

Zapis kopalny grzybów i organizmów grzybopodobnych

Kazimierz Kopczyński*



Fossil record of fungi and pseudofungi. Prz. Geol., 54: 231–237.

Summary. The fossil record of fungi is now available from all Phanerozoic periods. In this paper, the most important and interesting taxa from subsequent periods were reviewed, to elucidate recognition of some of directions of fungal and pseudofungal evolution in changing paleoecosystems. In the three decades since the publication of the classical Pirozynski's paper (1976), many new taxa of fossil fungi have been discovered. Our knowledge of their relationships with other co-existing organisms has also expanded. Records of fossil Oomycota and Chytridiomycota are known from Precambrian. According to Retallack (1994), some of Ediacaran fossils can be interpreted as lichens. All presently known main groups of fungi were represented in the Paleozoic. Records of Glomales (Redecker et al., 2000) in Ordovician rocks seems to have a special significance for research on the evolution of mycorrhiza. This group of fungi can be respected as potential partners of mycorrhizal interactions with

first terrestrial plants. Great diversity of fungi existed during the Mesozoic. During the Cenozoic (the only time span with fungal fossils reported from Poland), with diversification of climatic conditions and development of plant assemblages, they achieved the present stage of development.

Key words: fossil fungi, fossil pseudofungi, fossil lichens

Istnieje wiele hipotez na temat pochodzenia grzybów (*Fungi*) i grzybopodobnych (*Chromista* oraz *Protista*) (Michael i in., 1983; Müller & Loeffler, 1987; Cavalier-Smith, 1987; Schüßler i in., 2001). Obecnie prowadzi się szerokie badania w celu rozróżnienia i scharakteryzowania taksonów z tych grup.

Interesującą hipotezę, dotyczącą skamieniałości prekambryjskich, mogącą rzucić nowe światło na pochodzenie wczesnych przodków grzybów, przedstawił Teyssédre (2003). W formacji Tuanshanzi w Chinach znaleziono skamieniałości *Chuarua*, *Tawuia* i *Longfengshania*, datowane na ok. 1700 mln lat temu (Zhu & Chen, 1995; Teyssédre, 2003), które zinterpretowano jako trzy różne taksony glonów. Zdaniem Teyssédre mamy tu do czynienia z trzema stadiami rozwojowymi, tego samego osobnika. Zgodnie z jego propozycją nie chodzi tu jednak, jak wcześniej sądzono, o glony. Analogia, którą rozpatruje, dotyczy niewielkiej żyjącej współcześnie grupy organizmów grzybopodobnych—siatkotrzonkorośli (*Dictyosteliomycota*, *Protista*). Organizmy te w stanie wegetatywnym są pełzakami odżywiającymi się na sposób zwierzęcy. Gdy zaczyna brakować substancji odżywczych, osobniki łączą się tworząc pseudoplasmodium, przypominające *Tawuia*, przy założeniu, iż zostało spłaszczone wskutek kompresji. Pseudoplasmodium może się poruszać, gdy znajdzie odpowiednie podłoże przyczepia się, wznosi do góry i zmienia kształt. Na rozszerzonej na podłożu podstawie znajduje się trzoneczek, a na nim zarodnia (= sporangium, sporokarp) kulista, podłużna lub gruszkowata. Podobieństwo tej zarodni, która w wyniku kompresji przybrała formę spłaszczonego liścia do *Longfengshania* jest, zdaniem Teyssédre, uderzające. Kiedy zarodnia osiąga dojrzałość uwalniają się gamety, które łączą się w zygotę. Zygota przyciąga do siebie otaczające ją pełzaki, wchłania je i w miarę zwiększania swej objętości, staje się makrocytą, przypominającą *Chuarua*.

Dictyosteliomycota są spokrewnione ze śluzowcami (*Myxomycota*, *Protista*). Skamieniałości z Chin mogłyby reprezentować organizm podobny do wspólnego przodka zwierząt i grzybów. Według Teyssédre ten wspólny przodek oddzielił się 2 mld lat temu od przodka roślin, a gałąź,

która prowadzi do *Myxomycota* oddzieliła się 1700 mln lat temu.

Interesująca dyskusja toczy się odnośnie występowania porostów w prekambrze (Retallack, 1994, 1995; Waggoner, 1995). Najstarsze skamieniałości organizmów tkankowych — zespół dużych, słabo zachowanych, różnicowanych pod względem morfologicznym, lecz raczej prosto zbudowanych, meduzo- i robakokształtnych istot, znanych jako fauna z Ediacara — pochodzą z Australii i datowane są na 590–550 mln lat temu. Najwcześniejsze stanowiska, poza Australią, znajdują się w Namibii, Nowej Funlandii, Anglii, Ukrainie i Rosji. Choć niektórzy sugerują, że fauna ediakarańska była kuriozalna pod względem ekologicznym — złożona bowiem ze zwierząt nie mających otworu gębowego, przewodu pokarmowego i odbytu, żyjąca pokarmem wytworzonym przez endosymbiotyczne mikroorganizmy — zdaniem innych reprezentuje ona standardowy zespół heterotrofów (Schopf, 2002).

Interpretacja skamieniałości z Ediacara jako zwierząt, które żyły w symbiozie z chemosyntetyzującymi lub fotosyntetyzującymi mikroorganizmami jest krytykowana przez Retallacka (1994). Twierdzi on, że mamy tu do czynienia z symbiozą, ale innego rodzaju, mianowicie z symbiozą glonów i grzybów. Dowodzi on tego m.in. na podstawie analizy wytrzymałości na kompresję skamieniałych organizmów z Ediacara. Organizmy te okazują się być bardzo odporne na zgniatanie. *Metazoa* o miękkich ciałach nie wykazywałyby takiej odporności. Porosty natomiast zawierają głównie chitynę, która jest podstawowym składnikiem ścian komórkowych także grzybów, u których stanowi najważniejszy element decydujący o właściwościach mechanicznych ścian. Interpretacja „porostowa”, zdaniem Retallacka (1994) może wyjaśnić także wiele innych aspektów budowy, rozmiarów i habitatu organizmów z Ediacara. Teoria ta nie jest jednak powszechnie akceptowana (Waggoner, 1995).

