

Ogólne rozmieszczenie geograficzne, pochodzenie  
i ewolucja szpetkowych (*Taphrinales*)

Distribution géographique générale, origine  
et évolution des *Taphrinales*

BOGUSŁAW SAŁATA

Zakład Botaniki Ogólnej UMCS w Lublinie

Salata B. (Department of Botany, University Maria Curie-Skłodowska, Akademicka 19, 20-033 Lublin, Poland): *General geographical distribution, origin and evolution of Taphrinales*. Acta Mycol. 11 (2):107-153, 1975.

General geographical distribution, origin and evolution of *Taphrinales* are the subject of the paper. The distribution of holarctic species has been more carefully analyzed. Range spectra of the flora of *Taphrinales* of several regions of Europe have also been included. The problems connected with the origin and evolution of *Taphrinales* are discussed on the basis of the more important hypotheses concerning phylogenesis of *Ascomycetes*.

WSTĘP

Praca niniejsza jest kontynuacją studiów nad grzybami z rzędu *Taphrinales* i obejmuje zagadnienia ich geograficznego rozprzestrzenienia oraz pochodzenia i ewolucji. Problemy te w poprzednim opracowaniu (Sałata 1974) zostały przedstawione tylko w bardzo ogólnym zarysie ze względu na ustalone ramy wydawnictwa.

W rozdziale pierwszym zestawiono ważniejszą literaturę dotyczącą tej interesującej grupy grzybów z podziałem na prace taksonomiczno-florystyczne oraz traktujące o cytologii i biologii szpetkowych. W następnym zaś rozdziale omówiono ogólne rozmieszczenie gatunków *Taphrinales* ze zwróceniem szczególnej uwagi na rozprzestrzenienie grzybów występujących w Holarctydzie. Na podstawie monografii M i x a (1949, 1954, 1957) oraz opracowań regionalnych innych autorów wyznaczono główne obszary występowania tych grzybów na kuli ziemskiej.

Na podstawie wyników dotychczasowych badań nad szpetkowymi, w następnych rozdziałach ustosunkowano się do zagadnień związanych ze stanowiskiem systematycznym, pochodzeniem i ewolucją tej grupy grzybów.

W związku z zakończeniem i oddaniem do druku niniejszej pracy autor czuje się w obowiązku złożyć serdeczne podziękowanie Pani prof. dr A. Skirgiello za wiele cennych rad i wskazówek w trakcie pracy i przygotowywania maszynopisu.

#### ZARYS HISTORII BADAŃ NAD SZPETKOWYMI

Pierwsze w literaturze botanicznej wzmianki o szpetkowych (*Taphrinales*) znajdujemy w pracy Malpighiego z 1679 roku (Tulasne 1866), gdzie podany jest opis liści topoli (*Populus*) porażonych prawdopodobnie przez *Taphrina populina* Fr. Opisy zaś samych grzybów pojawiają się dopiero z początkiem XIX wieku (Persoon, Synop. meth. fung. 1801, p. 700).

Nazwa *Taphrina* została nadana tym grzybom przez Friesa w 1825 roku (Syst. orb. veget. 1, p. 317) i jest ona obowiązująca w myśl przepisów o nomenklaturze botanicznej. Ta sama nazwa rodzajowa wymieniona jest także w Systema mycologicum (Fries 1832). Warto dodać, że Fries w 1815 roku (Obs. mycol. 1, p. 217) dla grzybów tych używał nazwy rodzajowej *Taphria*, którą później odrzucił, bowiem taka nazwa nadana została już wcześniej jednemu z rodzajów owadów. Zgodnie z postanowieniami obecnie obowiązującego kodeksu nomenklatury botanicznej odrzucenie wcześniejszej nazwy *Taphria* nie było konieczne.

Z późniejszych opracowań, w których podane są m. in. opisy nowych taksonów zaliczanych do *Taphrinales*, na uwagę zasługują prace: Berkeleya, Desmazières'a i Fuckela. Desmazières podał w 1848 roku opis nowego rodzaju *Ascomyces* Mont. et Desmaz., do którego zaliczył grzyb występujący na liściach *Quercus* (*A. coerulescens* Mont. et Desmaz.), Berkeley w 1860 roku zaliczył grzyb porażający brzoskwinię do rodzaju *Ascosporium* Berk. (*A. deformans* Berk.), a Fuckel (1861) podał opis nowego rodzaju *Exoascus* Fuck., zaliczając do niego grzyb występujący na owocach śliwy (*E. pruni* Fuck.).

Już w kilka lat później Tulasne (1866) przeniósł wymienione wyżej taksony do rodzaju *Taphrina* Fr. Większość nowych kombinacji zaproponowanych przez Tulasne przetrwała do dnia dzisiejszego. Warto dodać, że autor ten podzielił znane wówczas 6 gatunków szpetkowych na dwie grupy:

##### I. *Taphrinae polysporae*

1. *Taphrina aurea* (Pers.) Tul.
2. *Taphrina coerulescens* (Mont. et Desm.) Tul.

##### II. *Taphrinae octosporae*

3. *Taphrina bullata* (Berk. et Br.) Tul.
4. *Taphrina deformans* (Berk.) Tul.
5. *Taphrina pruni* (Fuck.) Tul.
6. *Taphrina alnitorqua* (Westend.) Tul.

W latach następnych ukazuje się szereg prac (m.in.: Fuckel 1870,

1873; Magnus 1874, 1875; Ráthay 1880, 1881; Saccardo 1882; Farlow 1883; Rostrup 1883, 1885, 1890; Johanson 1885, 1887), które wydatnie poszerzyły zakres wiadomości o tej interesującej grupie grzybów.

Na specjalne omówienie zasługują studia nad szpetkowymi *Sadebecka*, których wyniki opublikowane są w szeregu pracach (m.in.: 1882, 1884, 1887, 1890), a ich uwieńczeniem jest pierwsza światowa monografia szpetkowych (*Sadebeck* 1893). W pracy tej *Sadebeck* omówił dokładnie biologię szpetkowych, zamieścił opisy 40 gatunków oraz podał uwagi o ich ogólnym rozmieszczeniu geograficznym. Monografię zamykają starannie wykonane i zebrane w kilku tablicach rysunki mikroskopowe grzybni, komórek workotwórczych i worków.

*Sadebeck* (1893) znane wówczas gatunki szpetkowych zaliczył do trzech następujących rodzajów: *Exoascus* Fuck., *Taphrina* Fr. i *Magnusiella* Sadeb.

Gatunki zaliczone do rodzaju *Exoascus* charakteryzują się (*Sadebeck* 1893) trwałą, przerastającą porażone organy roślinne, wieloletnią grzybnią, z której corocznie wyrastają strzępki grzybni subkutykularnej. Wszystkie komórki tej grzybni przekształcają się następnie w komórki workotwórcze i w worki. Rodzaj ten w monografii *Sadebecka* był najliczniejszy, gdyż zaliczył on do niego aż 21 gatunków.

Następny rodzaj, *Taphrina*, objął grzyby charakteryzujące się grzybnią jednoroczną, rozrastającą się tylko pomiędzy kutykulą a komórkami epidermy lub wewnątrz komórek skórki. Część komórek tej grzybni zamienia się następnie w worki, a inne pozostają płonne, ulegają ześluzowaceni i zanikają. Rodzaj ten w omawianej pracy liczył 14 gatunków.

Pozostałe gatunki (5) zaliczył *Sadebeck* do nowo wyodrębnionego rodzaju *Magnusiella*, który objął grzyby nie tworzące komórek workotwórczych i o workach formujących się bezpośrednio na szczytach strzępek grzybni międzykomórkowej.

Uzupełnieniem omówionej monografii jest następna praca *Sadebecka* (1895), w której znajdują się opisy dwu nowych taksonów oraz wprowadzone są niewielkie zmiany w ówczesnej klasyfikacji szpetkowych.

Omówioną wyżej klasyfikację szpetkowych *Sadebecka* współczesny mu *Giesenhagen* (1895, 1901) zaakceptował tylko częściowo; utrzymał on jako odrębny rodzaj *Magnusiella*, a grzyby zaliczane do rodzajów *Exoascus* i *Taphrina* połączył w jeden rodzaj — *Taphrina*, co przy braku różnic morfologicznych pomiędzy nimi wydawało się słuszne. Takie samo stanowisko zajęło potem wielu mikologów.

Gatunki z rodzaju *Taphrina* podzielił *Giesenhagen* (1901) wg przynależności systematycznej roślin żywicielskich na cztery podrodzaje, którymi są:

1. *Taphrinopsis* — występujący na paprociach (*Filices*);
2. *Eutaphrina* — na kotkowych (*Juliflorae*);
3. *Euezoascus* — na różowatych (*Rosiflorae*);
4. *Sadebeckiella* — na terpentynowych (*Terebinthales*).

Warto przy tej okazji dodać, że grzyby zaliczane przez Sadebecka (1893, 1895) i Giesenhagena (1895, 1901) do rodzaju *Magnusiella*, po dokładniejszym zbadaniu, zostały zaliczone później bądź do rodzaju *Taphrina*, bądź do rodziny *Protomycetaceae*.

Po ukazaniu się monografii szpetkowych opracowanej przez Sadebecka (1893) ukazało się szereg opracowań regionalnych (ważniejsze z nich: Atkinson 1894; Jačevskij 1901, 1926; Neger 1905; Schroeter 1893; Nishida 1911; Palm 1917; Jankowska 1928; Laubert 1928; Bataille 1936). Jednocześnie w literaturze mikologicznej ukazały się opisy licznych nowych taksonów. Nie sposób przy tej okazji pominąć nazwiska Siemaszki (1923), który opisał z Kaukazu dwa nowe gatunki szpetkowych. Jeden z nich, *Taphrina athyrii* Siem., przetrwał do dzisiaj jako odrębny i wyraźny takson.

W latach dwudziestych rozpoczął studia nad szpetkowymi mikolog amerykański Mix, który grzybom tym poświęcił kilka publikacji. Uwieńczeniem jego badań jest bez wątpienia światowa monografia rodzaju *Taphrina* (Mix 1949). W latach następnych ukazały się jeszcze jej uzupełnienia (Mix 1954, 1957).

Po opublikowaniu pracy Mix'a (1949) ukazało się szereg nowych opracowań regionalnych. Z ważniejszych wymienić należy publikacje m.in. takich autorów, jak: Henderson (1956), Mayor (1958), Gjaerum (1964, 1967) i Zerova (1969). Występujące w środkowej Europie gatunki *Taphrinales* zestawił także Buhr (1964, 1965).

Na odrębne omówienie zasługują badania nad biologią i cytologią szpetkowych. Wyniki tych badań umożliwiły sprecyzowanie stanowiska systematycznego wielu taksonów; rzuciły też światło na pochodzenie *Taphrinales* i miejsce tej grupy w systemie grzybów. (Ważniejsze publikacje: Ikeno 1901, 1903; Juel 1921; Martin 1924, 1925, 1927, 1936, 1940; Mix 1924, 1925, 1935; Eftimu 1927; Wieben 1927; Fitzpatrick 1934; Kramer 1960; Upadhyay i Pavagi (1973).

Na uwagę zasługują też badania Mix'a (1953, 1954a) nad zachowaniem się tych grzybów w sztucznych kulturach.

#### UWAGI O OGÓLNYM ROZMIESZCZENIU GEOGRAFICZNYM

##### *Taphrinales*

Jest faktem dość interesującym, że szpetkowe (*Taphrinales*) rozprze-strzenione są głównie w strefach klimatu umiarkowanego i chłodnego na półkuli północnej. Na ogólną liczbę 97 znanych dotychczas gatunków



(tab. 1) ogromną większość (79 gat.) stanowią grzyby, których główny ośrodek rozmieszczenia geograficznego znajduje się w obrębie Holarktydy. Wiąże się to bez wątpienia z tym, że większość gatunków szpetkowych pasożytuje na roślinach żywicielskich z rodzin, które występują

Tabela 1 — Tableau 1

Wykaz rodzin roślin żywicielskich i liczby występujących na nich gatunków  
*Taphrinales* (Sałata 1974)

Index des familles de plantes-hôtes et du nombre d'espèces des *Taphrinales*  
y vivant en parasites (Sałata 1974)

Nazwa rodziny żywicieli Nom de familles de plantes-hôtes	Liczba znanych gatunków Nombre d'espèces connues	Liczba gatunków notowanych w Europie Nombre d'espèces trouvées en Pologne	Liczba gatunków stwierdzonych w Polsce Nombre d'espèces trouvées en Pologne
<i>Polypodiaceae</i>	22	7	3
<i>Betulaceae</i>	23	12	9
<i>Salicaceae</i>	4	3	3
<i>Fagaceae</i>	5	2	—
<i>Ulmaceae</i>	2	2	1
<i>Rosaceae</i>	25	12	8
<i>Euphorbiaceae</i>	1	—	—
<i>Anacardiaceae</i>	1	1	—
<i>Aceraceae</i>	11	4	—
<i>Hippocastanaceae</i>	1	—	—
<i>Zingiberaceae</i>	2	—	—
Razem Au total	97	43	25

wyłącznie w Holarktydzie lub mają tu największą liczbę rodzajów i gatunków.

W tropikalnych państwach roślinnych centrum swego występowania ma tylko 15 gatunków szpetkowych (5 — w *Paleotropis* i 10 — w *Neotropis*), a główny ośrodek występowania *Taphrina entomospora* Thaxter (żywiciel: *Notophagus antarctica* Oerst.) znajduje się w państwie antarktycznym (*Antarctis*).

Nie znamy dotychczas grzybów z omawianej grupy systematycznej, które występowałyby wyłącznie w państwie australijskim (*Australis*), albo przylądkowym (*Capensis*).

Wreszcie dwa pozostałe gatunki szpetkowych, *Taphrina deformans* (Berk.) Tul. występująca na *Prunus persica* (L.) Batsch i na *P. dulcis* (L.)

Batsch oraz *Taphrina wiesneri* (Ráthay) Mix porażająca różne gatunki z rodzaju *Prunus* L. (subgen. *Cerasus*), występują w kilku państwach roślinnych. Grzyby te rozprzestrzeniły się w wielu regionach świata wraz z wprowadzeniem tam do uprawy ich roślin żywicielskich i obecnie mają charakter gatunków kosmopolitycznych. Jednak możemy je uważać za powiązane genetycznie z państwem wokółbiegunowym północnym, ponieważ pierwotna ojczyzna ich roślin żywicielskich znajduje się w obrębie Holarktydy.

Stosunkowo dużo szpetkowych porażających paprocie występuje w państwach tropikalnych (*Paleotropis* 3 gat. i *Neotropis* 7 gat.). Stanowią one niemal połowę (45,4%) gatunków znanych dotychczas z występowania na przedstawicielach rodziny *Polypodiaceae*.

Do występujących na paprociach gatunków paleotropikalnych należy zaliczyć trzy wymienione niżej grzyby. W nawiasach nazwy ich roślin żywicielskich, a obok — nazwy obszarów florystycznych (Mattick 1964) w których występują.

*Taphrina laurencia* Giesenh. (*Pteris quadriaurita* Retz.) — obszar indyjski,

*Taphrina rhomboidalis* Syd. et Butler (*Pteris* spp.) — obszar indyjski,

*Taphrina tubiformis* (Rabenh.) Lagerh. ex Thirum. (*Polystichum aristatum* (Forst.) Presl.) — obszar indyjski, Nowa Kaledonia, Polinezja; podana także z Azji Wschodniej (Japonia).

Centrum swego rozmieszczenia w obrębie państwa neotropikalnego mają zaś następujące gatunki szpetkowych:

*Taphrina amplians* Mix (*Pteris orizabe* Mat. et Gal.) — obszar karaibski,

*Taphrina blechni* Bres. ex Mix (*Blechnum* sp.) — południowo-wschodnia Brazylia,

*Taphrina ecuadorensis* Syd. (*Dryopteris cheilanthoides* (Kunze) C. Chr.) — obszar andyjski,

*Taphrina fasciculata* (Lagerh. et Sadeb.) Giesenh. (*Dryopteris* sp.) — obszar andyjski,

*Taphrina pteridis* Viégas (*Pteris* sp.) — południowo-wschodnia Brazylia,

*Taphrina tonduziana* P. Hennings (*Pteris spinosa* (L.) Desv.) — obszar karaibski,

*Taphrina thaxteri* Mix (*Dryopteris poiteana* (Bory) Urban) — obszar karaibski.

Na roślinach kwiatowych znamy tylko 5 gatunków szpetkowych, których główne centrum rozmieszczenia geograficznego znajduje się w obrębie tropikalnych państw roślinnych. Stanowi to zaledwie 5,1% ogólnej liczby *Taphrinales* porażających te rośliny. Grzyby te występują na roślinach żywicielskich należących do *Rosaceae*, *Euphorbiaceae* i *Zingibera-*

ceae. Pasożyty dwu pierwszych rodzin (*Rosaceae*, *Euphorbiaceae*) występują tylko w państwie neotropikalnym. Są to:

*Taphrina mexicana* H. et P. Syd. (*Prunus microphylla* (HBK) Gray) — obszar karaibski,

*Taphrina andina* Palm (*P. serotina* Ehrh. var. *salicifolia* Koehne) — obszar karaibski i andyjski,

*Taphrina sebastianae* (Sadeb.) Jacz. (*Sebastiana ypanemensis* (Mill.) Arg.) — obszar pampasów w Brazylii.

Na przedstawicielach *Zingiberaceae* znamy tylko dwa gatunki, którymi są:

*Taphrina maculans* Butler (*Curcuma*, *Hedychium*, *Zingiber* spp.) — obszar indyjski; podana także z Japonii,

*Taphrina linearis* H. et P. Syd. (*Globba marantiana* L.) — obszar malajski.

