Artículo de Revisión **Rev. Fitotec. Mex. Vol. 38 (2): 153 - 163, 2015**

CRONOLOGÍA DE LA TAXONOMÍA Y CLADÍSTICA DE LOS GLOMEROMICETOS

CHRONOLOGY OF THE TAXONOMY AND CLADISTICS OF GLOMEROMYCETES

Isaac A. Salmerón-Santiago, Martha E. Pedraza-Santos, Laura S. Mendoza-Oviedo y Ana T. Chávez-Bárcenas*

Facultad de Agrobiología "Presidente Juárez", Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Paseo Lázaro Cárdenas S/N esq. Berlín, Colonia Viveros. 60190, Uruapan, Michoacán, México.

**Autor para correspondencia* (atchavez@umich.mx)

RESUMEN

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) son biótrofos obligados de plantas y constituyen uno de los grupos de microorganismos del suelo de distribución más extensa. Una parte fundamental del estudio de estos organismos se ha enfocado a su clasificación, taxonomía y establecimiento de relaciones evolutivas entre HMA. El proceso en el desarrollo de este conocimiento puede ser separado en tres etapas importantes a partir de las primeras observaciones reportadas de estos microorganismos. La primera etapa corresponde al reconocimiento de la diversidad de especies dentro del género *Endogone* (Zygomycota) y su división en los géneros de HMA *Gigaspora, Acaulospora, Glomus* y *Sclerocystis*, así como en los géneros *Modicella, Glaziella* y *Endogone*, que no forman micorriza, todos ellos subordinados a Endogonaceae. La segunda etapa involucra el estudio de distintas características morfológicas comunes dentro del grupo de HMA que fueron suficientes para sustentar su separación en un grupo monofilético a nivel de orden (Glomales). Finalmente, la tercer etapa comprende los estudios más recientes en los que se incluye el uso de herramientas de biología molecular, aunado a las observaciones de las características morfológicas, en donde una de las aportaciones más significativas fue identificar y colocar al grupo de HMA en una posición taxonómica superior, agrupando las especies que integraban al orden Glomales en el phylum Glomeromycota. En la presente revisión se aborda cada una de estas etapas en forma detallada, además se presenta un panorama general de los distintos movimientos taxonómicos a los que los HMA han sido sujetos a lo largo de la historia de su estudio.

Palabras clave: Glomeromycota, filogenia, hongos formadores de micorriza.

SUMMARY

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are obligate biotrophs of higher plants and constitute one of the most widespread groups of soil microorganisms. Classification, taxonomy and description of evolutionary relationships among AMF have been a fundamental part on the study of such organisms. Development of this knowledge can be separated into three major stages starting from the first reported observations of these microorganisms. The first stage corresponds to the recognition of morphological diversity among the species clustered in the genera *Endogone* (Zygomycota), and its separation into the AMF genera *Gigaspora, Acaulospora, Glomus* and *Sclerocystis*, and the non-mycorrhizal *Modicella*, *Glaziella* and *Endogone*, all of these subordinated to Endogonaceae. The second stage involves the study of common morphological features that resulted from the separation of AMF species in a monophyletic group at the rank of an order (Glomales). Finally, the third stage comprises most recent studies that rely on the use of molecular biology tools coupled with observation of morphological features. One of the most significant contributions of this period was placing AMF species in a higher taxa rank and grouping the species in the Glomales Order into the phylum Glomeromycota. This review addresses these three stages in detail, and provides a general view of the distinct taxonomical changes in AMF classification.

Index words: Glomeromycota, phylogeny, mycorrhiza-forming fungi.

INTRODUCCIÓN

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) son microorganismos del suelo que forman asociaciones mutualistas con las raíces de alrededor de 75 % de las plantas terrestres, y entre ellos la especie Glomeromycota es capaz de establecer este tipo de simbiosis mutualista con cianobacterias del género *Nostoc* (Schüßler *et al*., 2006; Smith y Read, 2008). Gran parte de los estudios dedicados al conocimiento de la simbiosis han demostrado que los HMA son capaces de mejorar la adquisición de nutrientes, en especial del fósforo, además de conferir a las plantas resistencia o tolerancia a distintos tipos de estrés de origen biótico y abiótico. Asimismo, se ha reportado la influencia que tienen estos microorganismos sobre la mejora en la producción de plantas de interés agrícola, y más aún se consideran capaces de mejorar la calidad de los alimentos (Hart y Forsythe, 2012).

La descripción de las estructuras propias de la asociación micorrícica del tipo arbuscular en el interior de raíces de plantas se atribuye a Nägeli en 1842, y a pesar de que en años posteriores se tienen reportes de la descripción de este tipo de asociación, como las de Rayner (1926-1927) que citaron otras observaciones sobre la simbiosis, el estudio riguroso de los HMA comenzó más de 100 años después (Koide y Mosse, 2004).