W paleozoiku istniały już wszystkie główne grupy grzybów (Truswell, 2000). Paleozoiczny zapis kopalny *Basidiomycota* potwierdzony został przez wielu autorów (Dennis, 1969; Truswell, 1996; Redecker i in., 2000; Blackwell, 2000). Dywergencja *Basidiomycota* z *Ascomycota* — mogła nastąpić bądź we wczesnym paleozoiku (Truswell, 1996), bądź w późnym prekambrze (Redecker i in., 2000; Blackwell, 2000). Rozważano pochodzenie *Basidiomycota* od przedstawiciela *Ascomycota* podobnego

*Uniwersytet Łódzki, Wydział Nauk o Wychowaniu, ul. Smugowa 10/12, 91-433 Łódź; annskl@wp.pl

do współczesnych *Taphrinales* (Truswell, 2000). *Taphrinales* wieloma swymi cechami różnią się od pozostałych *Ascomycota*. W cyklu życiowym tych grzybów występuje dikariofaza (faza pasożytnicza pod względem pokarmowym i fizjologicznym), co zbliża je do niektórych *Basidiomycota*. Od pozostałych *Ascomycota* różnią się również rozwojem i budową worków (Müller & Loeffler, 1987). *Glomales* należące do *Glomeromycota* (Schüßler i in., 2001) znane są z ordowiku (Redecker i in., 2000), ale uważa się, że wyodrębniły się już w prekambrze (Truswell, 2000). Zdaniem innych np. Cavalier-Smitha (1987) i Schüßlera i in. (2001), *Basidiomycota* i *Ascomycota* być może miały wspólnego przodka, którym nie był ani grzyb workowy ani podstawkowy.

Duża różnorodność grzybów zaznaczyła się w mezozoiku. W paleogenie i neogenie, wraz ze wzrostem zróżnicowania klimatu i bujnym rozwojem roślinności, osiągnęły one stan rozwoju zbliżony do dzisiejszego (Truswell, 2000).

Obecnie dysponujemy zapisem kopalnym grzybów ze wszystkich okresów geologicznych. Prezentacja ważniejszych i bardziej interesujących taksonów z poszczególnych okresów może przybliżyć niektóre kierunki w jakich ewoluowały grzyby i organizmy grzybobodobne w zmieniających się paleoekosystemach.

Prekambry

Zapis kopalny grzybobodobnych łęgniowych (*Oomycota*) z wczesnego proterozoiku budzi liczne zastrzeżenia i jest kwestionowany (Pirozynski & Malloch, 1975; Pirozynski, 1976). Tyler i Barghoorn (1954) donieśli o odkryciu w rogowcu, w Ontario (Kanada), sprzed 1300 mln lat, prostych form podobnych do *Zygomycota*. Przynależność tych skamieniałości do grzybów jest również kwestionowana (Pirozynski & Malloch, 1975; Müller & Loeffler, 1987). Późnoprekambryjskie grzybobodobne łęgniowe budzą mniej zastrzeżeń (Pirozynski, 1976). Prawdopodobnie należały one do roztoczkowców (*Saprolegniales*, *Oomycota*), które obecnie zalicza się do królestwa *Chromista* (Cavalier-Smith, 1987; Wojewoda, 1998). Grzyby lądowe oddzieliły się od wodnych należących do grzybów skoczkowych (*Chytridiomycota*) w późnym prekambrze lub wczesnym paleozoiku (Truswell, 1996; Barbee & Taylor, 1993).

Jeśli interpretacja Retallacka (1994) odnośnie skamieniałości z Ediacara okazałaby się słuszna, to pierwsze porosty (*Lichenes*) można byłoby datować na późny proterozoik.

Kambry

Chytridiomycota z fragmentów skorupki zwierząt morskich datuje się na kambry. Z tego okresu jest znany także przedstawiciel *Saprolegniales* spokrewniony ze współczesnym z rodzaju *Leptolegnia* (Pirozynski, 1976).

Ordowik

W dolomitach formacji Guttenberg środkowego ordowiku z Wisconsin w USA znaleziono skamieniałości grzybów, które były zdeponowane w płytkim morskim środowisku 460–455 mln lat temu. Skamieniałe strzępki i zarodniki bardzo przypominają współczesne arbuskularne mikoryzowe *Glomales*, należące do grzybów kłębiakowych (*Glomeromycota*) — (Redecker i in., 2000). Te skamieniałości wskazują, że grzyby podobne do *Glomales* występowały w czasie, kiedy florę lądową tworzyły mszaki.

Zdaniem Wilkinsona (2001), który badał ewolucję mikoryz, *Glomales* z ordowiku mogły tworzyć mikoryzę z ówczesnymi mszakami.

Sylur

Zgodnie z hipotezą Pirozynskiego i Mallocha (1975) rośliny lądowe powstawały w wyniku symbiozy ziemnowodnych glonów i grzybobodobnych sylurskich *Oomycota*. Po odkryciu ordowickich *Glomales*, zdolnych — jak się przypuszcza — tworzyć związki mikoryzowe z pierwszymi roślinami lądowymi, także ta grupa grzybów mogła odegrać znaczącą rolę w paleośrodowisku syluru.

Do pierwotnych roślin telomowych (*Telomophyta*) należały ryniofity (*Rhyniophyta*), które pojawiły się w sylurze. Znany przedstawiciel tej grupy jest kuksonia (*Cooksonia*). Roślina ta okryta była epidermą ze szparkami, co dowodzi, że rosła niewątpliwie na lądzie. Rośliny lądowe mogły powstać z zielenic typu tarczowłosa (*Coleochaete*). Biorąc jednak pod uwagę, że sporofit roślin telomowych to zupełnie nowa struktura (u tarczowłosa sporofitu jeszcze nie ma), trzeba przyjąć, że mszaki (przynajmniej niektóre) mające bardzo prosty sporofit, mogą być pierwszymi roślinami, które pojawiły się na lądzie. Proste ryniofity typu kuksonii byłyby, w takim ujęciu, rezultatem ewolucji sporofitów tych pramszaków (Szwejkowscy, 2003). Do niedawna postulowano odwrotny kierunek ewolucji: sporofity mszaków stanowiłyby, według tego poglądu, rezultat procesów redukcji sporofitu ryniofitów (Szwejkowscy, 2003). W tym kontekście znaczenia nabiera przypuszczenie, że *Glomales* tworzyły związki symbiotyczne z pramszakami. Podobne do mikoryzy związki grzybów z mszakami znane są obecnie. Wszystkie współczesne *Glomales* tworzą mikoryzy arbuskularne, a takie właśnie spotyka się u mszaków. W tym miejscu warto zaznaczyć, iż w Polsce, w Górach Świętokrzyskich, odkryto ostatnio kuksonię (Bodzioch i in., 2003). Rośliny od początku swej ewolucji zależały od grzybów, inaczej — jak zauważają Pirozynski i Malloch (1975) — nie skolonizowałyby lądu. Kuksonia też najprawdopodobniej miała swoich partnerów mikoryzowych, np. *Glomales*. Zwłaszcza, że studia nad żyjącymi *Glomales* i spokrewnionymi z nimi formami kopalnymi, wskazują na różnorodność środowisk, w których mogą występować oraz na dużą zmienność gatunkową (Wagner & Taylor, 1981), a także na szerokie rozmieszczenie geograficzne i brak specyficznego partnera mikoryzowego (Arnolds, 1992).