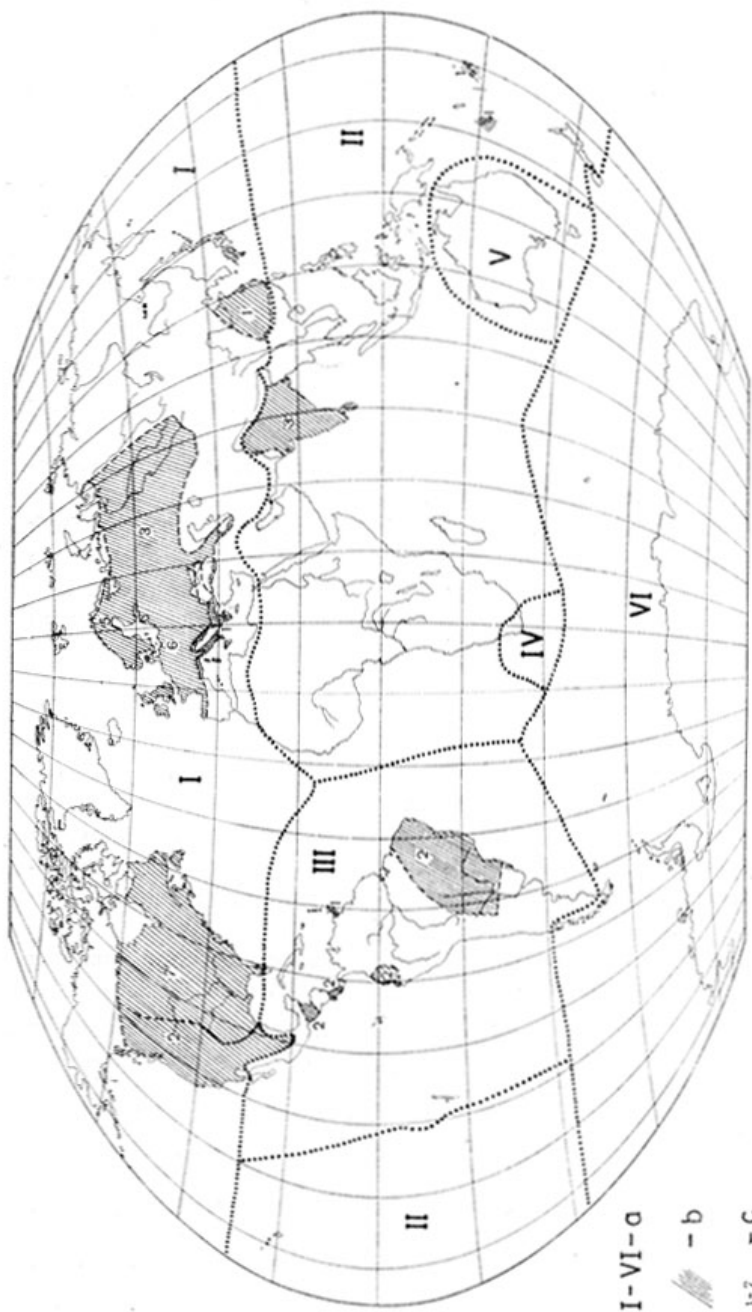
Główny ośrodek ich rozmieszczenia geograficznego leży zatem w obrębie państwa roślinnego paleotropikalnego.

Ogromną większość, jak już wcześniej zaznaczono, stanowią jednak gatunki szpetkowych, których centrum rozmieszczenia geograficznego znajduje się w obrębie państwa roślinnego wokółbiegunowego północnego (ryc. 1 i 2). Z tego też względu ich rozmieszczenie geograficzne powinno być przeanalizowane nieco dokładniej.

Na przedstawicielach rodziny *Polypodiaceae* występuje w obrębie Holarktydy 12 gatunków szpetkowych. Spośród nich tylko *Taphrina hirsutae* wykazuje charakter typowego gatunku cyrkumborealnego. Grzyb ten znany jest bowiem zarówno z Ameryki Północnej, jak też z Europy i z Azji Wschodniej. Występowanie innych gatunków ograniczone jest do pewnych tylko obszarów florystycznych Holarktydy (tab. 2). Zwraca uwagę stosunkowo bogata flora szpetkowych na przedstawicielach rodziny *Polypodiaceae* w obszarze atlantyckim Ameryki Północnej i w Europie.

Dość interesujące jest rozmieszczenie geograficzne gatunków *Taphrina* występujących na przedstawicielach rodziny *Betulaceae*. Obok nielicznych gatunków cyrkumborealnych (*Taphrina alni*, *T. bacteriosperma*, *T. carnea*) znane są na przedstawicielach tej rodziny gatunki wspólne dla Ameryki Północnej i Azji Wschodniej. Grzybami tymi są: *Taphrina coryli* Nishida występująca w Ameryce Północnej na *Corylus americana* Marsh. i *C. rostrata* Ait., a w Azji Wschodniej na *C. heterophylla* Fisch. i *C. sieboldiana* Blume oraz *Taphrina japonica* porażająca w Ameryce Północnej *Alnus rubra* Bong. a w Japonii *A. japonica* Sieb. et Zucc. i *A. hirsuta* Turcz.

Najwięcej szpetkowych na przedstawicielach rodziny *Betulaceae* występuje na gatunkach z rodzaju *Betula* L. i *Alnus* Mill. Zestawiono je na tle obszarów florystycznych Holarktydy (tab. 3 i 4).

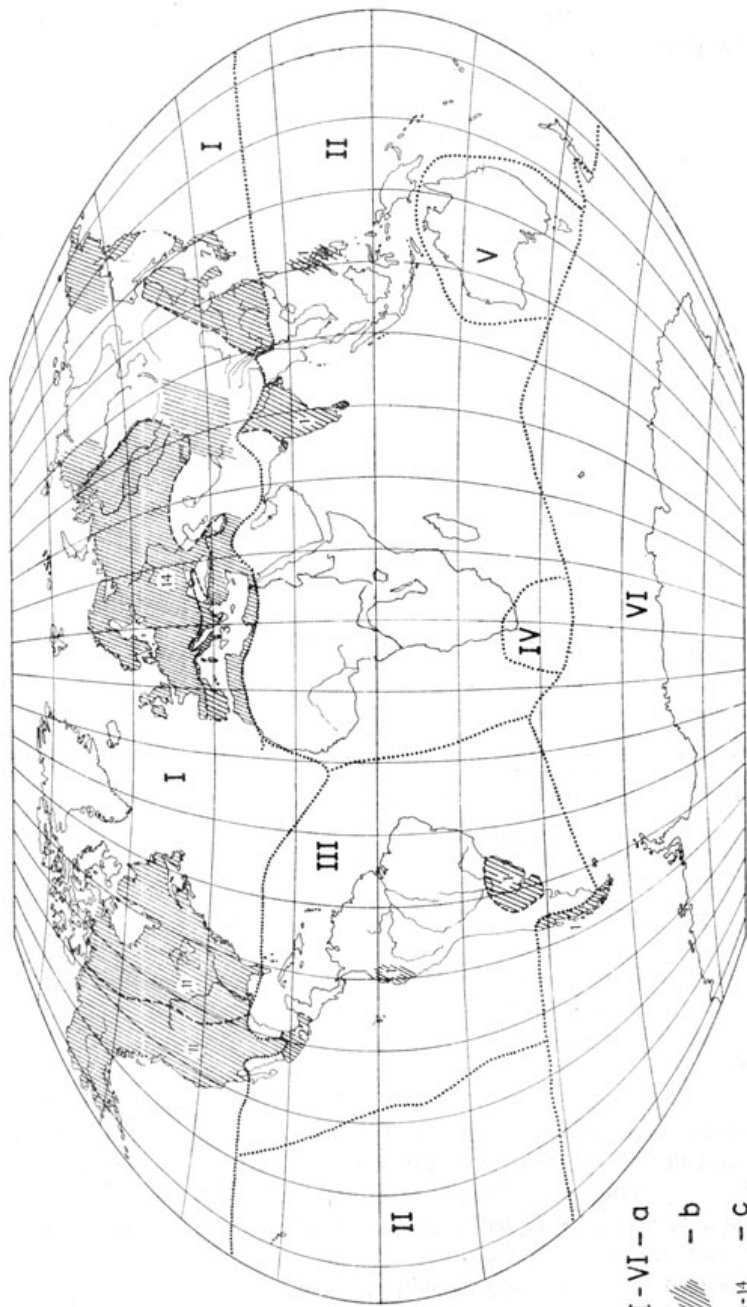


Ryc. 1. Główne rejony występowania gatunków *Taphrinales* porażających przedstawicieli *Polyodiaceae*

Régions principales où il y a des espèces de *Taphrinales* vivant en parasites des représentants de *Polyodiaceae*

a — państwa roślinne (I — Holarctis, II — Palearctis, III — Neotropis, IV — Capensis, V — Australis, VI — Antaretis), b — obszary florystyczne w których grzyby te występują, c — liczba występujących tam gatunków

a — pays végétaux (I — Holarctis, II — Palearctis, III — Neotropis, IV — Capensis, V — Australis, VI — Antaretis), b — régions floristiques où il y a ces champignons, c — nombre d'espèces s'y trouvant



I - VI - a

- b

- c

Ryc. 2. Główne rejony występowania gatunków *Taphrinales* porażających przedstawicieli *Angiospermae* (z wyłączeniem gatunków kosmopolitycznych)

Régions principales où il y a des espèces de *Taphrinales* vivant en parasites des représentants de *Angiospermae* (sauf espèces cosmopolites)

a i b — patrz ryc. 1, c — liczba gatunków występujących wyłącznie w danym obszarze florystycznym

a et b — voir fig. 1, c — nombre d'espèces qui ne se trouvent que dans une région floristique donnée

Tabela 2 — Tableau 2

Holarctyczne gatunki *Taphrina* występujące na przedstawicielach rodziny *Polypodiaceae*

Espèces holarctiques de *Taphrina* vivant en parasites des représentants de la famille de *Polypodiaceae*

Gatunki grzybów Espèces des champignons	Obszary florystyczne Holarctydy Régions floristiques de la Holarctis					
	B	C	A	D	E	H
<i>T. californica</i> Mix	+					
<i>T. faulliana</i> Mix	+					
<i>T. cystopteridis</i> Mix		+				
<i>T. gracilis</i> Mix		+	+			
<i>T. polystichi</i> Mix		+				
<i>T. fusca</i> Giesenh.		+		+		
<i>T. filicina</i> Rostr. ex Johans.		+			+	
<i>T. lutescens</i> Rostr.		+			+	
<i>T. athyrii</i> Siem.					+	
<i>T. wetsteiniana</i> Herzf.					+	
<i>T. vestergrenii</i> Giesenh.					+	+
<i>T. hiratsukae</i> Nishida		+			+	+

Objaśnienia:

Légende:

A — obszar arktyczny — région arctique.

B — pacyficzny Ameryki Pn. — pacifique de l'Amérique du Nord,

C — atlantycki Ameryki Pn. — atlantique de l'Amérique du Nord,

D — śródziemnomorski — méditerranéenne,

E — europejsko-zachodniosyberyjski — d'Europe et de Sibirie Occidentale (E — Europa — Europe, E' — Zachodnia Syberia — Sibirie Occidentale),

F — wschodniosyberyjski — de Sibirie Orientale,

G — zachodnio- i środkowoazjatycki — d'Asie Occidentale et Centrale,

H — wschodnioazjatycki — d'Asie Orientale,

+ — występuje sporadycznie — où elles se trouvent sporadiquement.

Do omówienia pozostało jeszcze rozmieszczenie geograficzne grzybów porażających gatunki z rodzaju *Carpinus* L. i *Ostrya* Scop. Na grabach (*Carpinus* spp.) znany 2 gatunki szpetkowych, są to: *Taphrina carpinii* (Rostr.) Johans. występująca na *Carpinus betulus* L. i *C. orientalis* Mill. w Europie oraz *T. australis* (Akt.) Giesenh. porażająca *C. caroliniana* Walt. w obszarze atlantyckim Ameryki Północnej. Podobny typ rozmieszczenia mają grzyby porażające gatunki z rodzaju *Ostrya*; *Taphrina virginica* Sadeb. występuje na *Ostrya virginica* Willd. we wschodniej części Ameryki Północnej, a *T. ostryae* Massal. w północnych rejonach obszaru śródziemnomorskiego w Europie.

Z grzybów porażających przedstawicieli rodziny *Salicaceae* najszerszej rozprzestrzeniona jest *Taphrina populina* Fr., która występuje na róż-

Tabela 3 — Tableau 3

Gatunki *Taphrina* porażające brzozy (*Betula* spp.) na tle obszarów florystycznych Holarktydy

Espèces de *Taphrina* vivant en parasites du bouleau (*Betula* spp.) par rapport aux régions floristiques de la Holarctis

Gatunki grzybów Espèces de champignons	Obszary florystyczne Holarktydy Régions floristiques de la Holarctis							
	A	B	C	E	E'	F	G	H
<i>Taphrina boycei</i> Mix		+						
<i>T. americana</i> Mix		+	+					
<i>T. flava</i> Farlow			+					
<i>T. bacteriosperma</i> Johans.	+	+	+	+	+			
<i>T. carnea</i> Johans.	+		+	+	+			
<i>T. nana</i> Johans.	+			+	+	+		
<i>T. betulae</i> (Fuck.) Johans.				+	+			+
<i>T. betulina</i> Rostr.				+	+		+	+
<i>T. butulicola</i> Nishida								+

Objaśnienia na tab. 2.

Légende sur la tabl. 2.

Tabela 4 — Tableau 4

Gatunki *Taphrina* występujące na olszach (*Alnus* spp.) na tle obszarów florystycznych Holarktydy

Espèces de *Taphrina* se trouvant sur les aulnes (*Alnus* spp.) par rapport aux régions floristique de la Holarctis

Gatunki grzybów Espèces des champignons	Obszary florystyczne Holarktydy Régions floristiques de la Holarctis					
	A	B	C	E	G	H
<i>T. alni</i> (Berk. et Br.) Gjaerum	+					+
<i>T. occidentalis</i> Ray		+				
<i>T. japonica</i> Kusano		+				+
<i>T. whetzelii</i> Mix			+			
<i>T. robinsoniana</i> Giesenh.			+			
<i>T. tosqinetii</i> (Westend.) Magn.				+		
<i>T. viridis</i> (Sadeb. ex) Maire				+		
<i>T. epiphylla</i> (Sadeb.) Sacc.				+		+
<i>T. sadebeckii</i> Johans.				+	+	+

Objaśnienia na tab. 2.

Légende sur la tabl. 2.

nych gatunkach z rodzaju *Populus* L. we wszystkich obszarach florystycznych Holarktydy; sporadycznie pojawia się także w rejonach tropikalnych (India). Gatunkiem cyrkumborealnym, choć spotykanym znacznie rzadziej, jest także *Taphrina johansonii* Sadeb. występująca w obsza-

rze atlantyckim Ameryki Północnej, w Europie i w Azji Wschodniej. Dwa pozostałe gatunki szpetkowych występujące na topolach (*Populus*) mają zasięgi bardziej ograniczone. *Taphrina populi-salicis* Mix występuje wyłącznie w obszarze pacyficznym Ameryki Północnej, a *Taphrina rhizophora* Johans. — w Europie. Ostatni grzyb podawany był wprawdzie także z Ameryki Północnej lecz dane te, zdaniem M i x a (1954), są niezbyt pewne.

Na przedstawicielach rodziny *Fagaceae* występują w obrębie Holaraktydy 4 gatunki szpetkowych, spośród których tylko *Taphrina coerulescens* (Mont. et Desm.) Tul. (żywiciel: *Quercus* spp.) jest grzybem cyrkumborealnym. Zasięgi pozostałych są bardziej ograniczone: *Taphrina castanopsidis* Jenkins znana jest wyłącznie z obszaru pacyficznego Ameryki Północnej, *Taphrina kusanoi* Ikeno z Azji Wschodniej, a *Taphrina kruchii* (Vuill.) Sacc. (występująca na *Quercus ilex* L.) z obszaru śródziemnomorskiego Europy.

Na przedstawicielach rodziny *Ulmaceae* znamy tylko 2 gatunki szpetkowych, którymi są: *Taphrina ulmi* (Fuck.) Johans. porażająca wiązy (*Ulmus* spp.) w Ameryce Północnej i w Europie oraz *Taphrina celtis* Sadeb. występująca w obszarze śródziemnomorskim Europy i północnej Afryki na *Celtis australis* L. *C. tournefortii* Lam.

