minerali a grandi distanze dalle radici (Giovannetti et al., 2001).

Il sistema sperimentale sopra descritto è stato messo a punto nel nostro laboratorio e ha permesso di acquisire dati importanti sulla struttura della rete fungina attraverso cui i nutrienti assorbiti dal suolo sono trasferiti alle piante. Il micelio extraradicale infatti risulta strettamente interconnesso attraverso la formazione di anastomosi tra ife compatibili che incontrandosi possono

fondere, mettendo in comune citoplasma e nuclei. La frequenza delle fusioni varia a seconda della specie di pianta e risulta molto elevata nelle reti micorriziche di porro e timo (75-78%).

L'importanza delle anastomosi non risiede solo nel fatto che rappresentano un meccanismo attraverso cui si realizzano flussi protoplasmatici tra miceli appartenenti a individui diversi, ma anche nel fatto che caratterizzano i simbionti fungini capaci di tollerare le diverse pratiche agricole e soprattutto l'aratura. Nel 1998 è stato pubblicato su «Nature» un lavoro intitolato *Ploughing up the wood wide web?*, che riportava i risultati di una analisi genetica dei funghi MA presenti in un terreno arato e in un bosco vicino: nel bosco era presente una grande biodiversità in termini di sequenze SSU, mentre nel terreno agrario ben 92 sequenze su 100 appartenevano a una sola specie fungina (Helgason et al., 1998). L'analisi delle caratteristiche delle diverse specie presenti nelle radici delle piante del bosco e del terreno coltivato ha evidenziato che il fungo a cui appartenevano le 92 sequenze era una specie capace di formare un gran numero di anastomosi, mentre i funghi incapaci di fondere scomparivano dai terreni agrari, in quanto incapaci di ristabilire una rete funzionante dopo l'aratura. La capacità di formare reti strettamente interconnesse appare quindi una caratteristica funzionale importante per i funghi MA, ai fini della tolleranza ai vari stress ambientali. In un recente lavoro abbiamo dimostrato che esiste una corrispondenza tra le caratteristiche della struttura della rete di alcuni funghi e la crescita delle piante che con essi stabiliscono una simbiosi micorrizica: per esempio, la specie fungina MA con la più bassa densità di anastomosi risultava quella meno efficiente dal punto di vista dello sviluppo della pianta e dell'assorbimento di macronutrienti come fosforo e azoto (Avio et al., 2006). Un numero basso di anastomosi infatti impedisce che si stabilisca quel flusso citoplasmatico continuo e costante che caratterizza i miceli interconnessi e integrati, e che conferisce alle colonie fungine capacità di omeostasi e resilienza.

La parola anastomosi deriva dal greco e significa apertura verso uno sbocco, come quella che si realizza per esempio quando un corpo idrico confluisce in un altro, e anche in medicina sono definite anastomosi le giunzioni tra vasi sanguigni. Quindi nella parola anastomosi è implicito il concetto di flusso di liquidi. Per dimostrare il flusso continuo di materiale cellulare che avviene all'interno delle ife e nel ponte che si forma tra ife diverse al momento della fusione abbiamo messo a punto sistemi sperimentali che, attraverso l'utilizzazione di particolari coloranti, hanno permesso di verificare la vitalità delle cellule durante le anastomosi, evidenziata dalla presenza di attività succinato deidrogenasica. Contemporaneamente sistemi di video-microscopia di tipo

*timelapse* hanno dimostrato il flusso protoplasmatico bidirezionale presente nelle ife durante la fusione, che avviene a una velocità di 1,8 micrometri al secondo (Giovannetti et al., 1999).

La mancanza di specificità d'ospite nei funghi MA implica la possibilità per uno stesso individuo fungino di colonizzare contemporaneamente le radici di piante diverse, rappresentando così un ponte di collegamento tra piante viventi nello stesso ecosistema. Successivamente alla scoperta della possibilità delle ife di formare anastomosi, la domanda cui rispondere è stata: possono reti micorriziche formate da uno stesso fungo, ma che si estendono da piante diverse, fondere e "mettere in rete" le piante da cui originano? Solo recentemente è stato possibile visualizzare e studiare le reti micorriziche di piante diverse e dimostrare che esse sono realmente in grado di stabilire connessioni tra gli apparati radicali di piante appartenenti a specie, generi e famiglie diversi, contribuendo così a costituire delle gilde funzionali, di estensione indefinitamente grande, all'interno delle comunità vegetali (Giovannetti et al., 2004).

Un dato ancora più interessante è stato ricavato da esperimenti in cui i nuclei presenti nel micelio e nella rete micorrizica venivano evidenziati con coloranti specifici: durante le anastomosi i nuclei migrano da un'ifa a un'altra, da un individuo a un altro, da una rete miceliare a un'altra, dando origine a un flusso continuo di informazione genetica che si realizza nel suolo e si estende indefinitamente all'interno di uno stesso ecosistema (Giovannetti et al., 2001; 2004; 2006).