Dewon

Ryniofity (*Rhyniophyta*) pojawiły się w późnym sylurze, ale optimum swego występowania osiągnęły we wczesnym i środkowym dewonie. Do dobrze poznanych ich dewońskich przedstawicieli z torfowiska w Rynie w Szkocji należą rodzaje: rynia (*Rhynia*), aglaofiton (*Aglaophyton*) i horneofiton (*Horneophyton*). Selosse i Le Tacon (1998) opisują mikoryzę arbuskularną u *Rhynia major*. Gatunek ten został początkowo włączony do *Rhynia*, jednak nowsze badania wykazały, że roślina ta była na tyle odmienna od rynii, że utworzono dla niego nowy rodzaj — *Aglaophyton* (Szwejkowscy, 2003). *Aglaophyton major* był prawdopodobnie sporofitem i płożył się po podłożu — świadczą o tym grupy chwytników znajdujące się w różnych miejscach łodygi (Szwejkowscy, 2003). Na chwytnikach (ryzoidach) znaleziono dobrze zachowane arbuskule, które mogły powstać wskutek symbiozy z *Glomales* (Selosse & Le Tacon, 1998).

Inną dobrze poznaną rośliną znaną z formacji skalnej w Rhyne jest asteroksylon (*Asteroxylon mackiei*), który po dokładniejszym zbadaniu okazał się związany z linią rozwojową widłaków i obecnie nie należy już do podgromady ryniofitów. Według obecnej klasyfikacji asteroksylon jest zaliczony do klasy widłaków jednakozarodnikowych (*Lycopsida*) i do rzędu prawidłakowców (*Drepanophycales = Asteroxylales*) (Szweykowscy 2003). W korze pierwotnej kłączy asteroksylona stwierdzono stałe występowanie strzępek *Palaeomyces asteroxyli* (*Oomyco*), co wskazuje na mikoryzę (Szafer & Kostyniuk, 1962).

Z torfowiska w Rhyne pochodzi także dobrze udokumentowany zapis kopalny porostów. Dewońskie porosty określa się jako cyjanoporosty (*Cyanolichenes*), gdyż w symbiozie z grzybami żyły cyjanobakterie — sinice (Taylor i in., 1995). Warto tutaj nadmienić, że obecnie żyjący geosyfon (*Geosiphon pyriforme*) tworzy symbiozę z cyjanobakteriami, które egzystują wewnątrz komórek grzyba. Warto dodać, że także glony i grzyby tworzyły w dewonie swoistą grupę plechowców — glonogrzybów (*Algomycetes*). Niektórzy nie traktują ich jeszcze jako typowych porostów (Szafer & Kostyniuk, 1962), inni zaś należący do tej grupy *Spongiophyton* sp. — odkryty we wczesnym dewonie w Ameryce Północnej — zaliczają do porostów (Stein i in., 1993).

W dewonie występowały także *Chytridiomycota* (Taylor i in., 1994), *Ascomycota* (Taylor i in., 1999) i *Basidiomycota* (Taylor & Osborn, 1996). Przedstawiciel *Chytridiomycota* był saprotrofem na *Aglaophyton major* i przypominał żyjących przedstawicieli *Blastocladiales* (*Chytridiomycota*), w szczególności rodzaj *Allomyces* (Taylor i in., 1994).

W dewonie istniały już wszystkie główne interakcje grzybów z innymi organizmami, a więc mikoryza, saprotrofizm i pasożytnictwo (Taylor & Osborn, 1996).

Karbon

Bogaty zapis kopalny roślinności tego okresu umożliwił także poznanie grzybów wchodzących w interakcje z karbońskimi roślinami.

Z końcem dewonu ryniofity wyginęły bezpowrotnie. Miejsce ich zajęły formy nowe, należące już wyłącznie do wyższych klas paprotników. Wśród widłakowych (*Lycophyta*) endomikoryzę stwierdzono u lepidofitów (*Lepidophytales*), skrzypowych (*Sphenopsida*), kalamitów (*Calamitaceae*), poza tym u paproci nasiennych (*Lyginopteridopsida*) i kordaitów (*Cordaitopsida*). Z tego okresu pochodzą grzyby należące do *Chytridiomycota*, *Zygomycota* i *Basidiomycota*, a także pasożytnicze *Oomyco* (Pirozynski, 1976).

Znany z późnego karbonu *Palaeosclerotium pusillum*, wykazuje cechy zarówno *Basidiomycota*, jak i *Ascomycota*. Na ok. 310 mln lat temu datuje się pierwsze rdzowce (*Puccinales*) — (Truswell, 1996). Rdzowce należą wprawdzie do grzybów podstawkowych (*Basidiomycota*), ale obecnie w wyniku badań molekularnych i ultrastrukturalnych widać coraz wyraźniej odrębność rdzowców od innych przedstawicieli podstawkowych, np. budowa por w septach przypomina raczej workowce (Szweykowscy, 2003).

Perm

Z końca paleozoiku pochodzi charakterystyczna grupa roślin — glospterydowce (*Glossopteridales*) — zimno-

lubne paprocie nasienne obejmujące rośliny występujące tylko na obszarze Gondwany oraz nieliczne, znane także z początku mezozoiku. Rośliny te miały postać drzew o wysmukłym pniu i dobrze uformowanej koronie oraz znaczny przyrost wtórny na grubość. Wiele spośród tych pni wykazuje symptomy próchniczej działalności grzybów. W ich drewnie bowiem znajdują się charakterystyczne wgłębienia do 3 cm długości, w których znaleziono strzępki grzybów *Basidiomycota*, co może wskazywać na ich funkcję w rozkładzie drewna. Glospterydowce stanowiły bardzo ważny składnik flory Gondwany, tworząc tam rozległe lasy. Delignifikacja drewna wtórnego odbywająca się przy udziale grzybów miała duże znaczenie dla ówczesnego paleośrodowiska, a symptomy ich działania bardzo przypominają te, które obserwujemy we współczesnych ekosystemach leśnych (Truswell, 1996).

Chociaż pojawienie się pierwszych *Basidiomycota* datuje się na prekambry (Blackwell, 2000), to najwcześniejsze dobrze udokumentowane skamieniałości tych grzybów pochodzą dopiero z przełomu karbonu i permu (390 mln lat temu). Są to grzybnie ze sprzążkami (Redecker i in., 2000; Blackwell, 2000), znane tylko u nielicznych gatunków *Ascomycetes*. Natomiast u *Basidiomycota* formowanie się sprzążek stanowi zwykle etap przed wykształcaniem podstawek (Müller & Loeffler, 1987).

Trias

Do charakterystycznych dla mezozoiku roślin należały benetyty (*Cycadeoideopsida*) o dużych pierzastych liściach, bardzo podobnych do tych u sagowców (*Cycadopsida*). Liście benetytów i sagowców można odróżnić jedynie na podstawie szczegółów budowy aparatów szparkowych. To podobieństwo sprawiało, że przez wiele lat sądzono, że wszystkie mezozoiczne szczątki liści pojedynczo pierzasto złożonych należały do sagowców. Dziś wiemy, że większość tych liści należała do benetytów (Szweykowscy, 2003). Dlatego też dane o kopalnych grzybach z tego okresu, choć podawane niekiedy w powiązaniu z sagowcami, mogły faktycznie dotyczyć benetytów.