La evidencia fósil indica que estos microorganismos forman asociaciones micorrícicas con las plantas desde hace 400 millones de años, y que tales asociaciones pudieron haber tenido influencia durante las etapas de colonización de las plantas sobre la corteza terrestre (Remy *et al*., 1994). De igual manera, se ha brindado evidencia clara para suponer

Recibido: 10 de Febrero del 2014
Aceptado: 18 de Febrero del 2015

que las especies de HMA divergieron desde el Devónico temprano, al encontrar fósiles con estructuras morfológicas similares a las que se observan en las especies existentes en la actualidad (Dotzler *et al*., 2006, 2009). Otros análisis fósiles describen la presencia de estructuras similares a las descritas para glomeromicetos en estratos provenientes del Ordovícico, con una antigüedad de 460 millones de años (Redecker *et al*., 2000a).

Antes del uso de herramientas de biología molecular, la clasificación de los HMA estaba sujeta principalmente al análisis de las características morfológicas y subcelulares de las esporas, que por las características propias de estos hongos propició la formación de grupos polifiléticos. En la actualidad, el acoplamiento de las técnicas moleculares con la observación de las características microscópicas de las estructuras de estos hongos, ha permitido realizar análisis más complejos encaminados a generar una clasificación monofilética a distintos niveles taxonómicos y agrupar a los HMA dentro del phylum Glomeroycota (Schüßler *et al*., 2001), y de igual manera se han podido establecer sus relaciones filogenéticas con otros grupos de hongos. Aún existen diferencias entre distintos grupos de investigación en cuanto a su clasificación.

INICIOS EN LA CLASIFICACIÓN DE LOS HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES

Inicialmente, los HMA se colocaron en *Endogone* junto con otros hongos macroscópicos que no formaban asociaciones micorrícicas, al tomar como base las similitudes de las estructuras descritas por Link en 1809 (Koide y Mosse, 2004), donde se incluyen especies caracterizadas por la formación de zigosporas, clamidosporas acrógenas con paredes gruesas o esporas con paredes delgadas que se desarrollaban dentro de un esporangio y se incluye dentro de la familia *Endogonaceae* a *Endogone, Sclerocystis, Sphaeroceas* y *Glaziella* (Thaxter, 1922; Almeida y Schenck, 1990; Koide y Mosse, 2004).

Posteriormente, Thaxter (1922) realiza una revisión de *Endogone* e incluye en éste a *Glomus* descrito por Tulasne y Tulasne en 1845, que desde su descripción original se sugirió como un género relacionado con *Endogone*. De igual manera, se incluyó en *Endogone* la descripción de especies como *Endogone fasciculata*, de la cual se menciona es capaz de formar tanto zigosporas como clamidosporas.

Años después y hasta inicio de la década de los 70, los estudios que se realizaron para conocer el efecto de los HMA en plantas, así como en lo concerniente a su clasificación y taxonomía, confirmaban su integración en *Endogone*. Durante este periodo se comprueba de manera experimental que algunas especies incluidas en este género forman endomicorriza. Mosse (1953) realiza experimentos de inoculación en plántulas de fresa con una especie de *Endogone* en sustratos estériles, a partir de los cuales logró observar estructuras típicas de la asociación micorrícica del tipo arbuscular. En esta época también se desarrollan las técnicas de aislamiento y visualización de estructuras intrarradicales, así como los primeros análisis descriptivos de esporas de especies relacionadas con la formación de endomicorriza.

Entre estas técnicas destacan las modificaciones realizadas a los procedimientos de tamizado húmedo y decantación que inicialmente se habían desarrollado para la extracción de nematodos del suelo que permitieron el aislamiento de esporas de hongos micorrizógenos (Gerdemann y Nicolson, 1963), y el método de tinción para la visualización anatómica de las estructuras intrarradicales desarrollado por Phillips y Hayman (1970). Mosse y Bowen (1968) establecen caracteres morfológicos de las esporas de *Endogone* para su identificación y estudio sistemático al realizar observaciones detalladas del contenido interno, pared, color, tamaño, forma e hifa de sostén de las esporas; de acuerdo con ello introducen nombres descriptivos como "bulbosa reticulada", "blanca reticulada", "vacuolada amarilla" y "café-rojiza vaculoada", entre otras.

En 1968, Nicolson y Gerdemann realizan una modificación de *Endogone* para añadir especies formadoras de clamidosporas (*E. mosseae*, *E. macrocarpa* var. *caledonia* y *E. macrocarpa* var. *geospora*). También incluyen especies formadoras de zigosporas hasta entonces desconocidas, cuyas características eran distintas a las especies previamente descritas en *Endogone* relacionadas con la formación de endomicorriza (*E. heterogama*, *E. gigantea* y *E. calospora*).