Finora abbiamo sempre parlato di fusioni che avvengono tra ife dello stesso fungo, ma se ci poniamo il problema del flusso di informazione, è interessante chiedersi se tale flusso possa o meno avvenire in presenza di reti miceliari di funghi appartenenti a generi e specie diversi. Ovvero: esiste compatibilità vegetativa tra ife di funghi diversi? Possono miceli diversi scambiarsi messaggi chimici che portano al riconoscimento del *self* e alla discriminazione verso il *nonself*? I nostri esperimenti hanno dimostrato che ife di funghi appartenenti a generi diversi non stabiliscono alcun tipo di relazione, anche nel caso in cui vengano in contatto. Quando invece si incontrano ife appartenenti a isolati geografici diversi della stessa specie, queste interferiscono, scambiandosi probabilmente messaggi chimici che portano alla produzione di apici ifali che preludono alla formazione di anastomosi. Successivamente però, le pareti cellulari si inspessiscono nel punto in cui è avvenuto il contatto fisico tra i due apici, impedendo la formazione delle anastomosi. Spesso dalla parte apicale dell'ifa si ha retrazione del citoplasma e dei nuclei e formazione di setti che separano la parte ifale vitale

da quella ormai morta (Giovannetti et al., 1999; 2003). Questo fenomeno rappresenta una forma di incompatibilità vegetativa che impedisce fusioni tra funghi MA geneticamente diversi che potrebbero comportare incompatibilità cellulari di più vasta portata nell'intera colonia fungina (Giovannetti, 2008). La domanda a cui stiamo ancora cercando di dare risposta, insieme ad altri due gruppi di ricerca, uno svizzero e uno statunitense, riguarda il grado minimo di diversità genetica richiesto per il riconoscimento reciproco e la formazione di anastomosi compatibili. La risposta a questo interrogativo aprirà nuove strade verso l'identificazione delle possibilità di ricombinazione genetica nei funghi micorrizici arbuscolari, finora considerati degli *ancient asexuals*.

#### RIASSUNTO

Le simbiosi hanno rappresentato alcuni dei fattori fondamentali per l'evoluzione della vita sulla terra, in quanto organismi appartenenti a taxa diversi sono stati capaci di crescere meglio, approvvigionarsi di nutrienti in maniera più efficiente, tollerare stress biotici e abiotici, vivere al riparo da predatori o moltiplicarsi con successo, quindi aumentare la propria fitness, proprio entrando in simbiosi tra loro. In particolare le simbiosi micorriziche sono importanti per la crescita delle piante poiché attraverso i funghi simbionti le piante riescono ad approvvigionarsi dei nutrienti minerali necessari al loro sviluppo. I funghi micorrizici esplorano il suolo con le loro ife sottili, formando una grande rete che collega tra loro piante diverse e che rappresenta la struttura chiave per il trasporto dei nutrienti nel suolo e dal suolo alle piante. Recenti ricerche hanno permesso di visualizzare per la prima volta la rete micorrizica delle piante agrarie e i flussi di nutrienti e di informazione che avvengono in questa rete e che costituiscono la complessa rete di interazioni che sta alla base del funzionamento degli ecosistemi.

#### ABSTRACT

Symbioses represented fundamental factors of life evolution on Earth, since organisms belonging to different taxa are able to grow better, to uptake nutrients more efficiently, to tolerate biotic and abiotic stresses, to live in privileged niches or to multiply successfully – thus increasing their fitness – by establishing symbioses. In particular, mycorrhizal symbioses are important for plant growth, since plants can uptake mineral nutrients through their fungal symbionts. Mycorrhizal fungi explore the soil by means of their fine hyphae, producing a large mycelial network interconnecting different plants and representing the key structure for nutrient translocation in the soil and from soil to plant roots. Recent studies allowed the visualisation of mycorrhizal networks of crop plants and of the flow of nutrients and information occurring in the network and representing the complex web of interactions ruling ecosystem functioning.