Spośród kłębiakowych (*Glomeromycota*) opisano z triasu grzyby z rodzajów *Glomus* i *Gigaspora*. Liczne z nich współżyją z korzeniami roślin, tworząc mikoryzę wezykularno-arbuskularną (Schüßler i in., 2001). Grzyby te znaleziono na korzeniach benetytów (Selosse & Le Tacon, 1998).

Na pierzastych liściach *Pterophyllum* sp. znaleziono apotecjum i worki (Taylor & Osborn, 1996). Workowce wytwarzające owocniki miseczkowate lub talerzykowate (apotecjum = miseczka = *apothecium*), które podczas dojrzewania odsłaniają warstwę rodzajną (*hymenium*), były kiedyś zaliczane do klasy miseczniaków (*Discomycetes*). Dziś uważa się, że apotecja powstawały wielokrotnie, niezależnie w obrębie różnych, bliżej niespokrewnionych linii rozwojowych. Dlatego klasa miseczniaków — choć niekiedy wyodrębniana — jest taksonem sztucznym (Müller & Loeffler, 1987). Jeśli interpretacja skamieniałości odkrytych na liściach *Pterophyllum* sp. jest właściwa, to dowodziłoby to istnienia tych grzybów workowych już w triasie.

Spośród *Basidiomycota* opisano ze środkowego triasu z Queensland w Australii *Eopolyporoides kuklei*, jako saprotrofa na pniach benetytów (Truswell, 1996). Z Antarktydy pochodzi sporokarp (owocnik grzybów), utworzony z zarodni i otaczających ją wegetatywnych

strzępek *Endochretophora* sp., o nie ustalonym pokrewieństwie z grzybami współczesnymi (Truswell, 1996). Z triasu Antarktydy są znane także włosowce (*Trichomyces*) — grzyby włączane do sprzężniakowych (*Zygomycota*), wyspecjalizowanych pasożytów stawonogów. Odkryto strzępki tych grzybów połączone z kutikulą owada (Taylor & Osborn, 1996).

W triasie zatem występowały zarówno grzyby mikoryzowe, saprotroficzne, jak i pasożyty zwierząt oraz roślin.

Jura

Znany z jury jest rodzaj araukaria (*Araucaria*), są to rośliny iglaste z rodziny igławowatych (*Araucariaceae*). Na drewnie araukarii odkryto w Patagonii *Phellinites degiustoi* (Pirozynski, 1976), który Michael i in. (1983) uznali za najstarszą kopalną hubę (*Basidiomycota*).

Kreda

Zapis kopalny grzybów z kredy wskazuje na wzrost różnorodności *Ascomycota* (Pirozynski, 1976), obecne były również w tym okresie *Basidiomycota* (Truswell, 1996). Z Kanady jest znany rodzaj *Palambages* (*Deuteromycota*) — (Pirozynski, 1976).

Z kredy pochodzą najwcześniejsze ślady ektomikoryzy. Zarejestrowano ektomikoryzowe interakcje między grzybami i korzeniami ówczesnych drzew iglastych. Mikoryzy te są identyczne z formowanymi współcześnie na korzeniach sosnowatych (*Pinaceae*) — (Taylor & Osborn, 1996; Truswell, 1996). Szczątki kopalne, jakie zalicza się do rodziny sosnowatych są znane od okresu kredy. Była to jednak już wówczas silnie zróżnicowana grupa roślin. Sądzi się w związku z tym, że sosnowate musiały powstać wcześniej, prawdopodobnie na początku mezozoiku (Szweykowscy, 2003). Gleba, na której rosły te drzewa nie zawierała, jak się przypuszcza, zbyt wiele nutrientów. Ektomikoryza mogła więc odegrać decydującą rolę w ekspansji sosnowatych.

Paleocen

Kalgutkar (1997) podaje prawie 30 gatunków grzybów z późnego paleocenu i wczesnego eocenu z Kanady. Gatunki opisane przez niego należą głównie do *Hyphomycetes* (*Deuteromycota*) i *Ascomycota*. Na szczególną uwagę zasługują rodzaje *Pesavis* i *Ctenosporites* (*Deuteromycota*). Palinologowie wykorzystują zarodniki tych grzybów w stratygrafii jako skamieniałości przewodnie.

Eocen

Korzenie sosny (*Pinus* sp.) z eocenu zachowały dobrze udokumentowany zapis kopalny ektomikoryzy (Selosse & Le Tacon, 1998). Obecność grzybni w komórkach kory i korzeni metasekwoi (*Metasequoia*), mogłaby świadczyć o ektomikoryzie, jednak brak sieci Hartiga wskazuje, że nie chodziło o grzyby ektomikoryzowe, ale raczej saprotrofy. Korzenie sosny natomiast zachowały sieć Hartiga, a kopalny grzyb, który tworzył ektomikoryzę z sosną, jest porównywany do współczesnych z rodzaju piestrówka (*Rhizopogon*). Piestrówkowce (*Rhizopogonales*) to grzyby podstawkowe podziemne, o kulistych, jajowatych lub bulwiastych owocnikach, tworzące ektomikoryzę z drzewami iglastymi, szczególnie z sosną (Taylor & Osborn, 1996). Część grzybów mikoryzowych ma zdolność wytwarzania enzymów rozkładających związki organiczne, podobnie jak saprotrofy,

poza tym — na co zwracają uwagę Hibbett i in. (2000) — mikoryzy cechuje niestabilność i stanowią one ewolucyjnie dynamiczne powiązania. Dlatego trudno jest niejednokrotnie, na podstawie zapisu kopalnego, określić czy mamy do czynienia z mikobiontem czy saprotrofem.

Z eocenu pochodzą także grzyby epifityczne (Zastawniak, 1968; Truswell, 1996). W węglu brunatnym w Geiseltal w Niemczech zachowały się strzępki i konidiofory podobne do znanych u współczesnych gatunków pędzla (*Penicillium*) — (Zastawniak, 1968).

Interesującą skamieniałość z późnego eocenu stanowi owocnik grzyba podstawkowego z blaszkami, doskonale zachowany w bursztynie, odkryty na Dominikanie. Ważył 0,5 grama, miał 9 mm wysokości i kapelusz o średnicy 6 mm. Podobne tworzą czernidłaki (*Coprinus*), należące do rzędu pieczarkowców (*Agaricales*). Ponieważ jednak nie można go było zakwalifikować do żadnego znanego rodzaju, utworzono dla niego nowy rodzaj — *Coprinites* i umieszczono w rodzinie czernidłakowatych (*Coprinaceae*) — (Poinar & Singer, 1990).

Oligocen

W oligocenie powszechne były grzyby z rodzaju *Callimothallus* (*Ascomycota*) — (Truswell, 1996).