Para 1969, Gerdemann enlista varias especies de *Endogone* (*E. fasciculata*, *E. mosseae*, *E. macrocarpa* var. *geosopora*, *E. macrocarpa* var. *caledonia*, *E. gigantea*, *E. heterogama*, *E. calospora),* así como diferentes especies dentro del género sin identificar de acuerdo con Mosse y Bowen (1968) y descritas como "blancas reticuladas", "esporas sésiles color miel" y "esporas funeliformes". *E. fasciculata* y *E. microcarpa* se describen como especies que producen esporocarpos con la presencia de clamidosporas y zigosporas. En esta publicación se menciona que distintos autores pensaban en la posibilidad de que algunas especies de *Endogone* hubieran perdido la capacidad de formar esporocarpos. De igual manera se incluían *Glaziella* y *Sclerocystis en Endogonaceae* (Gerdemann, 1969).

DESCRIPCIÓN DE NUEVOS GÉNEROS EN LA FAMILIA ENDOGONACEAE ASOCIADOS A LA FORMACIÓN DE MICORRIZA ARBUSCULAR

En 1974, Gerdemann y Trappe reevaluaron la clasificación de las especies agrupadas en Endogonaceae, en atención a su gran variabilidad morfológica. A partir de esta reclasificación se comienza a reconocer y separar a especies con características morfológicas y fisiológicas distintivas entre los HMA. Por ejemplo, *Acaulospora* y *Gigaspora* se separan de *Endogone* y se adopta el nombre de azigospora para referirse a la estructura de reproducción de estos organismos, para denotar así su origen asexual y hacer distinción con las zigosporas.

En *Gigaspora* se identifican estructuras propias del micelio extrarradical, las cuales se refieren como vesículas formadas en el suelo, que se interpretan como vesículas subesporangiales o formas vestigiales de esporangios. Estas estructuras fueron observadas anteriormente por Nicolson y Gerdemann (1968), y posteriormente serían conocidas como células auxiliares. De igual manera se describe la formación de esporas de *Acaulospora* a partir de una vesícula terminal en el micelio, la cual sería más adelante denominada como sáculo. Se restituye el género *Glomus* descrito por Tulasne y Tulasne (1845), que hasta entonces no se descartaba la posibilidad de que fuera un estado asexual de un estado zigospórico, a pesar de la poca evidencia. Además consideran como un sinónimo de éste a *Rhizophagus populinus*, el cual fue descrito por Dangeard en 1900 como una especie de patógeno, a partir de observaciones realizadas en raíces de álamo, *Populus sp.* L. (*Koide* y Mosse, 2004). Dentro de esta clasificación se seguía manteniendo a *Sclerocystis* en Endogonaceae, junto con las especies no formadoras de micorriza de *Modicella*, *Glaziella* y *Endogone*.

En 1979, *Entrophospora* se añade a Endogonaceae (Figura 1A) debido a la similitud que presenta la formación de esporas con *Acaulospora* descrita por Gerdemann y Trappe (1974), la cual no se había caracterizado. Por el contrario, los trabajos experimentales realizados para determinar si *Entrophospora* era capaz de formar micorriza del tipo arbuscular, no habían arrojado resultados concluyentes (Ames y Schneider, 1979).

Años después y con el aumento en la descripción de especies de HMA, Walker (1983) citado por Stürmer (2012), propone el uso de murogramas, que son representaciones de la estructura de las paredes de las esporas con sus respectivas capas, a las cuales les acuñan nombres tales como "laminada", "evanescente" y "membranosa", para designar su apariencia al ser visualizadas en microscopio; los términos de este tipo aumentaron a medida que se realizaban nuevas descripciones.

Walker y Sanders (1986) hacen notar distintas características morfológicas y germinativas entre los organismos de *Gigaspora*, y decidieron la separación en dos grupos. Se mantiene *Gigaspora*, cuyas esporas germinan a partir de la formación de tubos germinativos que penetran a través de la pared de la espora. El nuevo género es denominado *Scutellospora*, nombre que deriva de una estructura particular formada en el interior de la espora a partir de la cual surge el tubo germinativo de la espora a la que llaman "escudo de germinación". Además, estos autores establecen que no hay evidencia suficiente sobre la existencia de un estado sexual en los microorganismos formadores de micorriza de tipo arbuscular, por lo que proponen llamar a las estructuras de reproducción simplemente como esporas, y rechazan el término azigospora propuesto por Gerdemann y Trappe (1974).