Na 23 gatunki szpetkowych występujących w Holaraktydzie na przedstawicielach rodziny *Rosaceae* aż 16 grzybów występuje na różnych gatunkach z rodzaju *Prunus* L. W zestawieniu ich (tab. 5) zwraca uwagę stosunkowo duża liczba gatunków unikontynentalnych, występujących wyłącznie w Ameryce Północnej (6 gat.) i w Azji Wschodniej (3 gat.). Zdumiewa także brak gatunków wspólnych dla Ameryki Północnej i Europy, jak też wykazujących dysjunkcję arktyczno-trzeciorzędową (występujących w Ameryce Północnej i w Azji Wschodniej). Wprawdzie *Taphrina confusa*, występująca pospolicie w obszarze pacyficznym i atlantyckim Ameryki Północnej, notowana była także w Europie, lecz grzyb ten występuje na naszym kontynencie sporadycznie i został tu sprowadzony zapewne przez człowieka wraz z jego żywicielem (*Prunus virginiana* L.), który ostatnio jest coraz częściej hodowany. Gatunek ten należy zatem traktować jako północnoamerykański. W podobny sposób prawdopodobnie dostała się do Ameryki Północnej *Taphrina pruni*, która występuje tam sporadycznie na owocach *Prunus domestica* L. Ponieważ ojczyzną śliwy domowej są obszary Eurazji (K o z ł o w s k a 1972) i tylko tu grzyb ten występuje często, dlatego możemy uważać *Taphrina pruni* za gatunek europejsko-azjatycki. Tym bardziej, że w Eurazji grzyb ten występuje także na śliwach dziko rosnących (*P. cerasifera*, *P. domestica* subsp. *insititia*, *P. spinosa*). Genetycznie z Eurazją jest także związana *Taphrina deformans*, która obecnie rozpowszechniona jest w wielu regionach świata na brzoskwini (*Prunus persica*) i migdałach (*Prunus*



Tabela 5 — Tableau 5

Gatunki *Taphrina* występujące na przedstawicielach rodzaju *Prunus* L. na tle obszarów florystycznych Holarktydy

Espèces de *Taphrina* se trouvant sur les représentants du genre *Prunus* L. par rapport aux régions floristiques de la Holarctis

Gatunki grzybów Espèces des champignons	Obszary florystyczne Holarktydy Régions floristiques de la Holarctis						
	B	C	D	E	E'	G	H
<i>T. flectens</i> Mix	+						
<i>T. thomasi</i> Mix	+						
<i>T. pruni-sucordatae</i> (Zeller) Mix	+						
<i>T. flavorubra</i> Ray	+	+					
<i>T. confusa</i> (Atk.) Giesenh.	+	+		+			
<i>T. communis</i> (Sadeb.) Giesenh.		+					
<i>T. farlowii</i> Sadeb.		+					
<i>T. insititiae</i> (Sadeb.) Johans.			+	+			+
<i>T. armeniaca</i> Georg. et Bad.				+			
<i>T. padi</i> (Jacz.) Mix				+	+		
<i>T. cerasi-microcarpae</i> (Kuschke) Laubert				+			+
<i>T. mume</i> Nishida							+
<i>T. truncicola</i> Kusano							+
<i>T. pruni</i> (Fuck.) Tul.		+	+	+	+	+	+
<i>T. deformans</i> (Berk.) Tul.	+	+	+	+		+	+
<i>T. wiesneri</i> (Ráthay) Mix	+	+	+	+	+		+

Objaśnienia na tab. 2.

Légende sur la tabl. 2.

*dulcis*). Z grzybów zamieszczonych w tab. 5 tylko *Taphrina wiesneri* zdaje się być gatunkiem cyrkumborealnym. Występuje bowiem zarówno na północnoamerykańskich, euroazjatyckich, jak i wschodnioazjatyckich gatunkach z rodzaju *Prunus*. Ponieważ grzyb ten wraz z roślinami żywicielskimi został rozprzestrzeniony w różnych regionach świata, dlatego musi być traktowany jako gatunek kosmopolityczny, podobnie jak wymieniona wyżej *Taphrina deformans*.

Z innych grzybów występujących na przedstawicielach *Rosaceae* najszerszej rozpowszechniona jest *Taphrina potentillae* (Farl.) Johans., która występuje na różnych gatunkach pięciornika (*Potentilla* spp.) w Ameryce Północnej, Europie i w Azji Wschodniej. W Europie występuje także na *Geum montanum* L. (Korsyka). Grzyb ten może być zatem uważany za gatunek cyrkumborealny.

Dość szeroko rozpowszechniona jest także *Taphrina bullata* (Berk.) Tul., która występuje pospolicie w Europie na *Pyrus communis* L., a w Azji Wschodniej na *P. montana* Nakai; grzyb ten na *P. communis* notowany był także w Ameryce Północnej. Mając jednak na uwadze euro-

azjatyckie pochodzenie wszystkich odmian grusz hodowanych (Kozłowska 1972) i sporadyczne występowanie w Ameryce porażającego je grzyba — należy traktować *Taphrina bullata* za gatunek euroazjatycki.

Na gruszach znamy jeszcze 2 gatunki z rodzaju *Taphrina*, którymi są występujące w Azji Wschodniej *Taphrina orientalis* Mix na *Pyrus lindleyi* Rehd. i *Taphrina piri* Kusano porażająca *P. miyabei* Sarg. (= *Sorbus alnifolia* K. Koch).

Dwa następne gatunki występujące na różowatych znane są dotychczas z Europy. Są to: *Taphrina crataegi* Sadeb. porażająca głogi (*Crataegus* spp.) i *Taphrina sorbi* (Jacz.) Mix znana z Kaukazu na *Sorbus torminalis* (L.) Crantz.

Do grupy północnoamerykańskich gatunków szpetkowych należy jeszcze zaliczyć *Taphrina amelanchieri* Mix, która występuje na *Amelanchier alnifolia* Nutt. w obszarze pacyficznym Ameryki.

Na przedstawicielach *Anacardiaceae* znamy dotychczas tylko jeden gatunek — *Taphrina purpurascens* Robins. — który występuje na różnych gatunkach sumaka (*Rhus* spp.) we wschodnich regionach Ameryki Północnej i w obszarze śródziemnomorskim Europy.

Interesujące jest rozprzestrzenienie geograficzne szpetkowych porażających klony (*Acer* spp.). Wśród nich możemy wyróżnić następujące grupy gatunków (w nawiasach nazwy roślin żywicielskich):

1. gatunki europejskie:
  - Taphrina acerina* Elias. (*Acer platanoides* L.),
  - T. acericola* Massal. (*A. campestre* L.),
  - T. polyspora* (Sorok.) Johans. (*A. tataricum* L., *A. orientale* L.),
  - T. pseudoplatani* (Massal.) Jaap. (*A. pseudoplatanus* L.).
2. gatunki północnoamerykańskie:
  - T. bartholomaei* Mix (*A. grandidentatum* Nutt.),
  - T. carveri* Jenkins (*A. saccharinum* L.),
  - T. darkeri* Mix (*A. circinatum* Pursh.),
  - T. dearnessii* Jenkins (*A. rubrum* L.),
  - T. lethifera* (Peck.) Sacc. (*A. spicatum* Lam.),
  - T. sacchari* Jenkins (*A. saccharum* Marsch., *A. nigrum* Michx).
3. gatunek wschodnioazjatycki
  - T. nikkoensis* Kusano (*A. diabolicum* K. Koch).

Wśród grzybów porażających klony brak więc gatunków wspólnych dla Ameryki Północnej i Europy, jak też dla Ameryki Północnej i Azji Wschodniej.

Z holarktycznych gatunków szpetkowych do omówienia pozostaje jeszcze *Taphrina aesculi* (Patt.) Giesenh., która występuje na *Aesculus californica* Nutt. w obszarze pacyficznym Ameryki Północnej.

Rozdziału tego nie sposób zakończyć bez zestawienia (tab. 6), które może rzucić światło na czas i miejsce powstania oraz dalsze zróżnicowanie się gatunków *Taphrina*.

Tabela 6 — Tableau 6

Udział grup zasięgowych we florze *Taphrinales* Holararktydy

Participation des groupes d'aire dans la flore de *Taphrinales* de la région holarctique

Gatunki Espèces	Liczba gatunków Nombre d'espèces	% gatunków % d'espèces
I Unikontynentalne:	53	65,43
1. północnoamerykańskie	30	37,04
2. europejskie	16	19,75
3. wschodnioazjatyckie	7	8,64
II Bikontynentalne:	18	22,22
4. północnoamerykańsko-europejskie	5	6,17
5. europejsko-zachodnioazjatyckie	1	1,23
6. europejsko-azjatyckie transkontynentalne	10	12,35
7. północnoamerykańsko-wschodnioazjatyckie	2	2,47
III Plurikontynentalne:	10	12,35
8. cyrkumborealne	8	9,88
9. kosmopolityczne	2	2,47
Razem Au total	81	100,00

Nomenklatura wg Kornasia (1973).

Nomenclature d'après Kornas (1973).

#### ANALIZA ROZMIESZCZENIA GEOGRAFICZNEGO SZPETKOWYCH WYSTĘPUJĄCYCH W EUROPIE

W Europie zanotowano dotychczas 43 gatunki szpetkowych, wśród których zdecydowanie dominują gatunki europejskie. Do grupy tej można prawdopodobnie zaliczyć następujące grzyby (w nawiasach nazwy roślin żywicielskich znanych z Europy):

*Taphrina acerina* (*Acer platanoides*),

*T. acericola* (*Acer campestre*),

*T. armeniaca* (*Prunus armeniaca*),

*T. athyrii* (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris* spp.),

*T. carpini* (*Carpinus* spp.),

*T. celtis* (*Celtis* spp.),

*T. crataegi* (*Crataegus* spp.).

- T. kruchii* (*Quercus ilex*),
- T. ostryae* (*Ostrya carpinifolia*),
- T. polyspora* (*Acer tataricum*),
- T. pseudoplatani* (*Acer pseudoplatanus*),
- T. rhizophora* (*Populus alba*),
- T. sorbi* (*Sorbus torminalis*),
- T. tosquetii* (*Alnus glutinosa*, *A.* × *pubescens*),
- T. viridis* (*Alnus viridis*),
- T. wettsteiniana* (*Polystichum lonchitis*).

Główny ośrodek występowania większości z nich znajduje się w zachodniej, środkowej i północnej Europie. Na uwagę zasługują: *Taphrina ostryae*, *T. kruchii* i *T. celtis*, które związane są z obszarem śródziemnomorskim Europy; ostatni z nich znany jest także z mediterrańskiego obszaru Afryki Północnej. Ograniczony zasięg posiada też *Taphrina sorbi*, znana dotychczas z Kaukazu.

Duży udział we florze szpetkowych Europy mają też gatunki europejsko-azjatyckie. Do grupy tej należy zaliczyć następujące grzyby:

- T. betulae* (*Betula* spp.),
- T. betulina* (*Betula* spp.),
- T. bullata* (*Pyrus communis*),
- T. cerasi-microcarpae* (*Prunus microcarpa*),
- T. epiphylla* (*Alnus incana*),
- T. nana* (*Betula* spp.),
- T. insititiae* (*Prunus* spp.),
- T. padi* (*Prunus padus*),
- T. pruni* (*Prunus* spp.),
- T. sadebeckii* (*Alnus glutinosa*, *A.* × *pubescens*),
- T. vestergrenii* (*Dryopteris filis-mas*).

Spośród nich tylko *Taphrina padi* ma zasięg ograniczony do Europy i Zachodniej Syberii. Pozostałe występują także w Azji Wschodniej.

Znaczną grupę stanowią też gatunki cyrkumborealne, które rozprze-strzenione są na kontynencie północnoamerykańskim, w Europie i w Azji. Do grupy tej należą:

- T. alni* (*Alnus glutinosa*, *A. incana*),
- T. bacteriosperma* (*Betula* spp.),
- T. carnea* (*Betula* spp.),
- T. coerulescens* (*Quercus* spp.),
- T. hiratsukae* (*Matteuccia struthiopteris*),
- T. johansonii* (*Populus tremula*),
- T. populina* (*Populus* spp.),
- T. potentillae* (*Potentilla* spp.).

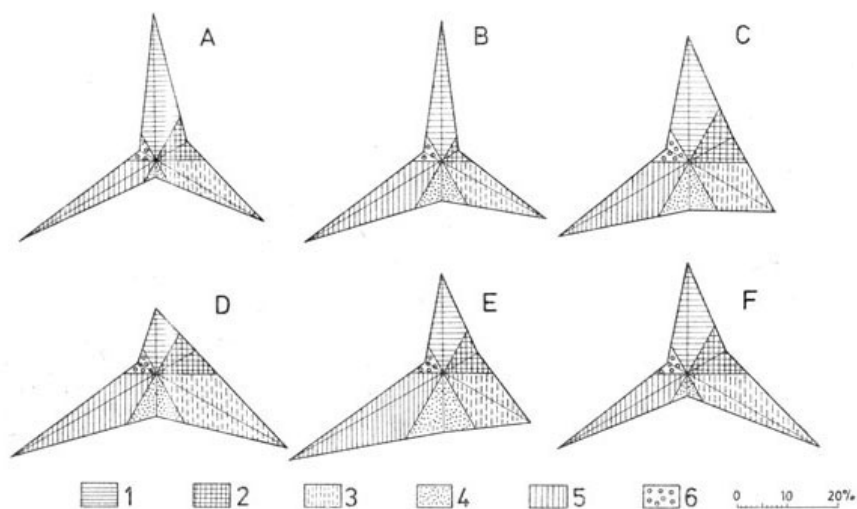
Pozostałe z występujących w Europie gatunków *Taphrina* znane są także z Ameryki Północnej. Do grupy tej należy zaliczyć:

- T. confusa* (*Prunus virginiana*),  
*T. fusca* (*Dryopteris rigida*),  
*T. filicina* (*Dryopteris carthusiana*),  
*T. lutescens* (*Thelypteris palustris*),  
*T. ulmi* (*Ulmus* spp.),  
*T. purpurescens* (*Rhus* spp.).

Wymieniona wyżej *Taphrina confusa* powinna być w istocie wyodrębniona jako gatunek północnoamerykański, na co wskazywano w poprzednim rozdziale. Umieszczono ją jednak w tej grupie dla pewnego uproszczenia.

Wreszcie dwa grzyby, którymi są *Taphrina deformans* i *T. wiesneri*, mają charakter gatunków kosmopolitycznych.

Spektra zasięgowe flory *Taphrinales* kilku regionów Europy przedstawia ryc. 3. Wykazy zaś gatunków szpetkowych występujących w tych regionach, dostosowane do ujęcia autora (Salała 1974), zamieszczono w tab. 7.



Ryc. 3. Spektra zasięgowe flory *Taphrinales* kilku regionów Europy  
 Spectres d'aire de flore des *Taphrinales* de quelques régions d'Europe

- A — Norwegia, B — Szwecja, C — Wielka Brytania, D — kanton Neuchâtel w Szwajcarii,  
 E — Polska, F — Ukraińska SRR  
 1 — gatunki cyrkumborealne, 2 — kosmopolityczne, 3 — europejskie, 4 — amerykańsko-europejskie,  
 5 — europejsko-azjatyckie transkontynentalne, 6 — europejsko-zachodnioazjatyckie

Spectres d'aire de flore des *Taphrinales* de quelques régions d'Europe

- A — Norvège, B — Suède, C — Grande-Bretagne, D — Canton de Neuchâtel en Suisse, E — Pologne, F — République Socialiste d'Ukraine;

- 1 — espèces circumboréales, 2 — espèces cosmopolites, 3 — espèces européennes, 4 — espèces américano-européennes, 5 — espèces d'Europe et d'Asie transcontinentales, 6 — espèces d'Europe et d'Asie Occidentale

Tabela 7 — Tableau 7

Flora *Taphrinales* kilku rejonów Europy  
 Flore de *Taphrinales* le quelques régions d'Europe

Gatunki Espèces	Norwegia Norvège	Szwecja Suède	Wielka Brytania Grande-Bre- tagne	Kanton Neu- châtel w Szwajcarii Canton de Neuchâtel en Suisse	Polska Pologne	Ukraińska SRR République Socialiste Soviétique d'Ukraine
	A	B	C	D	E	F
<i>Taphrina</i>						
<i>acerina</i>	+	+		+		+
<i>T. acericola</i>				+		+
<i>T.alni</i>	+	+	+	+	+	+
<i>T.athyrii</i>	+		+	+		
<i>T. bacterio- sperma</i>	+	+				
<i>T. betulae</i>	+	+	+	+	+	+
<i>T. betulina</i>	+	+	+	+	+	+
<i>T. bullata</i>	+	+	+	+	+	+
<i>T. carnea</i>	+	+			+	+
<i>T. carpini</i>	+	+	+	+	+	+
<i>T. coerulescens</i>	+	+	+			+
<i>T. confusa</i>				+		
<i>T. crataegi</i>	+	+	+	+	+	+
<i>T. deformans</i>	+		+	+	+	+
<i>T. epiphylla</i>	+	+		+	+	+
<i>T. filicina</i>		+	+		+	
<i>T. hiratsukae</i>	+					
<i>T. insititiae</i>	+	+		+	+	+
<i>T. johansonii</i>	+	+	+	+	+	
<i>T. lutescens</i>					+	
<i>T. nana</i>	+	+			+	
<i>T. padi</i>	+	+	+	+	+	+
<i>T. populina</i>	+	+	+	+	+	+
<i>T. pruni</i>	+	+	+	+	+	+
<i>T. polyspora</i>	+	+			+	+
<i>T. potentillae</i>	+	+	+		+	+
<i>T. rhizophora</i>		+		+	+	+
<i>T. sadebeckii</i>	+	+	+	+	+	+
<i>T. tosquinetii</i>	+	+	+	+	+	+
<i>T. ulmi</i>	+	+	+	+	+	+
<i>T. vestergrenii</i>	+		+	+	+	
<i>T. wettsteiniana</i>	+					
<i>T. wiesneri</i>	+	+	+	+	+	+
Ogółem Total	28	25	20	23	25	23

Zestawienie wg: A — Gjaerum (1964, 1967), B — Palm (1917), C — Dennis (1963), D — Mayor (1958), E — Saiata (1974), F — Zerova (1969) i zielnik (KRAM).

Analiza geograficzna szpetkowych występujących w Polsce podana została w poprzedniej pracy (S a ł a t a 1975).

Rozdziału tego nie sposób zakończyć bez stwierdzenia, że flora szpetkowych wielu regionów świata poznana jest dotychczas słabo i nie jest wykluczone, że dalsze badania rzucać nieco inne światło na zasięgi wymienionych wyżej grzybów.

## POCHODZENIE I EWOLUCJA TAPHRINALES

### 1. Ważniejsze poglądy na filogenezę workowców

Rozważań o pochodzeniu i ewolucji szpetkowych (*Taphrinales*) nie sposób rozpocząć bez pobieżnego chociażby przeglądu ważniejszych hipotez dotyczących filogenezy całej klasy *Ascomycetes*.