W złożach węgla brunatnego Australii znaleziono perytecjum podobne do występującego u współczesnego *Hypoxylon truncatum* (Truswell, 1996). Perytecjum (=perithecium=otocznia) jest to owocnik grzybów workowych kulisty, gruszkowaty lub butelkowaty, na szczycie z otworkiem, wyrastający oddzielnie lub w skupieniach i pogrążony w podkładce. Wnętrze perytecjum wypełniają worki z zarodnikami. Współcześnie rodzaj drewniak (*Hypoxylon*) reprezentują gatunki nadrzewne (Gumińska & Wojewoda, 1985).

Innym ciekawym rodzajem oligocenijskim odkrytym w Ameryce Północnej było *Geastrum* (Truswell, 1996). Rodzaj ten należy do *Basidiomycota*. Gwiazdoszowce (*Geastrales*), do których zalicza się gwiazdosza (*Geastrum*), to grzyby naziemne, reprezentowane obecnie przez ok. 25 gatunków. Grzyby te posiadają charakterystyczne kuliste owocniki, osłonięte endoperydium i gwiazdziste pękające wywinięte egzoperydium (Gumińska & Wojewoda, 1985).

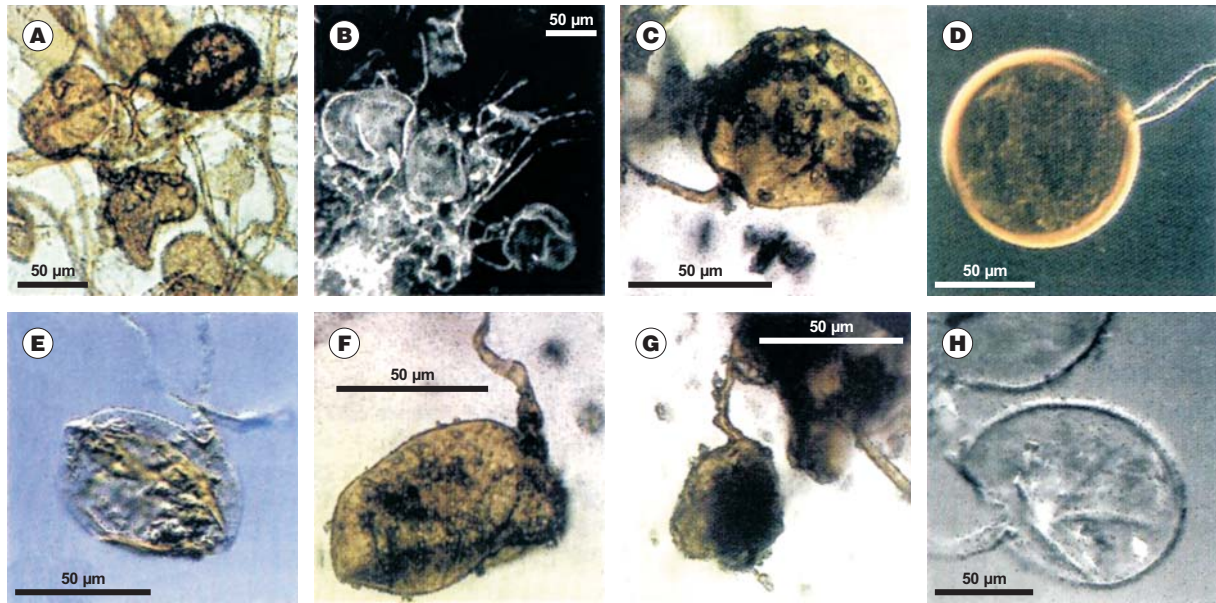
Miocen

Gwiazdoszowce są znane również z miocenu, szczególnie dobrze zachowało się *Geastrum florissantensis* (Pirozynski, 1976).

W Polsce znaleziono dobrze zachowane okazy bardzo podobne do współczesnego hubiaka pospolitego *Fomes fomentarius* (Skirgiełło, 1961). Ten grzyb podstawkowy żyje na żywych i martwych drzewach liściastych.

Doskonale zachowane mioceńskie stanowisko w stanie Idaho (USA) dostarczyło bogatego zapisu kopalnego grzybów epifitycznych. Znalezione tam przedstawiciele *Phragmothyrates*, *Stomiopeltites* (*Ascomycota*), *Entopeltacites* (*Deuteromycota*). *Phragmothyrates* sp. pasożytował na *Persea*, *Lithocarpus*, *Betula* i *Magnolia*. *Stomiopeltites* był znaleziony na *Betula*, *Smilax*, *Zeusiphoides*, a *Entopeltacites* sp. znaleziono na liściach *Persea*. Znaleźiska te mają duże znaczenie dla podtrzymania interpretacji dotyczącej ciepłego i wilgotnego środowiska w ówczesnym ekosystemie (Carlie i in., 2001).

Niewiele jest znanych kopalnych porostów z mezozoiku i kenozoiku. Mioceńskie porosty z rodzaju *Lobaria* zostały odkryte w Kalifornii (MacGinitie, 1937).



Tab. 1. Wybrane taksony i grupy ekologiczne grzybów i grzybobodnych w skali czasu geologicznego. Zielona czcionka — grupy ekologiczne
 Table 1. Stratigraphic distribution of selected taxon and ecological groups of fossil fungi and pseudofungi. Green font — ecological groups

			Basidiomycota (<i>Fomes idahoensis</i>) Ascomycota (<i>Phragmotryphites</i> , <i>Stromiopenites</i>) Deuteromycota (<i>Entopeltacites</i> , <i>Exesisporites</i>)
		23	Basidiomycota (<i>Coprinites</i> , <i>Geastrum</i>) Ascomycota (<i>Callimothallus</i>) Deuteromycota (<i>Pesavis</i> , <i>Ctenosporites</i>)
mikopasożyty mycoparasites	KENOZOIK CENOZOIC	PALEOGEN PALEOGENE	
		65	Deuteromycota (<i>Palmbages</i>) różnorodne Ascomycota
ektomikoryza ectomycorrhiza	MEZOZOIK MESOZOIC	KREDA CRETACEOUS	
		135	Basidiomycota (<i>Phellinites degiustoi</i>)
		JURA JURASSIC	
		203	Glomeromycota (<i>Gigaspora</i> , <i>Glomus</i>) Zygomycota (<i>Trichomyces</i>) Ascomycota (<i>Discomyces</i>) Basidiomycota (<i>Eopolyporooides kuklei</i>)
		250	
		PERM PERMIAN	
		290	Basidiomycota (grzybnia ze sprząkami) (290mln) Basidiomycota (Puccinales) <i>Palaeosclerotium pusillum</i> (o cechach pośrednich) Ascomycota i Basidiomycota
endomikoryza, saprotrofizm, pasożytnictwo, symbioza endomycorrhiza	PALEOZOIK PALEOZOIC	KARBON CARBONIFEROUS	
saprotrophism, parasitism, symbiosis		355	Zygomycota Chytridiomycota, Ascomycota
		410	Oomycota (<i>Paleomyces asteroxyli</i>) Lichenes (Cyanolichenes, <i>Spongiophyton</i>)
		410	Oomycota
		438	Glomeromycota (Glomales) (460mln)
		510	Oomycota (Saprolegniales) Chytridiomycota
		545	Lichenes (?)
	PROTEROZOIK PROTEROZOIC	KAMBR CAMBRIAN	
pasożyty zwierząt animal parasites			



Ryc. 1. Kopalne zarodniki i strzępki Glomales z ordowiku (A–C, E–G) i zarodniki pochodzące od współczesnych Glomales (D, H); Redecker i in., 2000

Fig. 1. Fossil spores and hyphae from the Ordovician (A–C, E–G) and spores formed by extant glomalean fungi (D,H); Redecker i in., 2000

Pliocen

Jednym z najwcześniej opisanych taksonów w stanie Idaho (USA) był *Fomes idahoensis* bardzo przypominający współczesnego pniarka obrzeżonego *Fomitopsis pinicola* (Pirozynski, 1976).