RECONOCIMIENTO DEL ORIGEN MONOFILÉTICO E INICIO DEL USO DE HERRAMIENTAS MOLECULARES PARA LA IDENTIFICACIÓN, CLASIFICACIÓN Y ANÁLISIS FILOGENÉTICOS DE HMA

A pesar de haberse comprobado la formación del mutualismo obligado y la diversidad morfológica que presentaban las especies de hongos asociados a la simbiosis tipo arbuscular, éstas se mantenían dentro de Endogonaceae, única familia subordinada al orden Endogonales dentro del phylum Zygomycota, en la cual se agrupaban junto a especies de hongos no formadores de micorriza de *Endogone*, *Modicella* y *Glaziella* (Figura 1A).

Debido a tales inconsistencias que indicaban una clasificación que no reflejaba un origen evolutivo común de estos organismos, Morton y Beny (1990) estudiaron distintas características de los HMAs en el que se incluyeron características morfológicas, ontogenéticas, citológicas y reproductivas, con la finalidad de establecer su clasificación natural. Con este estudio se logró determinar un origen evolutivo común, y concluyó con la formación del orden Glomales dentro del phylum Zygomycota (Figura 1B), que agrupaba únicamente a especies de los géneros anteriormente colocados dentro de Endogonaceae asociados con la formación de endomicorriza del tipo arbuscular.

Glomales contenía los subórdenes Glominae y Gigasporinae; el primero integraba a la familia Glomaceae descrita por Pirozisnki y Dalpé (1989) citado por Morton y Beny (1990), que agrupaba a especies de *Glomus* y *Scrlerocystis*, y a una nueva familia Acaulosporaceae que incluía a *Acaulospora* y *Entrophospora*. El suborden Gigasporinae contenía a la familia Gigasporaceae a la cual pertenecían *Gigaspora* y *Scutellospora*. Por otro lado, para el orden Endogonales determinan la inclusión de una única familia Endogonaceae

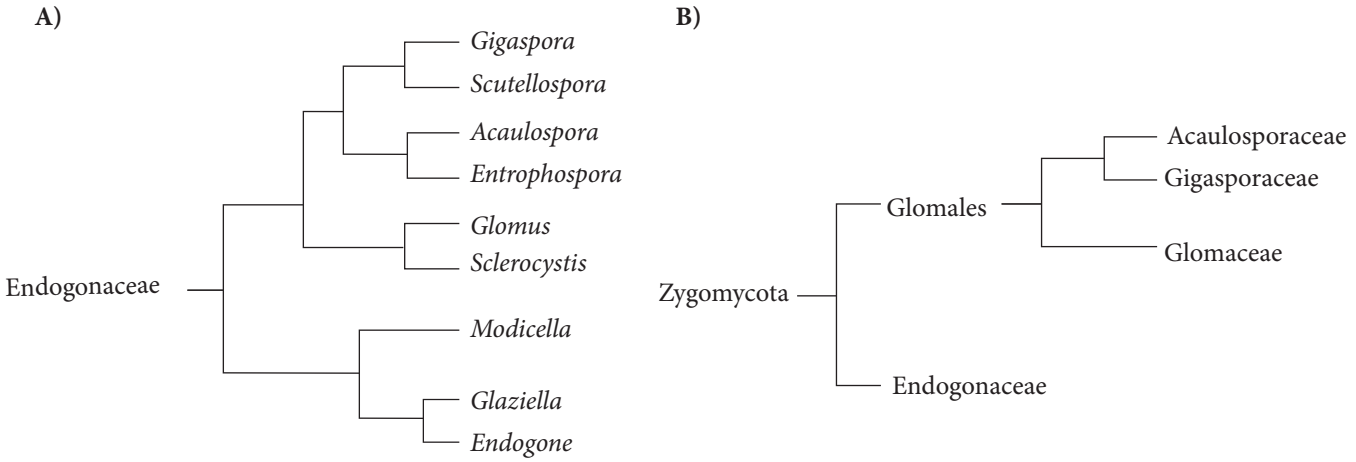


Figura 1. Diagrama representativo de la relación entre hongos formadores de micorriza arbuscular y zigomicetos. A)Relaciones de los géneros descritos antes de 1990 afiliados a la familia Endogonaceae. B)Agrupamiento en una rama monofilética a nivel de Orden, de acuerdo con Morton y Beny (1990).

con un solo género, *Endogone*.

A pesar del reconocimiento del origen monofilético, se consideraba que algunos géneros mantenían una clasificación artificial dentro del orden Glomales. Por ejemplo, Almeida y Schenck (1990) transfirieron cinco especies de *Sclerocystis* a *Glomus*, manteniendo al primero dentro de la clasificación con la especie *S. coremoides*. Poco después de estas reevaluaciones en la clasificación de glomeromicetos, se dieron los primeros pasos para la identificación y clasificación de estos microorganismos mediante marcadores moleculares. Simon *et al*. (1992) reportaron por primera vez una secuencia de una región de ADN ribosomal (rADN) de la subunidad pequeña a partir de esporas de HMA de *Gigaspora margarita* y *Glomus intraradices*, y diseñaron el oligonucléotido VANS1 específico para la amplificación de rADN de HMA (Figura 2).