Do obecnych czasów utrzymały się w literaturze mikologicznej poglądy S a c h s a (1873), który wyprowadzał workowce z grupy krasnorostów, opierając się na podobieństwach budowy plechy i organów rozmnażania płciowego u wymienionych roślin. W myśl założeń tej hipotezy workowce wywodzą się od krasnorostów zaliczanych do klasy *Florideae*, bowiem z tą grupą systematyczną mają najwięcej wspólnych cech. Spośród workowców natomiast najbardziej zbliżają się do krasnorostów grzyby z rzędu *Laboulbeniales*, *Sphaeriales* i niektóre *Pezizales*, u których odbywa się wytwarzanie nieruchliwych spermacji przemieszczonych następnie na włostek.

Hipoteza ta zyskała szereg zwolenników, do których należą jeszcze obecnie m.in. B e s s e y (1950, 1964) i C h a d e f a u d (1960). Najważniejszymi argumentami przemawiającymi za przyjęciem hipotezy pochodzenia workowców od krasnorostów, wg jej zwolenników, są:

— występowanie na żeńskich organach rozrodczych (karpogoniach) u przedstawicieli *Florideae* i na askogonach u wielu workowców pomocniczych komórek nazywanych włostkiem (trichogyne);

— rozmnażanie płciowe u krasnorostów z wymienionej grupy i u wielu workowców odbywa się przy udziale nieruchliwych gamet męskich nazywanych spermacjami, które powstają w jednokomórkowych anterydiach;

— z zapłodnionego karpogonu wyrasta u przedstawicieli *Florideae* pęk nici zwanych gonimoblastami, co bardzo przypomina wytwarzanie strzępek askogennych przez większość workowców;

— u niektórych przedstawicieli *Florideae* na plesze występują specjalne zagłębienia zwane konceptaklami, zawierające anterydia lub karpoporangia. Twory te są uderzająco podobne do perytecjów oraz pyknid wytwarzanych przez liczne workowce;

— występowanie centralnej pory w poprzecznych ścianach komórek plechy u obu wymienionych grup roślin.

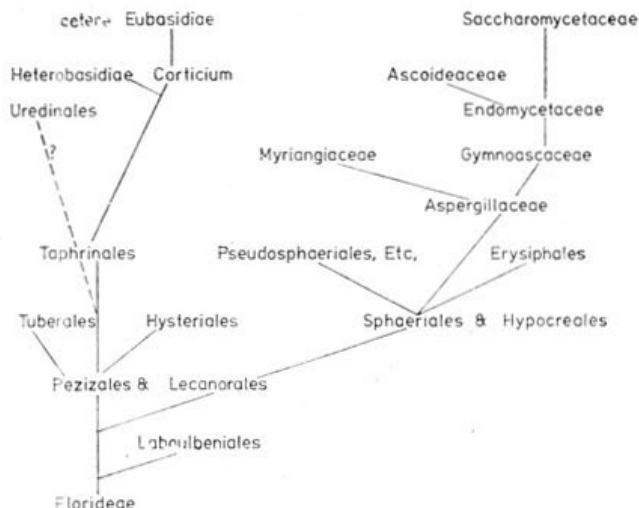
Wyczerpującą polemikę z podanymi wyżej poglądami przedstawili m.in. Heim (1952), Cejp (1957) i Zerov (1972), którzy podkreślają, że hipotezie wskazującej na powiązanie filogenetyczne pomiędzy workowcami i krasnorostami zaprzeczają zdecydowanie wyniki badań biochemicznych. Ściana komórkowa bowiem u krasnorostów zbudowana jest z celulozy z domieszką związków pektynowych, a u workowców jest zawsze chitynowa. Ponadto węglowodanem zapasowym u *Rhodophyta* jest tzw. skrobia krasnorostów, a u workowców, tak jak i u wszystkich innych grzybów — glikogen. Zupełnie niezrozumiałe i trudne do przyjęcia są, zdaniem Zerova (1972), kierunki ewolucji w obrębie *Ascomycetes* nakreślone przez zwolenników hipotezy Sachsa.

Jeśli przyjmiemy, że podane wyżej wspólne cechy krasnorostów z grupy *Florideae* i grzybów z klasy *Ascomycetes* wskazują na ich powiązanie filogenetyczne, to cech tych znajdziemy najwięcej u grzybów z rzędów: *Pseudosphaeriales*, *Sphaeriales*, *Laboulbeniales* i *Pezizales*. Zatem właśnie te grupy systematyczne, obejmujące w większości grzyby o stosunkowo skomplikowanej budowie morfologicznej plechy i organów rozmnażania płciowego, powinny być uważane za wyjściowe (pierwotne) w obrębie całej klasy workowców. Grzyby zaś charakteryzujące się prostą, nieskomplikowaną budową plechy i organów rozmnażania płciowego (*Endomycetales*, *Eurotiales*) należy traktować jako wtórne, a więc filogenetycznie młodsze i powstałe wskutek procesów uproszczenia w budowie. Takie też stanowisko zajmuje Bessy (1942, 1964), który za grupy wyjściowe dla wszystkich workowców przyjmuje rzędy *Pezizales* i *Lecanorales* oraz *Sphaeriales* i *Hypocreales*. Z wymienionych grup systematycznych wyprowadza on pozostałe rzędy *Ascomycetes* (z wyjątkiem *Laboulbeniales*), które traktuje jako odrębną gałąź rozwojową, najbardziej zbliżoną do krasnorostów (ryc. 4).

Przyjmując taki punkt widzenia na rozwój *Ascomycetes* dochodzimy do stwierdzenia, że ewolucja workowców polegałaby głównie na procesach redukcji i uproszczenia budowy zarówno plechy wegetatywnej jak i organów rozmnażania. Taki kierunek rozwoju filogenetycznego workowców jest, zdaniem Zerova (1972), zupełnie nieuzasadniony i trudny do przyjęcia. Nie można bowiem zupełnie zrozumieć dlaczego grzyby traktowane przez zwolenników hipotezy Sachsa za pierwotne (wyjściowe) wśród workowców są lepiej przystosowane do życia lądowego niż formy uważane przez nich za filogenetycznie młodsze. Wyraża się to m.in. tym, że u grzybów z pierwszej grupy (*Pezizales*, *Sphaeriales*) worki mają różnie wykształcone aparaty szczytowe ułatwiające uwalnianie i rozsiewanie zarodników workowych.

W świetle przedstawionych faktów zupełnie jasne staje się stanowisko





Ryc. 4. Schemat rozwoju filogenetycznego workowców (Bessey 1942, 1964)  
Schéma du développement phylogénétique des Ascomycetes (Bessey 1942, 1964)

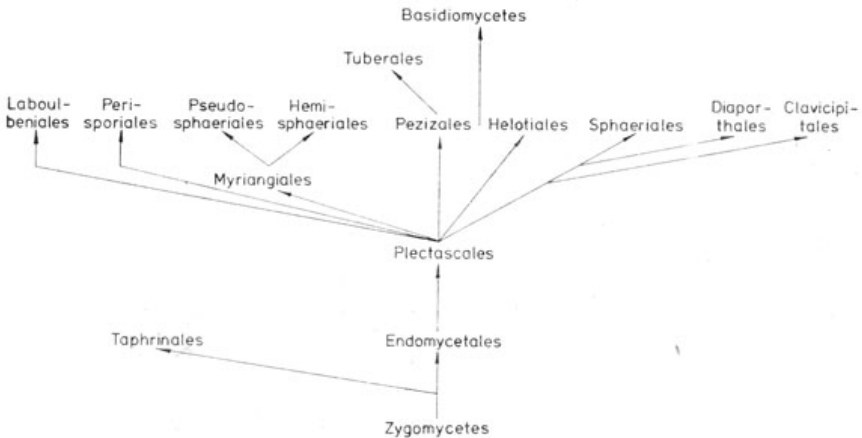
większości mikologów, którzy podobieństwo w budowie plechy i organów rozmnażania workowców oraz krasnorostów interpretują jako wynik ewolucji przebiegającej równolegle w dwu różnych grupach roślin, a nie za wyraz pewnego pokrewieństwa (Gäumann 1952; Heim 1952; Skirgiełło 1960, 1961).

Obecnie większość mikologów zdecydowanie opowiada się za hipotezą zarysowaną przez de Bary'ego (1884), który przodków workowców widział w klasie glonowców (*Phycomycetes*), szczególnie zaś wśród grzybów zaliczanych do *Mucorales*. Zwolennicy tej hipotezy (m.in. Atkinson 1915; Cronquist 1960; Gäumann 1964; Werdermann 1954) wskazują przede wszystkim na duże podobieństwo w budowie plechy i przebiegu procesu płciowego u najwyższych uorganizowanych glonowców (*Endogonales*, *Entomophtorales*) i niższych workowców (*Endomycetales*). Wśród przedstawicieli rodziny *Entomophthora*, obok gatunków posiadających typową dla glonowców cenocetyczną grzybnię, występują grzyby, których strzępki podzielone są poprzecznymi przegrodami na komórki wielo- a nawet jednojądrowe. Te komórki, zwane najczęściej „ciałkami strzępkowymi”, zdolne są do rozmnażania się przez podział lub przez pączkowanie, co cechuje także niższe workowce.

U wielu wyżej uorganizowanych sprzężniaków (np. *Endogone lactiflua*, *Entomophthora fumosa*) podczas kopulacji wielojądrowych gametangiów łączą się tylko dwa jądra (po jednym z każdego gametangium)

a pozostałe degenerują. Analogiczne zjawisko obserwujemy u *Dipodascus albidus*, gatunku zaliczanego do najniższych workowców.

Na podkreślenie zasługuje też fakt, że powstająca w wyniku kopulacji zygota u *Endogone lactiflua* jest typowym dikarionem; kariogamia u tego gatunku zachodzi dopiero podczas kiełkowania zygoty po okresie spoczynku. Znaczne rozdzielenie w czasie procesu plazmo- i kariogamii bardzo zbliża ten grzyb do klasy workowców. Wreszcie u niektórych



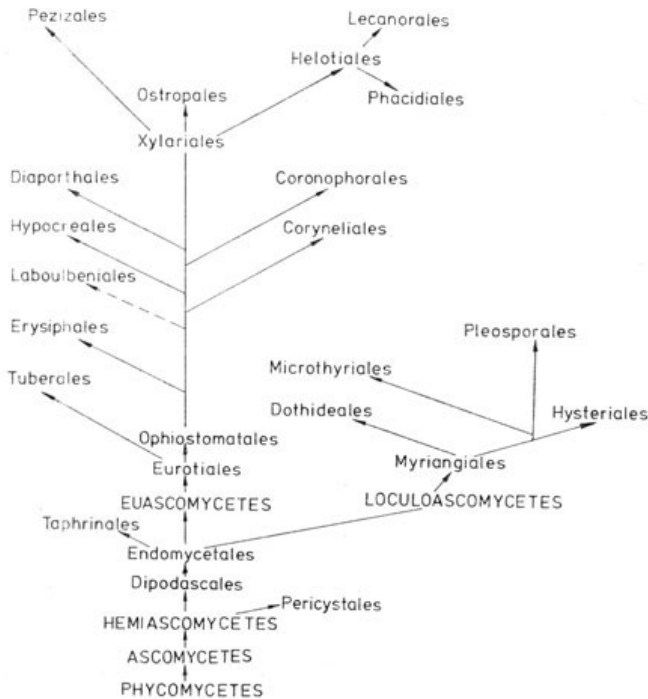
Ryc. 5. Schemat rozwoju filogenetycznego workowców (Gäumann 1949)  
Schéma du développement phylogénétique des Ascomycètes (Gäumann 1949)

przedstawicieli glonowców (*Endogone*, *Mortierella*) zygota zostaje okryta splotem strzępek wegetatywnych co przypomina owocniki, wytwarzanie których staje się niemal regułą u wyższych workowców.

Przedstawione wyżej dane są głównymi argumentami przemawiającymi za przyjęciem hipotezy o powiązaniu filogenetycznym workowców z grzybami należącymi do klasy *Phycomycetes* (podklasy *Zygomycetidae*). Zwolennicy omawianej hipotezy uważają spośród workowców za pierwotne (najniżej uorganizowane) grzyby zaliczane do rzędu *Endomycetales*. Z nich miały rozwinąć się pozostałe grupy *Ascomycetes*.

Jakkolwiek poglądy mikologów na temat dalszego filogenetycznego rozwoju workowców są w szczególności dość rozbieżne (ryc. 5—9) to jednak wyraźnie zarysowuje się w nich myśl przewodnia, że rozwój tych grzybów odbywał się od form o prostej, nieskomplikowanej budowie plechy i organów rozmnażania płciowego, do form, u których zarówno plecha wegetatywna jak i organy rozmnażania wykazują znaczne zróżnicowanie. Silne zróżnicowanie plechy u workowców wyżej uorganizowanych

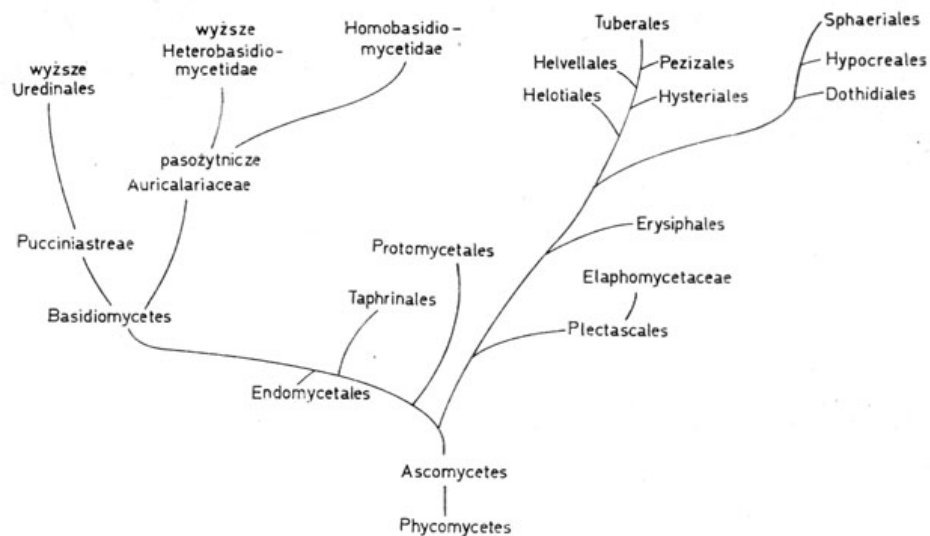
wanych uważane jest za wynik przystosowania się do różnorodnych warunków środowiska lądowego. Istotnie grzyby z rzędów *Pezizales* i *Helotiales*, uważane przez zwolenników tego kierunku ewolucyjnego za stojące na najwyższym szczeblu rozwoju w obrębie klasy *Ascomycetes*, są



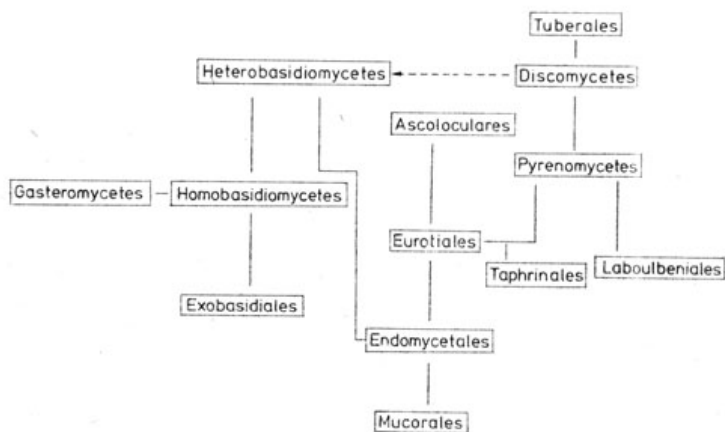
Ryc. 6. Schemat rozwoju filogenetycznego workowców (Luttrell 1955)  
Schéma du développement phylogénétique des Ascomycètes (Luttrell 1955)

znacznie lepiej przystosowane do życia lądowego niż workowce uważane za pierwotne (*Endomycetales*, *Eurotiales*). Przejawia się to m.in. w tym, że u wyższych workowców wytwarzane są zwykle owocniki, a znajdujące się w nich worki mają różnorodne mechanizmy ułatwiające czynne uwalnianie i rozsiewanie zarodników workowych. Tak nakreślony rozwój filogenetyczny workowców jest zgodny z ogólnymi zasadami różnicowania się i ewolucji organizmów.