Znaczenie stratygraficzne dla pliocenu Meksyku miały powszechnie występujące zarodniki *Exesisporites* sp. (*Deuteromycota*).

Plejstocen

Na Alasce znaleziono 3 gatunki grzybów podstawkowych plejstocenijskich, występujące również współcześnie: lakownicę lśniącą *Ganoderma lucidum* i spłaszczoną *G. lipsiense*, należące do lakownicowców (*Ganodermatales*) oraz kurzawkę ołowianą *Bovista plumbea* (Pirozynski, 1976). Pierwszy grzyb wyrasta na drewnie drzew liściastych, drugi na żywych drzewach liściastych (rzadziej iglastych) oraz na martwych pniach i pniakach. Kurzawka ołowiana jest przedstawicielem purchawkowców (*Lycoperdales*) i rośnie gromadnie na pastwiskach, ugorach, łąkach i polanach górskich (Gumińska & Wojewoda, 1985).

W Polsce w osadach doliny Wisły pod Tarnobrzegiem znaleziono czarniaka pospolitego *Cenococcum geophilum* (Krauss i in., 1965). Jest to podziemny grzyb konidialny zaliczany do *Deuteromycota*. Występuje w

lasach iglastych i liściastych, na torfowiskach, często w sąsiedztwie gatunków z rodzaju *Elaphomyces* (Ławrynowicz, 1988).

Holocen

Do holocennych grzybów podstawkowych odkrytych w Polsce, głównie na Pomorzu, należą: gmatwek dębowy *Daedalea quercina* (Klichowska, 1960a, 1961a), hubiak pospolity *Fomes fomentarius* (Klichowska, 1960b), czyreń ogniowy *Phellinus igniarius* (Klichowska, 1961a). Są to grzyby nadrzewne (huby). Z okolic Wrocławia jest znana stułka (*Coltricia* sp.) — (Klichowska, 1961b). Rodzaj ten należy do rodziny szczecinkowcowatych (*Hymenochaetales*) i podobnie jak huby oraz lakownicowate (*Ganodermatales*) odkryte w plejstocenie był włączany do rzędu bezblaszkowców (*Aphylliphorales*) — (Gumińska & Wojewoda, 1985). Z holocenu jest znany również czarniak pospolity (Krauss i in., 1965).

Dyskusja i wnioski

W niniejszym artykule przedstawiono rys zapisu kopalnego grzybów i organizmów grzybobodobnych, z uwzględnieniem wszystkich okresów geologicznych. Takie ujęcie w literaturze polskiej nie było prezentowane. Stanowi własne ujęcie na podstawie różnorodnych publikacji, doniesień naukowych i materiałów przeglądowych. Na tej podstawie sporządziłem schemat ukazujący dystrybucję ważniejszych grup systematycznych i ekologicznych w skali czasu geologicznego oraz umiejscowienie odkrytych bardziej interesujących taksonów grzybów w poszczególnych okresach geologicznych.

Porównując klasyczną już pracę Pirozynskiego (1976) z późniejszymi, widać, iż w ciągu ostatnich 30 lat odkryto wiele nowych taksonów grzybów kopalnych. Wzbogaciła się także wiedza o ich interakcjach z innymi organizmami (White & Taylor, 1989; Elsik i in., 1990; Sherwood-Pike, 1991; Currah & Stockey, 1991; Kirk i in., 2001; i inni). Kalgutkar (1997) opisał 73 gatunki grzybów kopalnych z paleogenu i neogenu, zaliczonych do 38 rodzajów. Truswell (1996) dokonała przeglądu australijskich grzybów kopalnych, głównie mezozoicznych oraz z paleogenu i neogenu. Kalgutkar i Jansonius (2000) przedstawili przegląd 950 gatunków grzybów kopalnych należących do 230 rodzajów. Zapropozowano także utworzenie nowych rodzajów i uporządkowano synonimy, zaprezentowano krótkie wprowadzenie do paleomikologii oraz podano podstawy mikologii dla palinologów i metody badań pyłków roślin i zarodników przydatny mikologom. Przeprowadzono także dyskusję dotyczącą morfologii zarodników grzybów ze szczególnym uwzględnieniem cech zarodników grzybów kopalnych. Główną część pracy stanowi opis taksonomiczny rodzajów i gatunków. Publikacja ta stanowi przede wszystkim praktyczny przewodnik pomocny w oznaczaniu grzybów kopalnych i ukazuje zarazem stopień zaawansowania współczesnych badań paleomikologicznych. Uwzględnia ona przede wszystkim grzyby kenezoiku, w dużej mierze pochodzące z Kanady.

W Polsce doniesienia o grzybach kopalnych są nieliczne i odnoszą się tylko do kenozoiku. Zarodniki grzybów z oligocenu opisała Grabowska (1965), z miocenu Mameczar (1960), Stuchlik (1964), Oszczytko i Stuchlik (1972), a z

pliocenu Stachurska i in. (1957). Autorzy ci nie podają do jakich gatunków należały znalezione zarodniki. Kopalne grzyby z rodzajów *Fomes* (*Basidiomycota*), *Meliola* i *Trematosphaerites* (*Ascomycota*), pochodzące z neogenu, opisała Skirgiełło (1961). Klichowska (1960a, 1960b, 1961a, 1961b) i Krauss i in. (1965) przedstawili doniesienia o grzybach z plejstocenu i holocenu, takich jak: *Ganoderma lucidum*, *G. lipsiense*, *Daedalea quercina*, *Fomes fomentarius*, *Phellinus igniarius*, *Bovista plumbea* (*Basidiomycota*) oraz *Cenococcum geophilum* (*Deuteromycota*).