En 1996 se revisó la posición taxonómica del simbionte fúngico presente en la asociación mutualista entre cianobacterias del género *Nostoc* y un hongo que hasta ese momento se había considerado como zigomiceto, denominado *Geosiphon pyriformis*, cuyas esporas eran similares a las producidas por *Glomus*. Se analizó tomando como referencia su secuencia de la subunidad pequeña del rADN y se determinó como un miembro ancestral asociado con *Glomus*. Sin embargo, la naturaleza polifilética de *Glomus* que ya se había reconocido pero no resuelto, mantenía la posibilidad de que *G. pyriformis* pudiera clasificarse dentro o fuera de este género (Gehrig *et al*., 1996).

Franken y Gianinazzi-Pearson (1996) generaron por primera vez las metodologías para la creación de bibliotecas genómicas en fagos a partir de los cuales clonaron y secuenciaron genes del rRNA de *G. mosseae* y *Scutellospora castanea*. Al estudiar distintas regiones de los genes *r*ibosomales observaron una alta variabilidad, particularmente en las secuencias de los espaciadores transcribibles internos (ITS), incluso en secuencias aisladas de una misma especie de HMA. Se concluyó que tal variabilidad podía ser considerada en metodologías de identificación para estos microorganismos. Observaciones similares realizaron Lanfranco *et al.* (1999), quienes compararon secuencias clonadas del aislado BEG 34 de *G. margarita* que comprendían la región del gen *5.8S* flanqueado con regiones ITS1 e ITS2 del rADN. En este estudio se encontraron divergencias con valores de hasta 9 % entre ellas, y se observaron cambios en las secuencias principalmente en la región de los ITS.

Redecker (2000) diseñó distintos pares de oligonucleótidos iniciadores específicos para los cinco grupos de HMA descritos hasta ese tiempo (Figura 2), con la finalidad de obtener la secuencia que comprendía una porción de la subunidad *18S*, el ITS1 y una porción del gen *5.8S*, al acoplar la técnica de PCR anidado para la amplificación de ADN fúngico de raíces colonizadas por HMA, con el análisis de RFLP.

Posteriormente, Redecker *et al*. (2000b) analizaron la posición filogenética de *G. sinuosum* y *S. coremoides* con el uso de herramientas moleculares, y realizaron ajustes en la clasificación de estas especies. Observaron que ambas están estrechamente relacionadas y, a su vez, se encuentran agrupadas en un clado que incluye a *G. mosseae*, *G. intraradices* y *G. vesiculiferum*, y determinaron que la formación de esporocarpos, que fue una característica morfológica importante para la creación de *Sclerocystis*, está presente solo en algunas especies de *Glomus*.

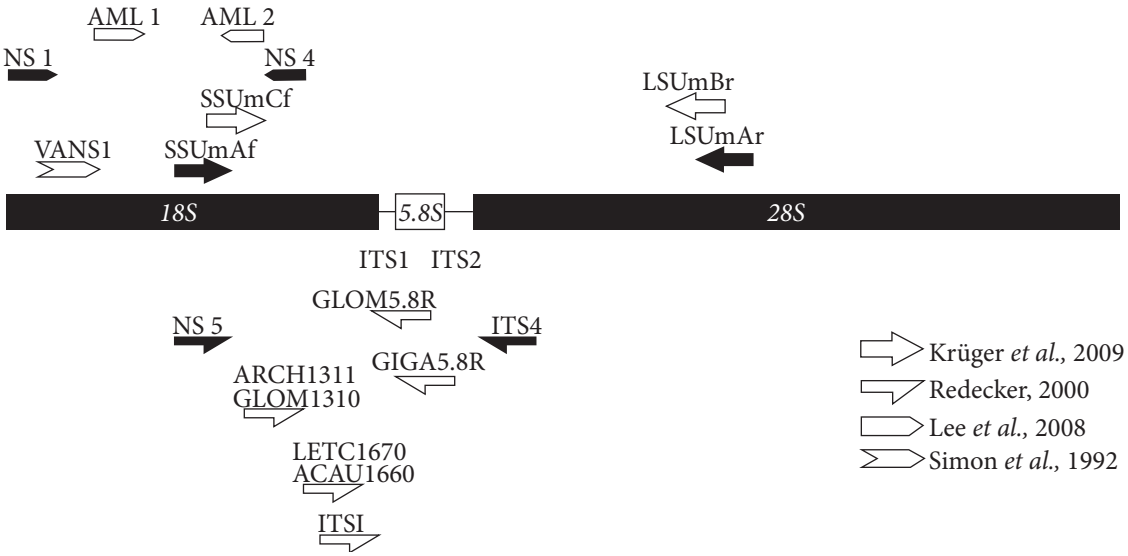


Figura 2. Ubicación de unos oligonucleótidos empleados en cladística de hongos micorrizógenos arbusculares. Representación esquemática de los genes ribosomales nucleares en dónde se ubican las posiciones de los oligonucleótidos usados para la filogenia molecular mediante PCR anidado. Las flechas de color negro representan a los oligonucleótidos usados en la primera ronda de PCR, mientras que las flechas blancas representan a los usados para la segunda ronda. Las distintas formas de las flechas indican la fuente en donde fueron reportados los oligonucleótidos correspondientes.