Należy odnotować, że były też próby pogodzenia obu zarysowanych wyżej hipotez przez wskazanie dwu niezależnych dróg rozwoju workowców. Stanowisko takie zajmowali Nannfeldt (1932) oraz Greis

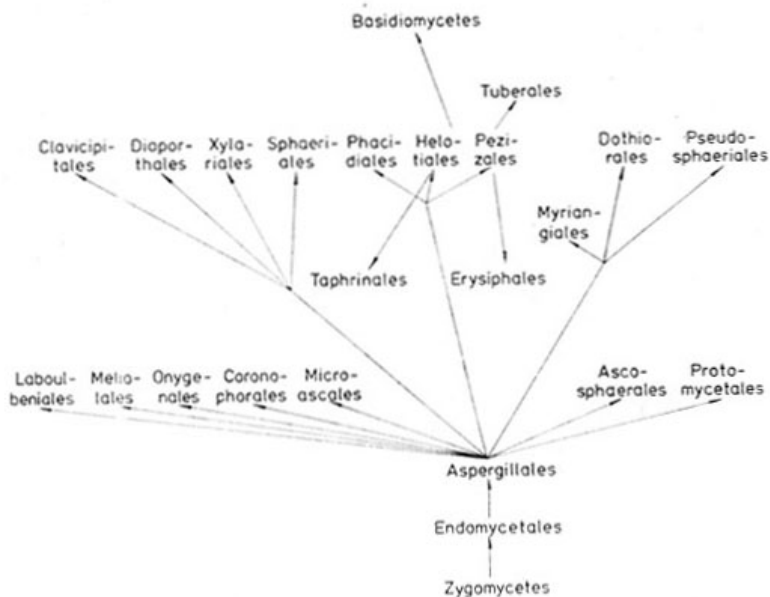


Ryc. 7. Schemat rozwoju filogenetycznego grzybów wyższych (Savile 1955)  
Schéma du développement phylogénétique des champignons supérieurs (Savile 1955)



Ryc. 8. Powiązania filogenetyczne wśród grzybów wyższych (Ubrizsy i Vörös 1968)

Enchainements phylogénétiques entre les champignons supérieurs (Ubrizsy et Vörös 1968)



Ryc. 9. Schemat rozwoju filogenetycznego workowców (Gäumann 1964)  
Schéma du développement phylogénétique des *Ascomycètes* (Gäumann 1964)

(1943), którzy uważali, że ogromna większość workowców wywodzi się z *Phycomycetes* (*Zygomycetidae*), a grzyby zaliczane do rzędu *Laboulbeniales* rozwinęły się niezależnie z krasnorostów. Pogląd ten nie zyskał jednak większego uznania.

## 2. Stanowisko w systemie i zakres rzędu *Taphrinales*

W większości dotychczasowych systemów grzybów (Gäumann 1926, 1949; Gäumann i Dodge 1928; Kursanov 1940; Greis 1943; Kursanov i in. 1954; Werdermann 1954; Cejp 1957; Harder 1962; Alexopoulos 1966; Ubrizsy i Vörös 1966, 1968) workowce dzielone są na dwie podklasy: workowce niższe — *Protoascomycetidae* (*Hemiascomycetidae*) i workowce wyższe — *Eusascomycetidae*.

W podklasie *Protoascomycetidae* zgrupowane zostały grzyby, które nie wytwarzają strzępek workotwórczych ani owocników, a do drugiej podklasy (*Eusascomycetidae*) zaliczono workowce, które przeważnie wykształcają strzępki workotwórcze oraz owocniki. Stosując konsekwentnie powyższe kryteria podziału, grzyby z rzędu *Taphrinales* nie tworzące

owocników zgodnie zaliczano do workowców najprościej uorganizowanych — do podklasy *Protoascomycetidae*.

Stosunkowo niedawno badania Arxa, Chadefauda, Le Gal, Luttrella, Müllera i Teriera wskazały na nowe szczegóły budowy anatomicznej workowców; wykorzystał je Gäumann (1964) zarysowując nowy, różniący się od poprzednich (Gäumann 1926, 1949), system grzybów. Dla wyjaśnienia pozycji systematycznej interesujących nas grzybów z rzędu *Taphrinales* ogromne znaczenie mają badania Schneidera (Gäumann 1964), który wykazał, że ściana worków u tych grzybów składa się z dwu warstw: zewnętrznej i wewnętrznej, rozdzielonych śluzowatą warstewką. Na szczycie worka zaznacza się ponadto linia, wzdłuż której otwiera się worek (prymitywne przystosowanie do czynnego uwalniania askospor).

Studia cytologiczne nad szpetkowymi wykazały, że grzybnia ich składa się z komórek o jądrach sprzężonych, które przekształcają się następnie w worki zawierające po 8 zarodników. Wielozarodnikowość znana jest tylko u *Taphrina populi-salicis* Mix. Ponadto u większości gatunków *Taphrinales* worki układają się w zwartą warstwę, przypominającą hymenium miseczniaków.

Na tej podstawie Gäumann (1964) zalicza grzyby z rzędu *Taphrinales* do workowców wyżej uorganizowanych, podklasy *Eutunicatae*, i uważa je za zbliżone do niektórych *Helotiales* (*Ascocorticium*), dla których charakterystyczna jest prosta budowa worków.

Również Müller i Loeffler (1971) oraz Zerov (1972) zaliczają te grzyby do workowców wyższych, z tym że dla podklasy workowców wyżej uorganizowanych przyjmują oni nazwę *Euascomycetidae*, co w świetle przepisów o nomenklaturze botanicznej jest bardziej uzasadnione.

Na podobną pozycję szpetkowych wskazywał już znacznie wcześniej Heim (1952), który podkreślał, że dikariotyczne strzępki u tych grzybów są homologami strzępków workotwórczych miseczniaków. Dlatego też wskazywał, że *Taphrinales* należy interpretować jako formy pochodzące od miseczniaków, lecz uwstecznione wskutek przystosowania się do pasożytniczego trybu życia. Uwstecznienie to przejawia się głównie wytwarzaniem w workach licznych blastospor powstających przez pączkowanie zarodników workowych.

Przedstawione wyżej poglądy Gäumanna (1964) i Heima (1952) na pochodzenie oraz miejsce szpetkowych w systemie grzybów zbliżone są bardzo do stanowiska Bessey'a (1950, 1964), który *Taphrinales* także uważa za grupę uwstecznioną wywodzącą się od miseczniaków (ryc. 3). Ta zbieżność poglądów jest o tyle interesująca, że zapatrywania Bessey'a na kierunki ewolucji workowców są diametralnie inne, o czym wspomniano wyżej.

Nie sposób przy tej okazji nie wspomnieć o systemie grzybów Schroetera (1897), który — traktując szpetkowe jako rodzinę (*Exoascaceae*) — razem z rodziną *Ascocorticiaceae* zaliczył do rzędu *Protodiscineae*, obejmującego prymitywne workowce wyższe (*Eusceae*). Podobne stanowisko zajął ostatnio również Z e r o v (1972), który wskazując na stosunkowo prostą budowę worków u *Taphrinales*, uznał że grzyby te należy umieścić wśród bardziej prymitywnych rzędów *Euscomycetidae*, a nie wśród wyższych miseczniaków, jak uczynił to m.in. G ä u m a n n (1964).

Podsumowując przedstawione wyżej dane należy wskazać, że w świetle nowszych badań grzyby z rzędu *Taphrinales* wielu mikologów zalicza do podklasy workowców wyżej uorganizowanych, chociaż poglądy na ich pozycję systematyczną w obrębie *Euscomycetidae* są nieco rozbieżne.

Celowe wydaje się w tym miejscu podkreślenie, że w cyklu życiowym szpetkowych dominuje zdecydowanie dikariofaza. Przerastająca porażone organy roślin ich grzybnia jest bowiem dikariotyczna aż do momentu formowania się worków. Grzybnia ta powstaje w wyniku kopulacji somatogamicznej albo na drodze wegetatywnej przez podział jądra komórek pączkujących lub jądra komórek grzybni infekującej, czemu nie towarzyszy wytwarzanie ściany komórkowej. Grzybnia haploidalna u tych grzybów jest silnie zredukowana i żyje saprofitycznie zasiedlając pączki oraz inne organy roślin. U niektórych wreszcie gatunków (*Taphrina potentillae*, *T. maculans*) faza haploidalna została całkowicie zredukowana przez wytwarzanie w workach dwujądrowych blastospor, z których wyrastają potem strzępki grzybni infekującej.

Mając na uwadze fakt, że w rozwoju ewolucyjnym grzybów zaznacza się wyraźnie tendencja do redukcji grzybni haploidalnej i organów rozmnażania płciowego na korzyść grzybni dikariotycznej i somatogamii, należy zaakceptować stanowisko Heima (1952) i G ä u m a n n a (1964), którzy grzyby z rzędu *Taphrinales* stawiają obok najwyżej uorganizowanych workowców, uważając je jednak za uwstecznione wskutek pasożytniczego trybu życia.

Uwstecznienie to, jak już wcześniej wskazano, przejawia się zdolnością do pączkowania askospor, wytwarzaniem u niektórych gatunków (*Taphrina populi-salicis*) licznych zarodników workowych, a także zdolnością do pączkowania grzybni haploidalnej i brakiem owocników.

Tak więc przystosowanie się do obligatorycznego pasożytnictwa dało w efekcie grupę grzybów, które osiągnęły wysoki poziom ewolucyjnego rozwoju, a z drugiej strony — grupę pod wieloma względami uwstecznioną, nawiązującą do niższych workowców.

W wielu dotychczasowych systemach grzybów (m.in. G ä u m a n n 1949; Werdermann 1954; Arx 1967; Kreisel 1969) do rzędu

*Taphrinales*, obok rodziny *Taphrinaceae*, zaliczano także grzyby zgrupowane w rodzinie *Protomycetaceae*.

Nieliczne stosunkowo gatunki zaliczane do rodziny *Protomycetaceae*, pasożytujące wyłącznie na zielnych roślinach kwiatowych i na niektórych paprociach (*Osmundaceae*), wydają się być prościej uorganizowane niż grzyby z rodziny *Taphrinaceae*. Przerastająca porażone organy roślin ich grzybnia jest prawdopodobnie diploidalna i składa się z wielojądrowych komórek, z których w późniejszym okresie formują się również wielojądrowe zarodniki przetrwalnikowe (chlamydospory). Egzosporium chlamydospor następnie pęka, a endosporium uwypukla się na zewnątrz tworząc worek. Po wielu podziałach (mitotycznych, a później mejotycznym) jąder wykształcają się liczne (wielozarodnikowość!), jednojądrowe, haploidalne zarodniki workowe. Do kopulacji dochodzi albo pomiędzy zarodnikami workowymi, albo pomiędzy wyrosłymi z nich komórkami odpańczkowanymi, co prowadzi do wytworzenia diploidalnych strzępek grzybni intramatrykalnej.

Wielozarodnikowość, brak grzybni dikariotycznej oraz jakichkolwiek mechanizmów do czynnego uwalniania zarodników są cechami, na podstawie których Gäumann (1964) podnosi omawianą grupę do rangi rzędu (*Protomycetales*) i zalicza do workowców najniżej uorganizowanych. Podobne stanowisko zajmują również Ubrizsy i Vörös (1966, 1968), Müller i Loeffler (1971) oraz Zerov (1972). Ubrizsy i Vörös oraz Zerov dla podklasy workowców najprościej uorganizowanych przyjmują nazwę *Protoascomycetidae*, co jest najbardziej uzasadnione (Sałata 1974).

Nie sposób przy tej okazji pominąć wyników interesujących badań eksperymentalnych nad grzybami zaliczanymi do *Taphrinales* i *Protomycetales*. Badania Mixa (1953, 1954a) nad zachowaniem się w sztucznych kulturach licznych gatunków z rodzaju *Taphrina* i podobne badania nad gatunkami z rodzaju *Protomyces* (Tubaki 1957) wskazały na wiele wspólnych cech u obu tych grup grzybów. Toteż Tubaki sugeruje włączenie gatunków z rodzaju *Protomyces* do rzędu *Taphrinales*.

Tubaki (1957), badając m.in. fotometrycznie alkoholowy wyciąg z kultur kilku gatunków *Taphrina* (*T. wiesneri*, *T. communis*) i *Protomyces* (*P. inouyei*, *P. lactucae-debilis* i *P. pachydermus*), stwierdził u tych grzybów występowanie podobnych barwników. Danych tych nie potwierdzają jednakże dokładniejsze badania biochemiczne Valadona, Monnera i Myersa (1962) i Valadona (1964), którzy stwierdzili występowanie  $\beta$ - i  $\gamma$ -karotenu oraz likopenu tylko u gatunków z rodzaju *Protomyces*. Barwników tych natomiast nie stwierdzili u *Taphrina deformans* i *T. communis*, co — być może — według wymienionych wyżej autorów sugeruje odrębną pozycję taksonomiczną gatunków z rodzaju *Protomyces* i *Taphrina*.



Tak więc rozbieżne wyniki badań eksperymentalnych nie mogą być wykorzystane do wyjaśnienia stanowiska systematycznego interesujących nas grzybów z rzędu *Protomycetales*.

Podane wyżej cechy tych grzybów: wielozarodnikowość, brak urządzeń do czynnego uwalniania askospor, cenocetyczne strzępki, a także diplobiontyczny cykl rozwojowy wskazują na odrębne od szpetkowych ich stanowisko systematyczne. Wymienione wyżej cechy zbliżają te grzyby do najprościej uorganizowanych workowców. Przeto bez zastrzeżeń można je umieścić, idąc za wymienionymi wcześniej mikologami, w podklasie *Protoascomycetidae*.

Do rzędu *Taphrinales* włączano też niekiedy saprofityczne grzyby z rodziny *Ascocorticiaceae* (m.in. Schroeter 1897, Werdermann 1954, Cejp 1957). Ostatnio ta grupa zgodnie zaliczana jest do najprościej uorganizowanych *Helotiales* (Gäumann 1964; Dennis 1968; Kreisel 1969).

Niektórzy z wyżej wymienionych mikologów (Werdermann 1954, Ubrizsy i Vörös 1968) do rzędu *Taphrinales* włączali też grzyby zaliczane do rodziny *Ascosphaeraceae*. Jakkolwiek stanowisko systematyczne tych grzybów nie jest ostatecznie wyjaśnione, to jednak wydaje się, że najbardziej słuszne jest traktowanie ich jako odrębnego rzędu w obrębie *Euscomycetidae*, jak sugerują to Kreisel (1969) i Zеров (1972).

W świetle zatem nowszych poglądów na system i filogenezę workowców, uważam że interesujące nas grzyby z rzędu *Taphrinales* powinny być zaliczone do workowców najwyżej uorganizowanych — podklasy *Euscomycetidae*, chociaż wykazują pewne uwstecznienia w związku z pasożytniczym trybem życia (p. str. 133). Należy też podkreślić, że grupa ta reprezentowana jest tylko przez jedną, monotypową rodzinę *Taphrinaceae*.

### 3. Wiek, centrum powstania i pochodzenie szpetkowych

Na ogół powszechnie uważa się, że szpetkowe (*Taphrinales*) są grupą filogenetycznie starą. Wskazuje na to występowanie ich na paprociach oraz na roślinach kwiatowych z rodzin, które występowały już w początkowym okresie rozwoju roślin okrytozalążkowych (tab. 1). Stanowisko to podkreśla ponadto fakt, że grzyby te występują niemal wyłącznie na roślinach drzewiastych, uważanych za filogenetycznie starsze od roślin zielnych. Dotychczas znany tylko 3 gatunki szpetkowych (*Taphrina maculans*, *T. linearis* i *T. potentillae*), które pasożytują na zielnych roślinach kwiatowych.

Napotykanymy jednak na ogromne trudności w ustaleniu czasu, kiedy pojawiły się po raz pierwszy te interesujące grzyby; nie znamy bowiem

ich szczątków kopalnych ze starszych okresów geologicznych. Znalezione w Danii kopalne owocostany olszy (*Alnus*) zniekształcone przez *Taphrina alni* pochodzą dopiero z plejstocenu (Mix 1949). W okresie tym szpetkowe były już prawdopodobnie silnie zróżnicowane i szeroko rozpowszechnione.

Wydaje się, że pewną wskazówką umożliwiającą określenie wieku jakiegokolwiek grupy grzybów pasożytniczych może być okres pojawienia się ich roślin żywicielskich. Rozwoju filogenetycznego pasożytów nie można bowiem wyobrazić sobie bez powiązania ich z występowaniem i rozwojem żywicieli.

Przyjmując założenie, że interesujące nas grzyby z rzędu *Taphrinales* w poprzednich okresach geologicznych występowały na roślinach żywicielskich z tych samych rodzin co obecnie, można z pewnym stopniem prawdopodobieństwa określić ich wiek. Zapewne Savile (1955) taką przyjął podstawę podając, że szpetkowe pojawiły się już z końcem dolnego triasu. Pogląd ten należy jednak skorygować w oparciu o nowsze wyniki badań nad szpetkowymi. Savile (1955) zastanawiając się nad podaniem wieku *Taphrinales* opierał się na monografii tej grupy grzybów opracowanej przez Mixa (1949). W cytowanej pracy podane są dwa gatunki (*Taphrina osmundae* Nishida, *T. higginsii* Mix) pasożytujące na przedstawicielach *Osmundaceae*, rodziny bardzo starej wśród paproci cienkozarodniowych (*Leptosporangiatae*). Nowsze badania (Kramer 1958) wykazały, że oba te grzyby powinny być zaliczone do rodziny *Protomycetaceae*. Wobec tego faktu wszystkie obecnie znane na paprociach gatunki szpetkowych występują wyłącznie na przedstawicielach rodziny *Polypodiaceae* (sensu lato), rodziny filogenetycznie najmłodszej spośród paproci cienkozarodniowych. Nieliczne szczątki kopalne należących do tej rodziny paproci znane są bowiem dopiero z okresu juraskiego (Krištofovič 1957; Zimmermann 1959; Němejce 1963). Należą one do rodzaju *Onychiopsis* Yokoyama, nie mającego przedstawicieli we florze współczesnej i do rodzaju *Davallia* Smith, na którym nie znamy obecnie przedstawicieli *Taphrinales*. Z współczesnych paprotkowatych (*Polypodiaceae*), na których występują szpetkowe, do najstarszych należą rodzaje *Onoclea* L. i *Pteris* L.; znane są bowiem już z okresu kredowego, ale szerzej rozpowszechniły się dopiero w eocenie i miocenie (Němejce 1963).

Uwzględniając przedstawione wyżej dane można z pewnym stopniem prawdopodobieństwa przyjąć, że szpetkowe pojawiły się dopiero w okresie kredowym (ryc. 10), a na pewno nie wcześniej niż z końcem górnej jury.