Prac materiałowych, przeglądowych i dokonujących syntezy wyników badań paleomikologicznych w polskiej literaturze jest bardzo mało. Niewielkim przyczynkiem jest praca Turnau (1984) o roli grzybów w procesie powstawania roślin lądowych. Biorąc pod uwagę liczbę prac ukazujących się w Polsce z paleobotaniki i paleozoologii, dysproporcja jest tu ogromna, nawet jeśli się uwzględni wyjątkowo ograniczone możliwości identyfikacji zapisu kopalnego grzybów i organizmów grzybobodobnych. Brak prac materiałowych i przeglądowych w tym zakresie powoduje, że jedynie wzmiankuje się o nich w polskich publikacjach mikologicznych lub paleobotanicznych, nie mówiąc już o pracach popularnonaukowych. A przecież grzyby cieszą się w naszym kraju dużym zainteresowaniem. Polska należy do krajów mikofilnych, gdzie grzyby zbiera się, a ich znajomość wśród grzybofilów — jak wykazały badania — nie jest mała (Kopczyński & Ławrynowicz, 2000). Wiedzę o grzybach kopalnych można przekazywać przystępnie i interesująco również uczniom i studentom oraz szerszemu gronu odbiorców. Liczę, że niniejszy artykuł wypełni lukę w tym zakresie. Może być przydatny paleontologom i mikologom, a także nauczycielom biologii.

Wzajemne przenikanie się różnych dyscyplin wiedzy zaowocowało już niejednokrotnie dobrymi wynikami. Badania grzybów kopalnych mogą wnieść wiele do zrozumienia przyrody jako całości oraz historii jej rozwoju.

Przegląd wyników badań dotyczących paleoekologii grzybów wskazuje na ich doniosłą rolę w kształtowaniu się paleoekosystemów (Kopczyński, 2004). Szczególnie ważny jest ich udział w procesie wyjścia roślin na ląd. Mikoryza okazała się wtedy strategią sukcesu (Pirozynski & Malloch, 1975). Zgodnie z ich hipotezą pierwsze rośliny lądowe powstały dzięki symbiozie ziemnowodnych glonów i sylurskich *Oomycota*. Grzybobodobne lęgniowe (*Oomycota*) należą obecnie do królestwa *Chromista*. Odkrycie w skałach ordowiku *Glomales* (*Glomeromycota*) — (Redecker i in., 2000) wydaje się mieć szczególne znaczenie dla badań nad ewolucją mikoryzy. Po ich odkryciu wysunięto hipotezę, że to właśnie ta grupa grzybów tworzyła później związki mikoryzowe z pierwszymi roślinami lądowymi i pozwoliła im opanować to środowisko. Przemawia za tym również fakt, że współczesne *Glomales* tworzą endomikoryzy. Znane są także ich związki mikoryzowe z mszakami, co nabiera szczególnego znaczenia przy rozpatrywaniu *Glomales* jako ewentualnych partnerów mikoryzowych pierwszych roślin lądowych.

Wybitny paleontolog i filozof francuski Teilhard de Chardin (1993) pisał, iż świat stanowi biologiczną czasoprzestrzeń i twierdził, że nie można niczego postrzegać inaczej jak cząstkę tej czasoprzestrzeni. Grzyby i grzybobodobne są powiązane ogromnie złożoną siecią zależności

z całą przyrodą, z jej biologiczną czasoprzestrzenią. Struktura i dynamika tej sieci nie mogą być dobrze poznane bez wnikliwych badań paleontologicznych tych organizmów.