En 2001, Morton y Redecker describieron las familias Archaeosporaceae y Paraglomerace. La primera contenía al género *Archaeospora*, cuyas especies presentan esporas similares a *Acaulospora*, además de especies dimórficas productoras de esporas similares a *Acaulospora* y *Glomus*. La familia Paraglomeraceae contenía a *Paraglomus*, con especies difícilmente distinguibles de *Glomus* por sus características morfológicas *(R*edecker *et al*., 2000b; Morton y Redecker, 2001).

Un estudio de *Glomus* basado en el análisis de la subunidad pequeña del rADN fue presentado por Schwarzott *et al*. (2001), para comprobar que *Glomus* no tiene un origen monofilético, incluso después de la separación de las especies de *Archaespora* y *Paraglomus* con morfología glomoide (Figura 3A) por Morton y Redecker (2001). Mediante la construcción de árboles filogenéticos, Schwarzott *et al*. (2001) distinguieron una separación consistente y altamente soportada de este género en tres clados, dos de ellos relacionados entre sí, a los que designan *Glomus* grupos A y B, en donde el primero contenía dos subclados, *Glomus* grupos Aa y Ab. El tercer grupo denominado *Glomus* grupo C, se posicionó como un clado hermano de Acaulosporaceae y Gigasporaceae (Figura 4).

ESTABLECIMIENTO DEL PHYLUM GLOMEROMYCOTA

A pesar de los avances y el uso de nuevas técnicas para la ubicación de taxa dentro del orden Glomales, aún permanecía incertidumbre de colocar taxonómicamente a las especies de HMAs dentro del phylum Zygomycota. Esto debido a que los hongos de este phylum producen zigosporas, estructuras de reproducción ausentes en los HMA, además del hecho de haberse esclarecido que las observaciones anatómicas por las cuales inicialmente se colocó dentro de *Endogone*, eran erróneas (Schüßler *et al*., 2001).

Paralelamente, el descubrimiento del origen polifilético de algunos grupos dentro de los HMA, particularmente de *Glomus*, impulsó el cuestionamiento de colocar a los HMA como zigomicetos. Es por esto que Schüßler *et al*. (2001) plantearon una revisión del orden Glomales, basada en las características de secuencias del gen de la subunidad pequeña del rADN de numerosas especies de HMA reportadas para ese entonces. Al comparar estas secuencias con las de otros grupos de hongos, se observó que los HMA forman un grupo monofilético a nivel de phylum y conforman un clado hermano con los phyla Ascomycota y Basidiomycota.

De tal manera que el nuevo phylum se denominó Glomeromycota, con cuatro órdenes subordinados. El orden Glomerales, para el cual se hace la corrección de la nomenclatura del anterior Glomales, de acuerdo con las reglas de Código Internacional de Botánica, incluía a la familia Glomeraceae la cual a su vez integraba a los grupos A y B de *Glomus*. El orden Diversisporales incluía a Acaulosporaceae y Gigasporaceae previamente reconocidas, además