Bez dokładniejszej znajomości grzybów występujących w poprzednich okresach geologicznych nie możemy dokładnie wskazać, z której grupy systematycznej rozwinęły się interesujące nas grzyby pasożytnicze



chymatycznej, 4-6-warstwowej grzybni, która odróżnia się wyraźnie od strzępek przerastających substrat i odpowiada hypotecjum. Dojrzałe worki, których rozmiary wahają się w granicach  $18-26 \times 7-8 \mu$ , są w szczytowej części zaokrąglone i mają tam otworek przez który uwalniane są czynnie zarodniki (Oberwinkler i in. 1967). Aparat szczytowy i mechanizm uwalniania zarodników nie został jednak dokładnie przestudiowany. Nie poznano dotychczas także szczegółów procesu plciowego u tego grzyba, a bardzo ważne byłoby prześledzenie zachowania się jąder w młodych, tworzących się workach. Zatem dopiero dokładniejsze studia nad tym grzybem mogą wskazać, czy przedstawiona wyżej hipoteza jest prawdopodobna. Ten interesujący gatunek zasługuje na dokładniejsze poznanie również z tego względu, że być może — zdaniem Gäumann (1964) — z podobnych form wykształciły się także pierwotne podstawczaki.

Mając już wyrobiony pogląd na wiek *Taphrinales* i hipotetycznych ich przodków warto zastanowić się nad ośrodkiem ich powstania. Na ogół z dużym prawdopodobieństwem przyjmuje się, że ojczyzna danej grupy systematycznej znajduje się tam, gdzie dziś jeszcze dana grupa roślin reprezentowana jest przez największą liczbę swych przedstawicieli (Szafer 1964). Stwierdzenie to słuszne jest jednakże tylko dla grup historycznie młodszych. W przypadku grup historycznie starych założenie to może prowadzić do zupełnie błędnego wnioskowania, co jest bardzo wyraźnie widoczne, na przykładzie grzybów z rzędu *Taphrinales*. Z danych przedstawionych w poprzednim rozdziale wynika, że obecnie szpetkowe najliczniej reprezentowane są w umiarkowanej strefie Ameryki Północnej. Można by więc z tego faktu wyprowadzić wniosek, że tam znajduje się ich centrum powstania.

Przyjęcie takiego stanowiska nastęrcza jednak ogromne trudności w wytłumaczeniu genezy zasięgów niektórych gatunków. Na czołowe miejsce wysuwa się tu przede wszystkim zasięg *Taphrina entomospora* pasożytującej na *Nothofagus antarctica*. Grzyb ten znany jest obecnie tylko z Patagonii. Najbliższe stanowiska pokrewnych mu gatunków, pasożytujących na przedstawicielach *Fagaceae*, znajdują się dopiero w umiarkowanych rejonach Ameryki Północnej (*Taphrina coerulea*, *T. castanopsisidis*). Ponadto przy odizolowanym stanowisku *Nothofagus* (o długość niemal całego kontynentu południowoamerykańskiego) od innych przedstawicieli *Fagaceae*, trudno zrozumieć występowanie na nim wymienionego wyżej grzyba — chyba że przyjmujemy niezależne powstanie tego gatunku.

Trudności te wydają się zniknąć, jeśli przyjmujemy wschodnioazjatyckie pochodzenie *Taphrina entomospora*. W świetle studiów systematyczno-morfologicznych i danych paleobotanicznych przyjmuje się za oczywiste, że *Fagaceae* powstały i uległy zróżnicowaniu w Azji Wschodniej, skąd

następnie rozprzestrzeniły się do różnych rejonów świata (T a k h t a j a n 1966). Uważane wśród *Fagaceae* za pierwotne, gatunki z rodzaju *Nothofagus* migrowały następnie przez Malezję, Australię i Antarktydę aż do Andów Chilijskich. Wędrowkę taką potwierdzają dane paleobotaniczne.

Można więc przyjąć, że *Taphrina entomospora* również wyodrębniła się w centrum powstania i różnicowania się *Fagaceae*, a następnie odbyła wędrowkę razem ze swoimi żywicielami aż do południowych rejonów kontynentu Ameryki Południowej i tylko tu utrzymała się. Na potwierdzenie tego przypuszczenia brak jednak danych paleobotanicznych.

Dla wysunięcia hipotezy o ośrodku pochodzenia *Taphrinales* trzeba jednak przyjąć pewne założenia, a mianowicie że:

— rośliny okrytozalążkowe, na których szpetkowe głównie występują, powstały i uległy pewnemu zróżnicowaniu w Azji Wschodniej (T a k h t a j a n 1957);

— grzyby te występują na roślinach okrytozalążkowych z rodzin filogenetycznie starych;

— paprocie, na których występują przedstawiciele *Taphrinales*, powstały i uległy zróżnicowaniu w tym samym czasie co rośliny okrytozalążkowe;

— interesująca nas grupa grzybów powstała w okresie dolnej kredy.

Na tej podstawie można wysunąć przypuszczenie, że ojczyzną (centrum) powstania *Taphrinales* są obszary Azji Wschodniej. Nie wykluczone, że centrum powstania tej grupy systematycznej jest obszar Katalazji, uważany przez T a k h t a j a n a (1957) za kolebkę powstania roślin okrytozalążkowych.

Tu grzyby te prawdopodobnie były już zróżnicowane, a następnie rozprzestrzeniły się ze swoimi żywicielami głównie w różnych rejonach Półkuli Północnej, ulegając dalszemu różnicowaniu na gatunki. Tylko nieliczne gatunki *Taphrinales* przystosowały się do warunków klimatu tropikalnego i rozprzestrzeniły się w różnych rejonach Półkuli Południowej.

Wydaje się, że obecne występowanie tych samych gatunków w Azji Wschodniej i w obszarze pacyficznym Ameryki (*Taphrina coryli*, *T. japonica*), jak też gatunków pokrewnych, niewiele różniących się morfologicznie (m.in. *Taphrina castanopsidis* i *T. kusanoi*) wskazuje, że grzyby te odbywały wędrowkę razem ze swoimi żywicielami z Azji Wschodniej przez obszar Cieśniny Beringa do Ameryki Północnej.

Przyjmując za pewnik wschodnioazjatyckie pochodzenie szpetkowych można stosunkowo łatwo zrozumieć rozmieszczenie geograficzne niektórych tropikalnych ich gatunków. Bardzo interesujące jest rozmieszczenie tropikalnych gatunków szpetkowych pasożytniczych na paprociach, które występują — z jednej strony — na obszarze Indii i Malazji, a z drugiej — w przyrównikowych obszarach Ameryki z pominięciem kon-

tynentu Afrykańskiego (ryc. 1). Wykazują one podobny typ rozmieszczenia jak liczne gatunki i rodzaje roślin kwiatowych, charakteryzujące się dysjunkcją pantropikalną. Zrozumienie tego zjawiska możliwe jest tylko przez przyjęcie za zaszyły fakt zjawiska migracji grzybów razem ze swoimi żywicielami w starszym trzeciorzędzie wzdłuż ówczesnego równika przebiegającego przez Archipelag Sundajski, południową Europę i Amerykę Środkową (S z a f e r 1964). Zmiana stref klimatycznych spowodowała następnie zubożenie flory Europy i Afryki, stąd grzyby te występują obecnie na odizolowanych stanowiskach.

Przyjęcie zatem Azji Wschodniej jako centrum powstania i różnicowania się szpetkowych ułatwia znacznie zrozumienie obecnego ich rozprzestrzenienia, a przez to hipoteza ta staje się bardziej prawdopodobna. Ogromna szkoda, że wymieniony wyżej obszar należy obecnie do rejonów słabo zbadanych pod względem mikologicznym. Być może dokładniejsze studia nad występującymi tu gatunkami szpetkowych rzucą nowe światło na interesujące nas zagadnienie.

#### 4a. Kierunki ewolucji szpetkowych porażających paprocie

Znając już w zarysie wiek interesującej nas grupy grzybów, miejsce ich powstania i hipotetycznych przodków, warto zastanowić się nad wskazaniem kierunków ich ewolucyjnego rozwoju. Podjęcie rozważań nad tym zagadnieniem jest jednakże ogromnie utrudnione z braku danych paleobotanicznych. Z tego też względu wnioski o kierunku ewolucji szpetkowych można wyprowadzać tylko na podstawie poznanych szczegółów ich budowy morfologicznej, cytologicznej, jak też znajomości ich cyklu rozwojowego. Warto dodać, że kierunki rozwoju grzybów pasożytniczych można też niekiedy zrozumieć rozpatrując je na tle rozwoju ewolucyjnego ich żywicieli, na co bardzo wyraźnie wskazują studia L e p p i k a (1953—1967) nad rdzawnikowymi. Wśród *Uredinales* za najbardziej pierwotne, ze względu na ich budowę morfologiczną, uchodzą grzyby z rodziny *Pucciniastraceae*, które w stadium telialnym występują przeważnie na paprociach (*Osmundaceae*, *Polypodiaceae*), a stadium ecydialne tworzą na drzewach iglastych. Wiele cech pierwotnych wykazują też gatunki z rodzin: *Cronartiaceae*, *Chrysomyxaceae* i *Coleosporiaceae*, których rozwój związany jest z wytwarzaniem ecydiów na różnych gatunkach iglastych. Na najwyższym szczeblu rozwojowym znajdują się wreszcie grzyby z rodziny *Pucciniaceae*, które cały cykl rozwojowy odbywają na przedstawicielach roślin okrytozalążkowych. Rozwój filogenetyczny tych grzybów związany jest więc ściśle z rozwojem ewolucyjnym ich roślin żywicielskich, co podkreśla także S a v i l e (1971).

Wnioskując przez analogię można by przyjąć, że i wśród *Taphrinales* formy najbardziej pierwotne, zbliżone do wyjściowych, z których potem

rozwinęły się grzyby pasożytujące na roślinach kwiatowych, znajdują się wśród pasożytów paproci. Do przyjęcia takiego wniosku nie upoważniają nas niestety dotychczasowe wyniki badań nad szpetkowymi. Grzyby występujące na paprociach charakteryzują się bowiem tymi samymi cechami (grzybnia jednoroczna lub wieloletnia, subkutykularna lub międzykomórkowa; worki o podobnych wymiarach, z komórkami podstawowymi lub siedzące) co gatunki znane na roślinach okrytozalążkowych. Pewne różnice wykazuje tylko kilka gatunków tropikalnych występujących na paprociach, których grzybnia rozwija się w ścianie komórek epidermy. Mając na uwadze podobny typ ich rozmieszczenia geograficznego oraz zbliżony wiek roślin żywicielskich, na których występują, należy raczej przypuszczać, że gatunki *Taphrinales* występujące na paprociach i na roślinach okrytozalążkowych powstały w tym samym czasie ze wspólnych przodków i następnie ulegały niezależnie dalszemu różnicowaniu. Wielka szkoda, że nie poznano dotychczas szczegółów budowy cytologicznej i cyklu rozwojowego grzybów występujących na paprociach, bo — być może — rzuciłoby to nieco inne światło na interesujące nas zagadnienie. W tej sytuacji trudno próbować nakreślić nawet w zarysie kierunki ich ewolucyjnego rozwoju.

Można jedynie próbować wyrobić sobie pogląd na temat wyglądu pierwotnych szpetkowych występujących na paprociach. Trzeba jednak przyjąć za słuszne założenie, że były one zbliżone do filogenetycznie najstarszych, obecnie żyjących gatunków. Na ogół powszechnie uważa się za słuszne, że im większy zasięg geograficzny ma dany gatunek, tym jest on starszy (Szafer 1964). Przyjmując to założenie można przypuszczać, że do najstarszych z obecnie żyjących gatunków szpetkowych, porażających paprocie, należy *Taphrina hiratsukae*; grzyb ten znany jest bowiem z Ameryki Północnej, Europy i Azji Wschodniej (tab. 2). Pogląd ten zdaje się potwierdzać występowanie go m.in. na *Onoclea sensibilis*, gatunku paproci bardzo starym, bo znanym już z górnej kredy (Něm e j c 1963). *Taphrina hiratsukae* charakteryzuje się grzybnią rozrastającą się pomiędzy kutykulą a komórkami epidermy oraz workami zwykle maczugowatymi, które znajdują się na komórkach podstawowych.

Znacznie mniejszy zasięg mają *Taphrina laurencia* i *T. rhomboidalis* występujące tylko w obszarze indyjskim na gatunkach z rodzaju *Pteris* L. Mając jednak na uwadze, że paprocie z rodzaju *Pteris* znane były już z okresu kredowego, można przypuszczać że stare są także porażające je grzyby. Podobnie jak *Taphrina hiratsukae*, charakteryzują się one workami położonymi na komórkach podstawowych, ale grzybnia u tych gatunków rozrasta się w ścianie komórek epidermy.

Zatem wśród najstarszych z obecnie żyjących gatunków szpetkowych porażających paprocie zarysowują się pewne różnice, wskazujące prawdopodobnie na dwa różne kierunki ewolucyjnego rozwoju. Jeden kie-



runek reprezentują gatunki, których grzybnia rozrasta się pomiędzy kutykulą a komórkami epidermy; drugi zaś kierunek rozwojowy tworzą grzyby, których strzępki rozrastają się w ścianie komórek skórki. Które z nich należy uznać za pierwotne, wyjściowe, trudno w tej chwili wskazać, bowiem nie znamy ani szczegółów ich budowy cytologicznej, ani też dokładniej nie przestudiowano ich cyklu rozwojowego. Można jedynie dodać, że bardzo łatwo wyobrazić sobie powstanie gatunków charakteryzujących się grzybnią rozwijającą się w przestworach międzykomórkowych z form o grzybni subkutykularnej. Grzybnię międzykomórkową mają m.in. *Taphrina filicina* i *T. wettsteiniana*. Oba wymienione gatunki należą zapewne do filogenetycznie młodszych, na co wskazuje niezbyt szerokie ich rozprzestrzenienie, a także trzeciorzędowy wiek rodzajów paproci, na których występują.

Wydaje się, co warto w tym miejscu podkreślić, że grzybnią rozrastającą się w ścianie komórek epidermy charakteryzują się także niektóre neotropikalne gatunki szpetkowych (*Taphrina amplians*, *T. pteridis*, *T. thaxteri* i *T. tonduziana*). Podkreśla to ich wspólne pochodzenie z wymienionymi wcześniej gatunkami wschodnioazjatyckimi, tym bardziej, że *Taphrina amplians* i *T. pteridis* występują w Ameryce również na gatunkach z rodzaju *Pteris*.

#### 4b. Kierunki ewolucji szpetkowych występujących na *Angiospermae*

Nieco lepiej poznano dotychczas szpetkowe występujące na roślinach kwiatowych (okrytozalążkowych). Warto więc zastanowić się, czy wśród nich zarysowują się jakieś kierunki ewolucyjnego rozwoju. G ä u m a n n (1964) przypuszcza, że pierwotne gatunki szpetkowych charakteryzowały się prawdopodobnie wykształcaniem worków bezpośrednio na strzępkach grzybni, bez tworzenia komórek askogenicznych (chlamydospor), tak jak odbywa to się m.in. u *Taphrina potentillae*. Warto więc pod tym kątem przeanalizować gatunki grzybów występujące na przedstawicielach najstarszych rodzin spośród okrytozalążkowych. Można bowiem przypuszczać, jak już wcześniej wskazywano, że i występujące na nich gatunki grzybów są filogenetycznie stare, a więc najbardziej zbliżone do form wyjściowych.

Jakkolwiek większość rodzin, na których występują interesujące nas grzyby, posiadała swoich przedstawicieli już w okresie kredowym, to jednak należą one do kilku odrębnych linii rozwojowych *Angiospermae*. Jedną taką linię rozwojową tworzą rzędy: *Utricales* (obejmujący rodzinę *Ulmaceae*), *Fagales* (*Fagaceae*) i *Betulales* (*Betulaceae*), które wyprowadza T a k h t a j a n (1966) z *Hamamelidales*. Gatunki z rzędu *Utricales* tworzą odrębną gałąź rozwojową. Inna zaś gałąź drzewa genealogicznego



prowadzi do rzędu *Fagales*, której boczne odgałęzienie tworzą rośliny zaliczane do *Betulales*.

Zastanówmy się więc nad cechami grzybów, które występują na przedstawicielach wymienionych wyżej grup systematycznych. Na przedstawicielach *Ulmaceae*, uważanych za pierwotne w rzędzie *Urticales*, znamy tylko dwa gatunki szpetkowych (*Taphrina ulmi*, *T. celtis*). Oba charakteryzują się grzybnią jednoroczną, rozwijającą się pomiędzy kutykulą i komórkami epidermy. W pewnym okresie rozwojowym część komórek tej grzybni przekształca się w worki, a inne pozostają płonne (Kramer 1960). Worki u *T. ulmi* powstają bezpośrednio ze strzępek grzybni subkutykularnej bez przekształcania się jej komórek w chlamydospory. Gatunek ten zapewne stary filogenetycznie, o czym świadczy także jego szerokie rozprzestrzenienie (Europa, Ameryka Północna), zdaje się potwierdzać podany wcześniej pogląd G ü m a n n a (1964). Nie znamy jednakże innych szczegółów cyklu rozwojowego tego grzyba, co uniemożliwia wyprowadzanie innych wniosków. Warto byłoby szczegółowo przestudiować także rozwój ontogenetyczny *Taphrina celtis*, który wydaje się być gatunkiem młodszym, na co wskazuje bardziej ograniczony zasięg jego występowania.