Literatura

- ARNOLDS E. 1992 — Ecological studies on ectomycorrhizal fungi: an introduction. *Giornale Botanico Italiano*, 126: 765–778.
- BERBEE M.L. & TAYLOR J.W. 1993 — Dating the true fungi. *Canadian Journal of Botany*, 71: 1114–1127.
- BLACKWELL M. 2000 — Terrestrial life-fungal from the start? *Science*, 289: 1884–1885.
- BODZIOCH A., KOZŁOWSKI W. & POPLAWSKA A. 2003 — A Cooksonia — type flora from the Upper Silurian of the Holy Cross Mountains, Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 48: 653–656.
- CARLIE P., TAYLOR T.N., TAYLOR E. & REMBER W.C. 2001 — Fossil fungi from the Miocene of Idaho. *Botany 2001 Abstracts*, Botanical Society of America, 71.
- CAVALIER-SMITH T. 1987 — The origin of fungi and pseudofungi, [W:] Rayner i in. (ed.) — *Evolutionary biology of the fungi*: 339–353.
- CURRAH R.S. & STOCKEY R.A. 1991 — A fossil smut fungus from the anthers of an Eocene angiosperm, *Nature*, 350: 698–699.
- DENNIS R.L. 1969 — Fossil mycelium with clamp connections from the Middle Pennsylvanian. *Science*, 163: 670–671.
- ELSIK W.C. EDIGER V.S. & BATI Z. 1990 — Fossil fungal spores: *Anatolinites* nov. gen. *Palynology*, 14: 91–103.
- GRABOWSKA I. 1965 — O środkowooligocennym wieku ilów toruńskich na podstawie analizy sporowopyłkowej. *Kwart. Geol.*, 9: 815–836.
- GUMIŃSKA B. & WOJEWODA W. 1985 — Grzyby i ich oznaczanie. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.
- HIBBETT D.S., GILBERT L-B. & DONOGHUE M. J. 2000 — Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbioses in basidiomycetes. *Nature*, 407: 506–508.
- KALGUTKAR R. M. 1997 — Fossil fungi from the lower Tertiary Iceberg Bay Formation, Eureka Sound Group, Axel Heiberg Island, Northwest Territories, Canada. *Rev. Palaeobot. Palynology*, 97: 197–226.
- KALGUTKAR R. M. & JANSONIUS J. 2000 — Synopsis of fossil fungal spores, mycelia and fructifications. *American Association Stratigraphic Palynologists Foundation, Contributions Series Number*, 39, Texas.
- KIRK P. M., CANNON P.F., DAVID J.C. & STALPERS J.A. (ed.) 2001 — *Dictionary of the fungi*. CABI Publishing.
- KLICHOWSKA M. 1960a — Szczątki roślinne wykopalisk archeologicznych w województwie szczecińskim. *Przyroda Polski Zachodniej*, 4: 11–18.
- KLICHOWSKA M. 1960b — Znaleźiska roślinne ze starożytności Kołobrzegu. *Sprawozdania Archeologiczne*, t. 11: 97–101.
- KLICHOWSKA M. 1961a — Wczesnośredniowieczne szczątki roślinne odkryte w Wolinie na stanowiskach wykopaliskowych w latach 1953–1955. *Mat. Zachodnio-Pomorskie* — t. 7: 457–462.
- KLICHOWSKA M. 1961b — Wyniki badań materiałów botanicznych z prac wykopaliskowych na Ostrowie Tumskim we Wrocławiu w latach 1950–1955. *Spraw. Archeologiczne*, t. 12: 111–121.
- KOPCZYŃSKI K. 2004 — Rola grzybów w kształtowaniu się paleoekosystemu, [W:] Muszer J. (red.) — *Zapis paleontologiczny jako wskaźnik paleośrodowiska* — Materiały z XIX Konferencji Naukowej Paleobiologów i Biostatygrafów. *Pol. Tow. Geol.*, Wrocław: 76–78.
- KOPCZYŃSKI K. & ŁAWRYNOWICZ M. 2000 — Polskie regionalne nazwy grzybów. [W:] Lisiewska M. & Ławrynowicz M. (red.) — *Monitoring grzybów*. *Pol. Tow. Botan.*, Poznań–Łódź.
- KRAUSS A., MYCIELSKA-DOWGIAŁŁO E. & SZCZEPANEK K. 1965 — Wstępne wyniki badań nad wiekiem osadów doliny Wisły pod Tarnobrzegiem. *Prz. Geol.*, 6: 275–279.
- ŁAWRYNOWICZ M. 1988 — *Workowce (Ascomycetes), Jeleniakowe (Elaphomycetales), Trufle (Tuberales)*, [W:] *Flora polska. Rośliny zarodnikowe Polski i ziemi sąsiednich*. Grzyby (Mycota), t. 18, Instytut Botaniki PAN, PWN, Warszawa–Kraków.
- MACGINITIE H. D. 1937 — The flora of the Weaverville beds of Trinity County, California, with descriptions of the plant-bearing beds. *Cornegie Institution of Washington Publications*, 465: 131.
- MAMCZAR J. 1960 — Wzorcowy profil środkowego miocenu Polski środkowej. *Biul. Inst. Geol.*, 324: 157.
- MICHAEL E., HENNIG B. & KREISEL H. 1983 — *Abstammung und Evolution der Pilze. Fossile Pilze*, [W:] *Handbuch für Pilzfreunde*, Band V, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- MÜLLER E. & LOEFFLER W. 1987 — *Zarys mikologii*. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.
- OSZCZYPKO N. & STUCHLIK L. 1972 — Miocen słodkowodny Kotliny Sądeckiej. Wyniki badań geologicznych i palinologicznych. *Acta Palaeobotanica*, 13: 137–156.
- PIROZYŃSKI K. A. 1976 — Fossil fungi. *Ann. Rev. Phytopathology*, 14: 237–246.
- PIROZYŃSKI K. A. & MALLOCH D. W. 1975 — The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *BioSystems*, 6: 153–164.
- POINAR G. O. & SINGER R. 1990 — Upper Eocene gilled mushroom from the Dominican Republic. *Science*, 248: 1099–1101.
- REDECKER D., KODNER R. & GRAHAM L. E. 2000 — Glomalean fungi from the Ordovician. *Science*, 289: 1920–1921.
- RETALLACK G. J. 1994 — Were the Ediacaran fossils lichens? *Paleobiology*, 20: 523–544.
- RETALLACK G. J. 1995 — Ediacaran lichens — a reply to Waggoner. *Paleobiology*, 21: 398–399.
- SCHOPF J.W. 2002 — *Kolebka życia*. PWN, Warszawa.
- SCHÜBLER A., SCHWARZOTT D. & WALKER C. 2001 — A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Res.*, 105: 1413–1421.
- SELOSSE M-A. & LE TACON F. 1998 — The land flora: a phototroph-fungus partnership? *Tree*, 13: 15–20.
- SHERWOOD-PIKE M.A. 1991 — Fossils as keys to evolution of fungi. *BioSystems*, 25: 121–129.
- SKIRGIELŁO A. 1961 — Flora kopalniana Turowa koło Bogatyni II. *Pr. Muzeum Ziemi*, 4: 5–12.
- STACHURSKA A., DYJOR S. & SADOWSKA A. 1957 — Pliocennski profil z Ruszowa w świetle analizy botanicznej. *Kwart. Geol.*, 11: 353–371.
- STEIN W. E., HARMON G. D. & HUEBER F. M. 1993 — Spongiophyton from the Lower Devonian of North America reinterpreted as a lichen. *Amer. J. Botany*, 80: 93.
- STUCHLIK L. 1964 — Analiza pyłków osadu mioceńskiego z Rypina. *Acta Palaeobotanica*, 5: 3–111.
- SZAFER W. & KOSTYNIUK M. 1962 — *Zarys paleobotaniki*. PWN, Warszawa.
- SZWEJKOWSCY A. i J. (red.) 2003 — *Słownik botaniczny*. Wiedza Powszechna.
- TAYLOR T. N., REMY W. & HASS H. 1994 — Allomyces in the Devonian. *Nature*, 367: 601.
- TAYLOR T. N., HASS H., REMY W. & KERP H. 1995 — The oldest fossil lichen. *Nature*, 378: 244.
- TAYLOR T. N. & OSBORN J. M. 1996 — The importance of fungi in shaping the paleoecosystem. *Rev. Palaeobot. Palynology*, 90: 249–262.
- TAYLOR T. N., HASS H. & KERP H. 1999 — The oldest fossil ascomycetes. *Nature*, 399: 648.
- TEILHARD DE CHARDIN P. 1993 — *Pisma*, t. 4. Instytut Wydawniczy PAX, Warszawa.
- TEYSSÈDRE B. 2003 — *Chuarina, Tawuia, Longfengshania*. Trois classes de fossiles précambriens pour un même taxon. *Comptes Rendus Palevol*, 2: 503–508.
- TRUSWELL E. M. 2000 — The fossil record of the fungi in Australia and the Australasian region, [W:] Orchard A. E. (ed.) *Fungi of Australia*. Australian Biological Resource Study, Canberra, v. 1A: 321–34.
- TURNAU K. 1984 — Rola grzybów w procesie powstawania roślin lądowych. *Wiadomości Botaniczne*, 28: 41–44.
- TYLER S. H. & BARGHOORN E. S. 1954 — Ossurance of structurally preserved plants in the Precambrian rocks of the Canadian Shield. *Science*, 119: 606–608.
- WAGGONER B. M. 1995 — Ediacaran lichens: a critique. *Paleobiology*, 21: 393–397.
- WAGNER C. A. & TAYLOR T. N. 1981 — Evidence for endomycorrhizae in Pennsylvanian age plant fossils. *Science*, 212: 562–563.
- WHITE J.F. & TAYLOR T.N. 1989 — A trichomycete-like fossil from the Triassic of Antarctica. *Mycologia*, 81: 643–646.
- WILKINSON D. M. 2001 — Mycorrhizal evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 64–65.
- WOJEWODA W. 1998 — *Grzyby* [W:] Jura C., Krzanowska H. (ed.) — *Encyklopedia biologiczna*, t. 4, Wydawnictwo OPRES, Kraków.
- ZASTAWIAK E. 1968 — Flora eocenna węgla brunatnych z Geiseltal. *Wschód*, 12: 302–304.
- ZHU S. & CHEN H. 1995 — Megascopic multicellular organisms from the 1700 — million-year-old Tuanshanzi Formation in the Jixian Area, North China. *Science*, 270: 620–622.

Praca wpłynęła do redakcji 14.12.2004 r.

Akceptowano do druku 26.04.2005 r.