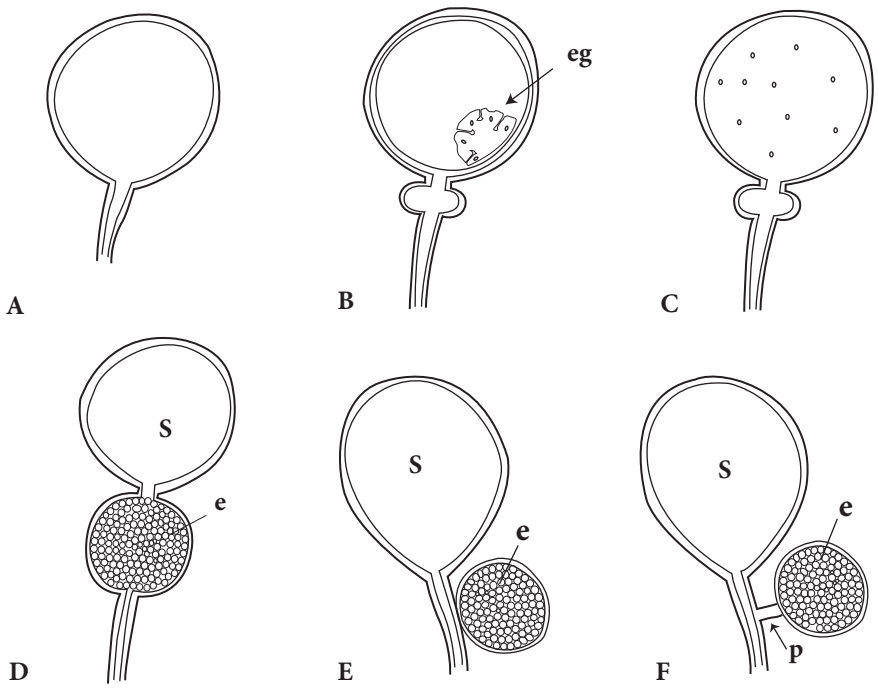


Figura 3. Morfología de las esporas de hongos micorrizógenos arbusculares. Esquema de las distintas estructuras reportadas para su descripción taxonómica: glomoide (A), gigasporoide con escudo de germinación o escutelosporoide (B), gigasporoide con estructuras papilares (C), entrofosporoide (D), acaulosporoide (E) y estructura dimórfica presente en géneros como *Ambispora* (F). Las letras en minúscula corresponden a: eg, escudo de germinación; s, sáculo; e, espora; p, pedicelo.

de la familia Diversisporaceae para la cual se indica que es necesaria una reexaminación de las especies tipo para establecerla formalmente. Finalmente, se incluyen los órdenes Archaeosporales y Paraglomerales con las familias Archaeosporaceae y Paraglomeraceae respectivamente, grupos definidos anteriormente por Morton y Redecker (2001) a nivel de familia (Figura 4).

Como se mencionó antes, *G. pyriformis* se había clasificado como un miembro ancestral de *Glomus*, pero con la transferencia de especies con morfología similar a otros taxa, se colocó dentro del orden Archaeosporales, uno de los grupos más basales de Glomeromycota y además separado en la familia Geosiphonaceae (Walker *et al*., 2007). Otra especie que se ubicó dentro de Archaesporales es *Ambispora*, que junto con *Archaeospora* son especies dimórficas porque presentan esporas con estructuras tanto glomoides como acaulosporoides (Figura 3F; Figura 4).

La validación del orden Diversisporales mediante el análisis de los genes ribosomales fue presentada por Walker y Schüßler (2004) quienes colocaron en este orden a Acaulosporaceae y Gigasporaceae previamente descritas, e incluyeron formalmente a Diversisporaceae la cual contenía a las especies del grupo C de *Glomus*, para las cuales se estableció *Diversispora* como nombre genérico. Además, la familia Pacisporaceaea con el género *Pacispora*, que había sido anteriormente descrito y colocado dentro de Glomeraceae por Oehl y Sieverding (2004), quienes observaron que individuos de Pacisporaceae mostraban similitudes en la ultraestructura y en el modo de germinación de sus esporas con *Acaulospora* o *Entrophospora*, fue transferida a Diversisporales. A nivel de familia, Pacisporaceae se establece como un clado hermano de Gigasporaceae (Krüger *et al*., 2012).

En 2006, Sieverding y Oehl revisan *Entrophospora* y determinan que éste debe ser separado en Entrophosporaceae, la cual surge por la separación de *Entrophospora* de Acaulosporaceae, y agregando a ésta última dos nuevos géneros, *Kuklospora* e *Intraspora*. En años posteriores, al no contar con evidencia molecular para establecer al género *Intraspora*, éste es sinomizado con *Archaespora*, por presentar similitudes morfológicas y de desarrollo con otras especies de Archaesporaceae (Walker *et al*., 2007; Schüßler y Walker, 2010). Redecker *et al.* (2007) transfieren especies de *Glomus* a un nuevo género denominado *Redeckera*, el cual contiene especies formadoras de esporocarpos y se muestra como un grupo hermano de *Diversispora* en Diversiporales.

Luego, al considerar un origen polifilético en las especies de *Scutellospora*, con base en caracteres morfológicos