Ze szpetkowych występujących na przedstawicielach *Fagaceae*, gatunkiem starym wydaje się być *Taphrina coerulescens* porażająca dęby (*Quercus* spp.). Grzyb ten rozpowszechniony jest niemal w całej Holarctydzie i charakteryzuje się grzybnią rozwijającą się w przestworach międzykomórkowych tkanek liścia. Odgałęzienia grzybni międzykomórkowej wrastają także pomiędzy komórki epidermy i tu, ze szczytowych ich komórek, formują się bezpośrednio worki (bez wykształcania chlamydospor). Podobne cechy wykazuje także *Taphrina carnea*, porażająca brzozy (*Betula* spp.), chociaż grzyb ten zdaje się być gatunkiem młodszym, na co wskazuje bardziej ograniczony zasięg jego występowania. U innych gatunków występujących na przedstawicielach *Betulaceae* i *Fagaceae* wykształcanie worków poprzedzone jest tworzeniem się komórek askogenicznych. Na tej podstawie można przypuszczać, że *Taphrina coerulescens* i *T. carnea* wykazują cechy pierwotnych gatunków i że z form do nich podobnych rozwinęły się prawdopodobnie inne grzyby występujące na przedstawicielach obu wymienionych rodzin. Wspólne cechy tych dwu niewątpliwie starych i pierwotnych gatunków (m.in. worki bez komórek podstawowych) pozwalają przypuszczać, że obecnie znane gatunki szpetkowych na przedstawicielach *Betulaceae* i *Fagaceae* wywodzą się prawdopodobnie ze wspólnych form.

Wskazanie dokładniejszych linii rozwojowych grzybów występujących na obu wymienionych wyżej rodzinach będzie możliwe dopiero po ich szczegółowym zbadaniu. Dotychczas dokładniej poznano bowiem z tej

grupy tylko rozwój ontogenetyczny *Taphrina epiphylla*, która występuje na olszach (*Alnus* spp.).

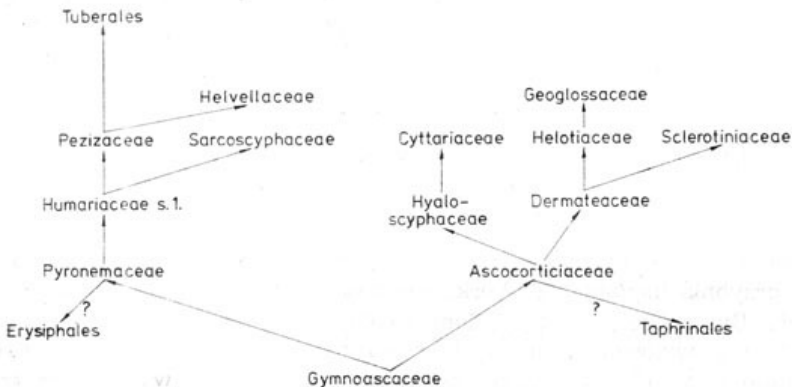
Gatunki szpetkowych, występujące na przedstawicielach wymienionych wyżej rodzin (*Ulmaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*), kształtem worków zdają się różnić od większości pozostałych, które w tej grupie są przeważnie cylindryczne. Mając na uwadze także pochodzenie ich żywicieli od wspólnych przodków, można chyba przyjąć, że i występujące na nich grzyby wywodzą się od wspólnych form. Rozwój grzybów porażających przedstawicieli *Ulmaceae* odbywał się jednakże prawdopodobnie niezależnie, bowiem tylko u nich część komórek grzybni subkutykularnej pozostaje płonna. Zatem prawdopodobnie od wspólnych form jedna gałąź rozwojowa prowadzi do pasożytów *Ulmaceae*, a z drugiej rozwinęły się grzyby występujące zarówno na przedstawicielach *Betulaceae*, jak i *Fagaceae*. Przypuszczenia te nie są jednak udokumentowane danymi paleobotanicznymi i w świetle dokładniejszych studiów nad szpetkowymi mogą okazać się mało prawdopodobne. Do grupy pasożytów występujących na przedstawicielach wymienionych wyżej rodzin zdają się też zbliżać, ze względu na budowę morfologiczną, grzyby występujące na przedstawicielach *Salicaceae*; jakkolwiek ostatnio przyjmuje się, że rozwój filogenetyczny roślin tu zaliczanych odbywał się niezależnie od wymienionych wyżej grup systematycznych (T a k h t a j a n 1966). Należy dodać, że u niektórych gatunków tworzących zarysowaną linię rozwojową (*Taphrina epiphylla*) dikarionizacja strzępków następuje wskutek kopulacji haploidalnych blastospor. Być może ten sposób powstawania strzępek dikariotycznych należy uznać wśród szpetkowych za pierwotny.

Następną linię rozwojową szpetkowych, występujących na Angiospermae, zdają się tworzyć grzyby pasożytujące na przedstawicielach *Rosaceae* (z wyjątkiem *Taphrina potentillae*). Grzyby te charakteryzują się wytwarzaniem worków znajdujących się zwykle na komórkach podstawowych, kształtu maczugowatego i o szczytach zaokrąglonych. Omawianą grupę tworzą prawdopodobnie gatunki filogenetycznie stosunkowo młode, o czym można wnioskować na podstawie ich rozmieszczenia geograficznego. Wśród pasożytów różowatych brak bowiem gatunków szerzej rozprzestrzenionych (z wyjątkiem gatunków rozprzestrzenionych przy udziale człowieka): cyrkumborealnych, wykazujących dysjunkcję arktyczno-trzeciorzędową lub transatlantycką. Zdaje się to wskazywać, że grzyby te w obecnej postaci wyróżnicowały się z form wyjściowych stosunkowo późno, nie wcześniej niż z końcem trzeciorzędu, kiedy to nie było już połączenia pomiędzy kontynentem Eurazji i Ameryki. Przyjmując tylko takie założenie łatwo jest zrozumieć obecne ich występowanie, a szczególnie brak gatunków wspólnych dla całej Holararktydy. Warto podkreślić, że u nich wszystkich worki wykształcają się z komórek askogenicznych (chlamydospor). Potwierdza to cytowany już wyżej

pogląd G ä u m a n n a (1964), że rozwój szpetkowych odbywał się od form, u których worki tworzyły się bezpośrednio na grzybni, w kierunku form, które wytwarzają chlamydospory. Należy dodać, że dikarionizacja strzępek u niektórych przedstawicieli omawianej wyżej grupy grzybów (*Taphrina deformans*, *T. pruni*) zachodzi na drodze wegetatywnej przez podział jądra komórek pączkujących lub jądra komórek grzybni intrametrykalnej czemu nie towarzyszy wytwarzanie ściany oddzielającej jądra potomne. Być może ten sposób powstawania strzępek dikariotycznych u omawianych grzybów jest filogenetycznie młodszy od wymienionego wyżej.

Podane wyżej uwagi nie stosują się jednak do *Taphrina potentillae*. Grzyb ten nie tworzy chlamydospor przez co zbliża się do form uważanych przez G ä u m a n n a za pierwotne; ponadto jest szeroko rozpowszechniony (Ameryka Północna, Europa, Azja Wschodnie) co potwierdza, że jest prawdopodobnie gatunkiem filogenetycznie starym. Mimo to wydaje się, że grzyb ten osiągnął wśród szpetkowych wysoki poziom ewolucyjnego rozwoju, co wyraża się zupełnym zanikiem saprofitycznej grzybni haploidalnej. Jest więc bardzo prawdopodobne, że gatunek ten rozwijał się niezależnie od innych grzybów występujących na różowatych. Być może ten wysoki poziom ewolucyjnego rozwoju związany jest z przystosowaniem się do pasożytowania na roślinach zielnych.

Grupę filogenetycznie młodą tworzą też zapewne grzyby występujące na przedstawicielach rzędu *Sapindales* (*Aceraceae*, *Hippocastanaceae*). Wśród nich brak także gatunków szerzej rozpowszechnionych, a zwraca uwagę znaczna liczba grzybów występujących tylko w Ameryce Północnej. Grzyby te rozwinęły się też prawdopodobnie stosunkowo późno, po-



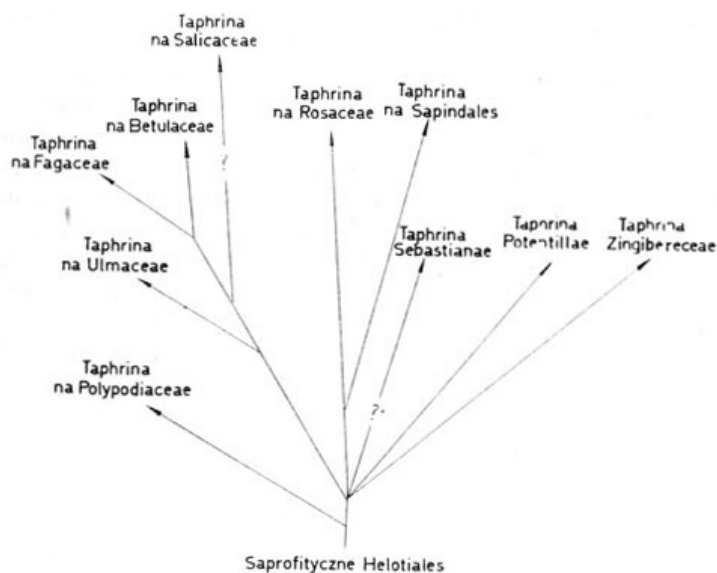
Ryc. 11. Powiązania filogenetyczne wśród miseczników (G ä u m a n n 1964)

Enchainements phylogénétiques entre les Discomycètes (G ä u m a n n 1964)

dobnie jak gatunki występujące na różowatych, i tworzą prawdopodobnie odrębną linię rozwojową. Nie wykluczone, że wywodzą się one z tych samych form wyjściowych co szpetkowe występujące na przedstawicielach *Rosaceae*, na co wskazują niektóre wspólne cechy morfologiczne.

W świetle dotychczasowych badań nad szpetkowymi trudno wskazać formy wyjściowe dla *Taphrina sebastianae* występującej na *Euphorbiaceae* i *Taphrina purpurascens* porażającej przedstawicieli *Anacardiaceae* (*Rhus* spp.). Ostatni grzyb zbliża się morfologicznie do gatunków występujących na przedstawicielach *Aceraceae*.

Wysoki poziom ewolucyjnego rozwoju osiągnęły także grzyby występujące na przedstawicielach *Zingiberaceae* (*Taphrina maculans*, *T. linearis*). Z ostatnich badań (U p a d h y a y, P a v a g i 1973) wynika, że u *Tap-*



Ryc. 12. Przyuszczalny rozwój ewolucyjny szpetkowych (*Taphrinales*)  
Développement phylogénétique probable des *Taphrinales*

*hrina maculans*, podobnie jak u *Taphrina potentillae*, uległa zredukowaniu grzybnia haploidalna. Worki powstają jednak z komórek askogenicznych. Być może wysoki poziom ewolucyjnego rozwoju związany jest także z przystosowaniem się do pasożytowania na roślinach zielnych. Trudno w tej chwili wskazać do której grupy szpetkowych najbardziej zbliżają się te dwa gatunki.

Naszkicowany w zarysie pogląd na rozwój ewolucyjny szpetkowych

zdaje się potwierdzać stanowisko G ä u m a n n a, że pierwotnych form szpetkowych należy poszukiwać wśród gatunków u których worki wytwarzają się bezpośrednio na grzybni. Wyższy zaś poziom ewolucyjnego rozwoju osiągnęły grzyby tworzące komórki askogeniczne (chlamydospory). Przyjęcie takiego stanowiska umożliwi nakreślenie kilku linii rozwojowych wśród szpetkowych występujących na przedstawicielach *Angiospermae* (ryc. 12), które w zarysie zgodne są z gałęziami rozwojowymi ich roślin żywicielskich.

#### Streszczenie

W pracy przedstawiono zagadnienia związane z ogólnym rozmieszczeniem geograficznym oraz pochodzeniem i ewolucją *Taphrinales*.

Grzyby z rzędu *Taphrinales* rozprzestrzenione są głównie w strefach klimatu umiarkowanego i chłodnego na Półkuli Północnej. Wiąże się to niewątpliwie z tym, że większość z nich pasożytuje na roślinach żywicielskich z rodzin (tab. 1), które występują wyłącznie w Holarktydzie lub mają tu największą liczbę rodzajów i gatunków.

Na ogólną liczbę 97 znanych dotychczas gatunków aż 79 ma centrum swego występowania w Holarktydzie. W tropikalnych państwach roślinnych ma główny ośrodek rozmieszczenia tylko 15 gatunków (5 — w Paleotropis i 10 — w Neotropis), a występowanie *Taphrina entomospora* ograniczone jest do państwa antarktycznego (Antarctis). Wreszcie dwa pozostałe gatunki (*Taphrina deformans* i *T. wiesneri*) występują w wielu państwach roślinnych. Oba te grzyby są jednak genetycznie powiązane z Holarktydą. Główne ośrodki występowania gatunków *Taphrinales* na kuli ziemskiej przedstawiają ryc. 1 i 2.

W pracy dokładniej przeanalizowano rozmieszczenie geograficzne grzybów występujących w Holarktydzie. Gatunki te wymieniono na tle obszarów florystycznych w których występują (tab. 2—5).

Bardzo interesujące są spektra zasięgowe flory *Taphrinales* kilku regionów Europy (ryc. 3), które wskazują że w krajach środkowej, północnej i zachodniej Europy dominują gatunki euroazjatyckie, europejskie i cyrkumborealne.

W dalszej części pracy przedstawiono zagadnienia związane z pochodzeniem i ewolucją tych interesujących grzybów. Rozdział ten zaczyna się od przeglądu ważniejszych hipotez dotyczących filogenezy całej klasy *Ascomycetes*. Następnie zwrócono uwagę na miejsce *Taphrinales* w systemie grzybów i zakres tej grupy.

Uwzględniając dotychczasowe wyniki badań nad grzybami z rzędu *Taphrinales* autor akceptuje stanowisko Heima (1952) i G ä u m a n n a (1964), którzy grzyby te stawiają obok najwyższej uorganizowanych workowców, uważając je jednakże za uwstecznione wskutek pasożytniczego trybu życia.

Włączane niekiedy do rzędu *Taphrinales*, grzyby zgrupowane w rodzinie *Protophyctaceae* powinny być — zdaniem autora — zaliczone do workowców niżej uorganizowanych, podklasy *Protoascomycetidae*. Wskazuje na to występująca u nich wielozarodnikowość worków, brak grzybni dikariotycznej oraz jakichkolwiek mechanizmów służących do czynnego uwalniania zarodników workowych.

Zatem grzyby z rzędu *Taphrinales*, zgrupowane w monotypowej rodzinie *Taphrinaceae*, powinny być umieszczone wśród najwyższej uorganizowanych workowców.

Analizując rozwój filogenetyczny roślin, na których występują grzyby z rzędu *Taphrinales* autor dochodzi do stwierdzenia, że pasożyty te pojawiły się dopiero w okresie kredowym (ryc. 10), a napewno nie wcześniej niż z końcem górnej jury.

Wydaje się bardzo prawdopodobne, że ośrodkiem powstania tej grupy systematycznej są obszary Azji Wschodniej (Katazja?) skąd następnie rozprzestrzeniły się. Przyjęcie bowiem tylko takiego założenia umożliwiłoby zrozumienie ich obecnego rozmieszczenia.

Należy przypuszczać, że gatunki *Taphrinales* występujące na paprociach i na roślinach okrytozalążkowych powstały w tym samym czasie i ze wspólnych przodków, a następnie ulegały niezależnie dalszemu różnicowaniu.

Opierając się na rozwoju filogenetycznym roślin żywicielskich i cechach pasyżujących na nich grzybów autor potwierdza przypuszczenie Gäumanna (1964), że rozwój *Taphrinales* odbywał się od form, u których worki tworzyły się bezpośrednio na grzybni, w kierunku form, które wytwarzają komórki askogoniczne (chlamydospory). Przyjęcie takiego stanowiska umożliwiłoby nakreślenie kilku linii rozwojowych wśród *Taphrinales* (ryc. 12), które w zarysie są zgodne z rozwojem filogenetycznym ich roślin żywicielskich.

#### LITERATURA

- Alexopoulos C. J., 1966, Einführung in die Mykologie, Jena.
- Arx J. A., 1967, Pilzkunde, Lehre.
- Atkinson G. F., 1894, Notes on some *Exoascaceae* of the United States, Bull. Torr. Bot. Club, 21: 372-380.
- Atkinson G. F., 1915, Phylogeny and relationships in the *Ascomycetes*, Ann. Missouri Bot. Gard. 2: 315-376.
- Bataille M. F., 1936, Monographie des *Exoascacées* d'Europe, Ann. Soc. Linn. Lyon, N. S. 79 (1935): 121-134.
- Bessey E. A., 1942, Some problems in fungus phylogeny, Mycologia, 34: 355-379.
- Bessey E. A., 1950, Morphology and taxonomy of fungi, Philadelphia et Toronto.
- Bessey E. A., 1964, Morphology and taxonomy of fungi, New York et London.
- Buhr H., 1964, 1965, Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytoecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas, 1-2, Jena.
- Cejp K., 1957, Houby, 1, Praha.
- Chadefaud M., 1960, Les végétaux non vasculaires, [in] Chadefaud M. et Emberger L., Traité de botanique systématique, 1, Paris.
- Cronquist A., 1960, The divisions and classes of plants, Bot. Rev. 26: 425-482.
- de Bary A., 1884, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien, Leipzig.
- Dennis R. W. G., 1968, British *Ascomycetes*, Lehre.
- Eftimu P., 1927, Contribution à l'étude cytologique des *Exoascees*, Le Botaniste, 18: 1-154.
- Farlow W. G., 1883, Notes on some species in the third and eleventh centuries of Ellis' North American Fungi, Proc. Amer. Acad. Arts. Sci. 18: 65-85.
- Fitzpatrick R. E., 1934, The life history and parasitism of *Taphrina deformans*, Sci. Agric. 14: 305-326.
- Fries E. M., 1832, Systema mycologicum, 3, Greifswald.
- Fuckel L., 1861, Enumeratio fungorum Nassoviae, Jahrb. Nass. Verein. Naturk. 15: 1-123.
- Fuckel L., 1870, Symbolae Mycologicae. Beiträge zur Kenntnis rheinischen Pilze, Jahrb. Nass. Verein. Naturk. 23/24: 1-459.
- Fuckel L., 1873, Symbolae Mycologicae. Beiträge zur Kenntnis rheinischen Pilze. Nachtrag II, Jahrb. Nass. Verein. Naturk. 27/28: 1-99.
- Gäumann E., 1926, Vergleichende Morphologie der Pilze, Jena.