## BIBLIOGRAFIA

- AVIO L., PELLEGRINO E., BONARI E., GIOVANNETTI M. (2006): *Functional diversity of arbuscular mycorrhizal fungal isolates in relation to extraradical mycelial networks*, «New Phytologist», 172, pp. 347-357.
- DARWIN C. (1859): *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (6a ed. 1872); tr. it. *L'origine delle specie*, Boringhieri, Torino, 1967.
- DOUGLAS A. E. (1994): *Symbiotic interactions*, Oxford Science Publications.
- FRANCIS R., READ D. J. (1984): *Direct transfer of carbon between plants connected by vesicular-arbuscular mycorrhizal mycelium*, «Nature», 307, pp. 53-56.
- GIOVANNETTI M. (2008): *Structure, extent and functional significance of belowground arbuscular mycorrhizal networks*, in *Mycorrhiza*, a cura di Varma A., Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 59-72.
- GIOVANNETTI M., AZZOLINI D., CITERNESI A. S. (1999): *Anastomosis and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi*, «Applied and Environmental Microbiology», 65, pp. 5571-5575.
- GIOVANNETTI M., AVIO L. (2002): *Biotechnology of arbuscular mycorrhizas*, in *Applied Mycology and Biotechnology*, vol. 2, *Agriculture and Food Production*, a cura di Khachatourians G. G. e Arora D. K., pp. 275-310.
- GIOVANNETTI M., AVIO L., FORTUNA P., PELLEGRINO E., SBRANA C., STRANI P. (2006): *At the root of the wood wide web: self recognition and non-self incompatibility in mycorrhizal networks*, «Plant Signaling and Behavior», 1, pp. 1-5.
- GIOVANNETTI M., FORTUNA P., CITERNESI A. S., MORINI S., NUTI M. (2001): *The occurrence of anastomosis formation and nuclear exchange in intact arbuscular mycorrhizal networks*, «New Phytologist», 151, pp. 717-724.
- GIOVANNETTI M., SBRANA C., AVIO L., STRANI P. (2004): *Patterns of below-ground plant interconnections established by means of arbuscular mycorrhizal mycorrhizal networks*, «New Phytologist», 164, pp. 175-181.
- GIOVANNETTI M., SBRANA C., STRANI P., AGNOLUCCI M., RINAUDO V., AVIO L. (2003): *Genetic diversity of isolates of Glomus mosseae from different geographic areas detected by vegetative compatibility testing and biochemical and molecular analysis*, «Applied and Environmental Microbiology», 69, pp. 616-624.
- HARRISON M. J., VAN BUUREN M. L. (1995): *A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus Glomus versiforme*, «Nature», 378, pp. 626-629.
- HELGASON T., DANIELL T.J., HUSBAND R., FITTER A. H., YOUNG J. P. W. (1998): *Ploughing up the wood-wide web?*, «Nature», 374, pp. 431-431.
- HO I., TRAPPE J. M. (1973): *Translocation of  $^{14}\text{C}$  from Festuca plants to their endomycorrhizal fungi*, «Nature», 244, pp. 30-31.
- JAKOBSEN I., ROSENDAHL S. (1990): *Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants*, «New Phytologist», 115, pp. 77-83.
- KARANDASHOV V. e BUCHER M. (2005): *Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas*, «Trends in Plant Science», 10, pp. 22-29.
- MALDONADO-MENDOZA I.E., DEWBRE G.R., HARRISON M.J. (2001): *A phosphate transporter gene from the extraradical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus Glomus intraradices is regulated in response to phosphate in the environment*, «Molecular Plant-Microbe Interaction», 14, pp. 1140-1148.

- MARGULIS L. (1993): *Symbiosis in cell evolution. Microbial communities in the Archean and Proterozoic Eons*, Freeman W. H., San Francisco.
- NEWMAN E. I., EASON W. R. (1993): *Rates of phosphorus transfer within and between ryegrass (Lolium perenne) plants*, «Functional Ecology», 7, pp. 242-248.
- PIROZYNSKI K. A., MALLOCH D. W. (1975): *The origin of land plants: a matter of mycotrophism*, «BioSystems», 6, pp. 153-164.
- READ D. J. (1997): *The ties that bind*, «Nature», 388, pp. 517-518.
- REDECKER D., KODNER R., GRAHAM L. E. (2000): *Glomalean fungi from the Ordovician*, «Science», 289, pp. 1920-1921.
- REMY W., TAYLOR T. N., HASS H., KERP H. (1994): *Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae*, «Proceedings of the National Academy of Science USA», 91, pp. 11841-11843.
- SCHUSSLER A., SCHWARZOTT D., WALKER C. (2001): *A new phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution*, «Mycological Research», 105, pp. 1413-1421.
- SIMARD S. W., PERRY D. A., JONES M. D., MYROLD D. D., DURALL D. M., MOLINA R. (1997): *Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field*, «Nature», 388, pp. 579-582.
- SIMON L., J. BOUSQUET, R. C. LEVESQUE, M. LALONDE (1993): *Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants*, «Nature», 363, pp. 67-69.
- SMITH S. E., READ D. J. (1997): *Mycorrhizal symbiosis*, Academic Press, London.
- VAN DER HEIJDEN M. G. A., KLIRONOMOS J. N., URSIC M., MOUTOGLIS P., STREITWOLF-ENGEL R., BOLLER T., WIEMKEN A., SANDERS I. R. (1998): *Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity*, «Nature», 396, pp. 69-72.