- Gäumann E., 1949, Die Pilze. Grundzüge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie, Basel.
- Gäumann E., 1952, Les voies de l'évolution chez les champignons, Ann. Biol. ser. 3, 28: C 47-C 53.
- Gäumann E., 1964, Die Pilze. Grundzüge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie, Basel.
- Gäumann E. A., Dodge C. W., 1928, Comparative Morphology of Fungi, New York et London.
- Giesenhagen K., 1895, Die Entwicklungsreihen der parasitischen Exoascen, Flora, 81: 267-361.
- Giesenhagen K., 1901, *Taphrina*, *Exoascus* und *Magnusiella*, Bot. Zeit. 57: 115-142.
- Gjaerum H. B., 1964, The Genus *Taphrina* Fr. in Norway, Nytt Mag. Bot. 11: 5-26.
- Gjaerum H. B., 1967, Notes on Norwegian Fungi, 4-6, Nytt Mag. Bot. 14: 105-103.
- Greis H., 1943, *Eumycetes* [in] Engler A. und Prantl K. Die natürliche Pflanzenfamilien, 1, Berlin.
- Harder R., 1962, *Mycophyta-Fungi* [in] Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, Stuttgart.
- Heim R., 1952, Les voies de l'évolution chez les champignons, Ann. Biol. ser. 3, 28: C 27-C 46.
- Henderson D. M., 1956, The Genus *Taphrina* in Scotland, Notes Royal Bot. Gard. Edinb. 21: 165-180.
- Ikeno S., 1901, Studien über Sporenbildung bei *Taphrina Johansonii* Sadeb. Flora, 88: 229-237.
- Ikeno S., 1903, Die Sporenbildung von *Taphrina*-Aten, Flora, 92: 1-31.
- Jačevskij A. A., 1901, *Exoasci* Kavkaza, Bull. Jard. Imp. Bot. St. — Pétersbourg, 1: 7-13.
- Jačevskij A. A., 1926, Karmannyj opredelitel gribov, 1, Golosumčatyje, Leningrad.
- Jankowska K., 1928, Zewnętrzniaki polskie, Pam. Państw. Inst. Nauk. Gosp. Wiejsk. 9 (1): 182-215.
- Johanson C. J., 1885, Om svampslägtet *Taphrina* och dithörande svenska arter, Öfvers. Kongl. Vet. Akad. Förhandl. 42: 29-50.
- Johanson C. J., 1887, Studier öfver Svampslägtet *Taphrina*, Bih. Kongl. Svensk. Vet.-Akad. Handl. 13. Afd III, 4: 1-28.
- Juel H. O., 1921, Cytologiske pilzstudien. II. Zur kenntnis einiger Hemiascen, Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsal. Ser. 4, 5: 3-41.
- Kornaś J., 1973, Gatunki zastępcze i ich tło ekologiczne w lasach umiarkowanej Eurazji i Ameryki Północnej, Wiad. Bot. 17: 9-22.
- Kozłowska A., 1972, Rola roślin uprawnych w historycznym rozwoju kultury materialnej Polski, [in:] Szata Roślinna Polski, 1: 571-607. Warszawa.
- Kramer C. L., 1958, A new genus in the *Protomycetaceae*, Mycologia, 50: 916-925.
- Kramer C. K., 1960, Morphological development and nuclear behavior in the genus *Taphrina*, Mycologia, 52: 295-320.
- Kreisel H., 1969, Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze, Jena.
- Krištofović A. N., 1957, Paleobotanika, Moskwa-Leningrad.
- Kursanov I. I., 1940, Mikologia, Moskwa.
- Kursanov I. I. i in., 1954, Opredelitel nižych rastenij, 3, Griby, Moskwa.
- Laubert R., 1928, *Taphrinaceae* (*Exoascaceae*) [in:] P. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 2, Berlin.



- Leppik E. E., 1953-1967, Some viewpoints on the phylogeny of rust fungi, *Mycologia*, 45: 46-74; 48: 637-654; 51: 512-528; 53: 378-405; 57: 6-22; 59: 568-579.
- Luttrell E., 1955, The ascostromatic *Ascomycetes*, *Mycologia*, 47: 511-532.
- Magnus P., 1874, *Ascomyces tosquinetii* Westendorp, *Hedwigia*, 13: 135-136.
- Magnus P., 1875, Zur Naturgeschichte der *Taphrina aurea* Pers. *Hedwigia*, 14: 97-98.
- Mägdefrau K., 1953, Paläobiologie der Pflanzen, Jena.
- Martin E. M., 1924, Cytological studies of *Taphrina coryli* Nishida on *Corylus americana*, *Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts Letters*, 21: 345-355.
- Martin E. M., 1925, Cultural and morphological studies of some species of *Taphrina*, *Phytopath.* 15: 67-76.
- Martin E. M., 1927, Cytological studies of the *Exoascaceae*. *Taphrina johansonii* and *Taphrina deformans*, *Jour. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 43: 15-16.
- Martin E. M., 1936, Morphological and cultural studies of *Taphrina potentillae*, *Bot. Gaz.* 98: 339-347.
- Martin E. M., 1940, The morphology and cytology of *Taphrina deformans*, *Am. Jour. Bot.* 27: 743-751.
- Mattick F., 1964, Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde, [in:] A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 2: 626-629, Berlin.
- Mayor E., 1958, Catalogue des *Péronosporales*, *Taphrinales*, *Erysiphacées*, *Ustilaginales* et *Uredinales* du canton de Neuchâtel, *Mém. Soc. Neuchât. Sci. Nat.* 9 (1): 5-202.
- Mix A. J., 1924, Biological and cultural studies of *Exoascus deformans*, *Phytopath.* 14: 217-233.
- Mix A. J., 1925, Biological and cultural studies of *Exoascus mirabilis*, *Phytopath.* 15: 214-232.
- Mix A. J., 1935, The life history of *Taphrina deformans*, *Phytopath.* 25: 41-66.
- Mix A. J., 1949, A monograph of the genus *Taphrina*, *Univ. Kans. Sci. Bull.* 33, 1: 3-167.
- Mix A. J., 1953, Differentiation of species of *Taphrina* in culture. Utilization of nitrogen compounds, *Mycologia*, 45: 649-670.
- Mix A. J., 1954, Additions and emendations to a monograph of the genus *Taphrina*, *Trans. Kans. Acad. Sci.* 57: 55-65.
- Mix A. J., 1954a, Differentiation of species of *Taphrina* in culture. Utilization of carbon compounds, *Mycologia*, 46: 721-727.
- Mix A. J., 1957, Notes on Some Species of *Taphrina*, *Trans. Kans. Acad. Sci.* 59: 465-482.
- Müller E., Loeffler W., 1971, *Mykologie*. Stuttgart.
- Nannfeldt J. A., 1932, Studien über die Morphologie und Systematik der nicht-lichenisierten Inoperculaten Discomyceten, *Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsal. ser.* 4, 8 (2): 1-368.
- Neger F., 1905, *Exoascaceae* [in:] *Krypt.-Fl. der Mark Brandenburg*, 7: 35-72, Leipzig.
- Němejc F., 1963, *Paleobotanika*, 2, Praha.
- Nishida T., 1911, A contribution to the monograph of the parasitic *Exoascaceae* of Japan, *Miyabe-Festschrift*, p. 157-212.
- Oberwinkler F., Casagrande F. et Müller E., 1967, Über *Ascocorticium anomalum* (Ell. et Harkn.) Earle, *Nova Hedwigia*, 14: 283-289.
- Palm B. J., 1917, Svenska *Taphrina*-arter, *Arkiv Bot.* 15 (4): 1-41.
- Ráthay E., 1880, Vörläufige Mitteilung über die Hexenbesen der Kirschbäume und über *Exoascus Wiesneri* Ráthay, *Oester. Bot. Zeitschr.* 30: 225.



- Ráthay E., 1881, Über die Hexenbesen der Kirschbäume und über *Exoascus Wiesneri* n.sp., Sitzb. K. Akad. Wissen. 83: 267—288.
- Rostrup E., 1883, Fortsatte undersoegelser over snyltesvampes angreb paa skovtraerne, Tidsskr. Skovburg. 6: 199—300.
- Rostrup E., 1855, Om nogle af snyltesvampe foraarsagede misdannelser hos blomsterplanter, Bot. Tidsskr. 14: 230—243.
- Rostrup E., 1890, *Taphrinaceae* Daniae, Vidensk. Meddel. Natruk. Foren. Kebenh. 1890: 246—264.
- Saccardo P. A., 1882, Fungi gallici, Series II, Michelia, 2:39—135.
- Sachs J., 1873, Lehrbuch der Botanik, Leipzig.
- Sadebeck R., 1882, Über die Entwicklungsgeschichte der Pilzgattung *Exoascus* und die durch einige arten der letzteren verursachten Baumkrankheiten, Bot. Centralbl. 12: 179—181.
- Sadebeck R., 1884, Untersuchungen über die Pilzgattung *Exoascus*, Jahrb. Hamb. Wiss. Anst. 1: 93—124.
- Sadebeck R., 1887, *Exoasceae* [in:] Winter G. Ascomyceten: Gymnoasceen und Pyrenomyceten, Leipzig.
- Sadebeck R., 1890, Kritische Untersuchungen über die durch *Taphrina*-Arter hervorgebrachten Baumkrankheiten, Jahrb. Hamb. Wiss. Anst. 8: 1—37.
- Sadebeck R., 1893, Die parasitischen Exoasceen. Eine Monographie, Jahrb. Hamb. Wiss. Anst. 10 (2): 1—110.
- Sadebeck R., 1895, Einige neue Beobachtungen und Kritische Bemerkungen über die *Exoascaceae*, Bericht. Deutsch. Bot. Ges. 13 (6): 265—280.
- Salata B., 1974, Grzyby (*Mycota*), 6, Szpetkowe (*Taphrinales*), Warszawa—Kraków.
- Salata B., 1975, Rozmieszczenie geograficzne szpetkowych (*Taphrinales*) w Polsce, Acta Myc. 11 (1): 23—48.
- Savile D. B. O., 1955, A phylogeny of the *Basidiomycetes*, Canad. Journ. Bot. 33: 62—104.
- Savile D. B. O., 1971, Co-ordinated studies of parasitic fungi and flowering plants, Natural. Canad. 98: 532—552.
- Schroeter J., 1897, *Exoascaceae* [in:] Engler A. und Prantl K., Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1, Leipzig.
- Schoeter J., 1893, Die Pilze Schlesiens, 2, [in:] Cohn's Krypt.-Fl. Schlesien. Breslau.
- Siemaszko W., 1923, Badania mikologiczne w górach Kaukazu, Arch. Nauk. Biol. Tow. Nauk. Warszaw. 1 (14): 1—57.
- Skirgiello A., 1960, Ewolucja grzybów, Wiad. Bot. 4: 183—196.
- Skirgiello A., 1961, Typ *Mycophyta* (*Fungi*) — Grzyby [in:] Podbielkowski, Z., Rejment-Grochowska I., Skirgiello A., Rośliny zarodnikowe, Warszawa.
- Szafer W., 1964, Ogólna Geografia Roślin, Warszawa.
- Szafer W., Kostyniuk M., 1962, Paleobotanika, Warszawa.
- Takhtajan A. L., 1957, Pochodzenie okrytonasiennych, Acta Soc. Bot. Pol. 26: 1—15.
- Takhtajan A. L., 1966, Sistema i filogenia cvietkovych rastenij, Moskwa—Leningrad.
- Tubaki K., 1957, Biological and cultural studies of three species of Protomyces, Mycologia, 49: 44—54.
- Tulasne L. R., 1866, Super Friesiano Taphrinarum genere et Acalyptospora Mazeriana, Ann. Sci. Nat. 5 sér. Bot. 5: 122—136.

- Ubrizsy G., Vörös J., 1966, A new conception in the review on the phylogeny and system of fungi, *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 12: 199—220.
- Ubrizsy G., Vörös J., 1968, *Mezőgazdasági Mykologia*, Budapest.
- Upadhyay R., Pavagi M. S., 1973, Morphology, development and cytology of *Taphrina maculans* Butler, *Mycopath. et Mycol. Applicata*, 50: 109—126.
- Valadon L. R. G., 1964, Carotenoid Pigments of some lower *Ascomycetes*, *Journ. Exper. Bot.* 15: 219—224.
- Valadon L. R. G., Manner J. G., Myers A., 1962, Studies in the life history and taxonomy position of *Protomyces inundatus* Dangeard., *Trans. Brit. Myc. Soc.* 45: 573—586.
- Werdermann E., 1954, *Fungi* [in:] Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 1, Berlin.
- Wieben M., 1927, Die Infection, die Myzelüberwinterung und die Kopulation bei Exoascen, *Forsch. Geb. Pflanzenkr. Immun. Pflanzenr.* 3: 139—176.
- Zerova M. J., 1969, *Taphrinales* [in:] *Wyznačnik gribov Ukrainy*, 2, *Ascomycety*, Kijev.
- Zerov D. K., 1972, *Očerki filogenii bezsosudistych rastenij*, Kijev.
- Zimmermann W., 1959, *Die Phylogenie der Pflanzen*, Stuttgart.

#### RÉSUMÉ

Dans cet ouvrage, on a présenté les problèmes concernant la distribution géographique générale ainsi que l'origine et l'évolution des *Taphrinales*.

Les champignons de l'ordre des *Taphrinales* sont répandus surtout dans les zones du climat tempéré et froid de l'hémisphère Nord, ce qui est sans doute lié à ce que la plupart d'entre eux vivent en parasite sur les plantes-hôtes des familles (tab. 1) qui se trouvent seulement dans la région holarctique ou qui y ont le plus grand nombre de genres et d'espèces.

Dans la région holarctique, on retrouva 79 espèces sur le nombre total de 97 connues jusqu'à présent. Dans le royaume végétal tropical ne se trouvent que 15 espèces (5 — en Paéotropis et 10 — en Neotropis); la distribution de *Taphrina entomospora* est limitée au royaume antarctique (Antarctis).

Enfin les deux dernières espèces (*Taphrina deformans* et *T. wiesneri*) se trouvent dans divers royaume végétaux. Pourtant ces deux champignons sont liés génétiquement à la région holarctique. Les centres principaux de distribution des espèces *Taphrinales* sur le globe terrestre sont présentés sur les fig. 1 et 2.

Dans l'ouvrage, on a analysé plus exactement la distribution géographique des champignons de la région holarctique. On a énuméré espèces par rapport aux régions floristiques où elles se localisent (tab. 2—5).

Les spectres d'aire de la flore *Taphrinales* dans quelques régions d'Europe sont très intéressants (fig. 3), et indiquent la domination des espèces euro-asiatiques, européennes et circumboréales dans les pays de l'Europe occidentale, centrale et septentrionale.

Dans le chapitre suivant, on a présenté les problèmes de l'origine et de l'évolution de ces champignons. On a commencé par la revue des hypothèses plus importantes concernant la phylogenèse de toute la classe des *Ascomycètes*. Ensuite on s'est préoccupé de la place de ce groupe dans le système des champignons et de son étendue.

Tout en prenant en considération les résultats des recherches sur les champignons de l'ordre *Taphrinales*, l'auteur accepte le point de vue de Heim (1952) et

de G ä u m a n n (1964) qui placent ces champignons à côté des *Ascomycètes* le plus haut organisés, en les considérant regressifs vu leur vie de parasites.

Inclus parfois dans l'ordre *Taphrinales*, les champignons de la famille des *Protomycetaceae* doivent être, selon l'auteur, classés parmi les *Ascomycètes* plus bas organisés, de la sous-classe des *Protoascomycetidae*. Les asques multispores, le manque de mycélium dicaryotique et de n'importe quels mécanismes servant à la libération active des ascospores portent à y croire.

Donc, les champignons de l'ordre des *Taphrinales*, groupés dans la famille monotypique des *Taphrinaceae* — doivent être placés parmi les *Ascomycètes* le plus haut organisés.

En analysant l'évolution phylogénétique des plantes-hôtes des champignons de l'ordre des *Taphrinales*, l'auteur constate que ces parasites n'apparurent pour la première fois dans le crétacé (fig. 10) et certainement pas avant la fin du jurassique supérieur.

Il paraît très vraisemblable que le centre de la origine de ce groupe systématique se trouvait dans les régions de l'Asie Orientale d'où il se répandit. En effet, l'acception seule d'une telle hypothèse facilite la compréhension de sa distribution actuelle.

On peut supposer que les espèces *Taphrinales* se trouvant sur les fougères et sur les plantes angiospermes se formèrent à la même période et à partir d'ancêtres communs; ensuite ils subirent, indépendamment, leur différenciation ultérieure.

Partant du développement phylogénétique des plantes-hôtes et des caractéristiques de leurs champignons-parasites, l'auteur confirme l'hypothèse de G ä u m a n n (1964) que le développement des *Taphrinales* commença par les formes dont les asques se produisaient directement sur le mycélium pour arriver aux formes qui produisent les cellules ascogènes (chlamydo-spores).

Si on accepte ce point de vue, il devient possible de tracer quelques voies de développement parmi les *Taphrinales* (fig. 12) qui, dans leurs grandes lignes, sont conformes au développement phylogénétique de leurs plantes-hôtes.