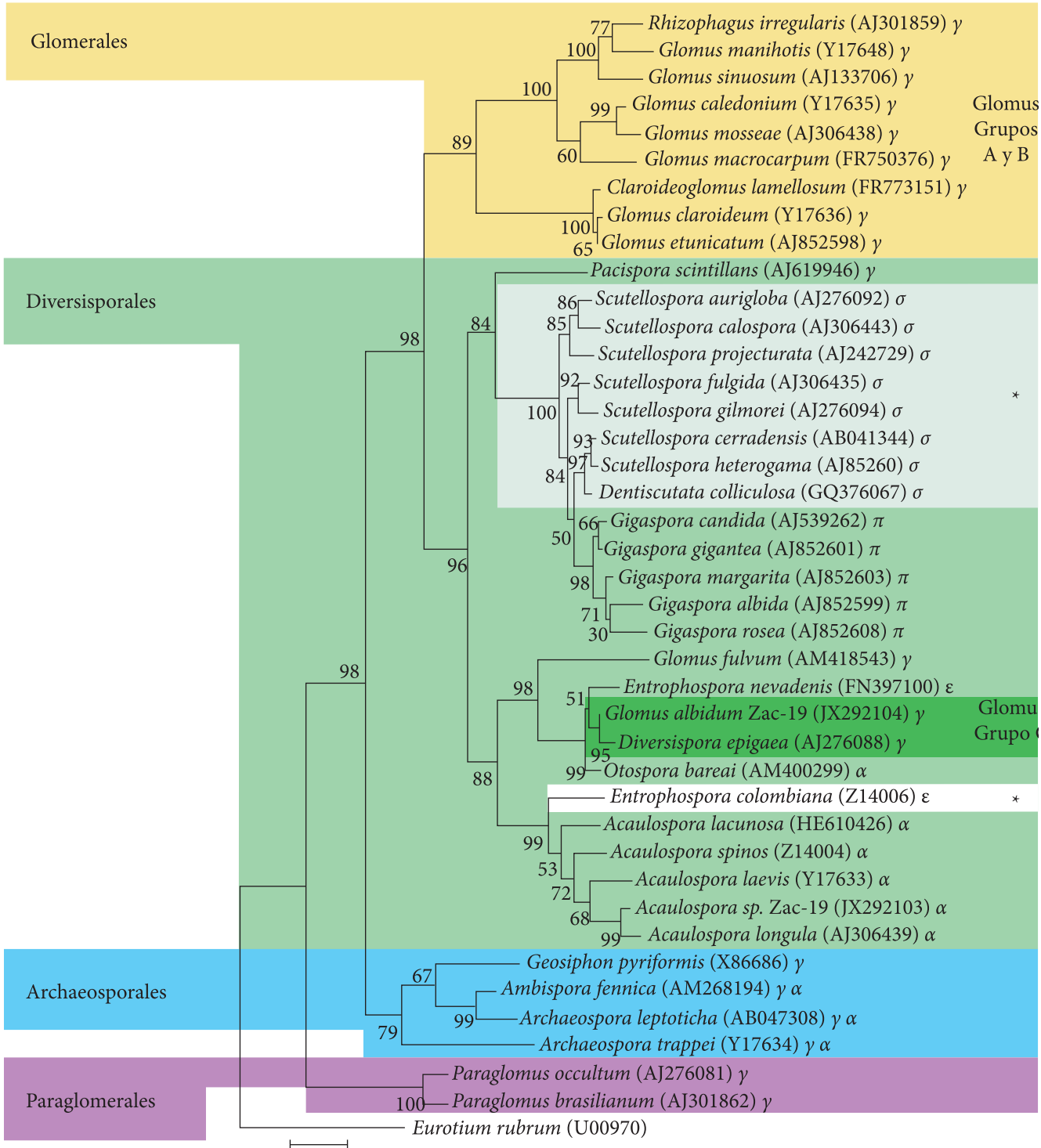


Figura 4. Árbol filogenético del Phylum Glomeromycota generado a partir de secuencias parciales de la subunidad pequeña de los genes ribosomales en donde se señalan grupos de hongos micorrizógenos arbusculares que han sido reasignados a distintos niveles taxonómicos (*), y el tipo de morfología de esporas que presentan las especies utilizadas en el análisis: glomoide (g), escutelosporoide (s), gigasporoide (p), entrofosporoide (e) acaulosporoide (a), así como especies dimórficas, que presentan ambas morfologías (g a). Se separan en color los grupos correspondientes a los cuatro órdenes: Glomerales, Diversisporales, Archaeosporales y Paraglomerales (de acuerdo con Schüßler *et al.*, 2001), y se indica la separación en grupos monofiléticos de especies anteriormente subordinadas al género *Glomus*, de acuerdo con Schwarzott *et al.* (2001). En todos los casos, al menos una especie de cada grupo ha sido incluida. La relación filogenética fue inferida con el método de Máxima Verosimilitud, calculando las distancias genéticas de acuerdo con el método de Jukes-Cantor. La topología del árbol fue determinada a partir de un "bootstrap" de 1000 repeticiones y se usó como grupo externo la secuencia parcial del gen *18S* del ascomiceto *Eurotium rubrum* (U00970).

y moleculares de las regiones del rADN de la subunidad pequeña y la subunidad grande, Oehl *et al*. (2008) plantearon la separación de estas especies en familias y géneros nuevos, y describen a las familias Scutellosporaceae, con *Scutellospora*; Racocetraceae, con *Racocetra* y *Cetrospora*; y Dentiscutataceae, con *Dentiscutata*, *Fuscutata* y *Quatunica*. Sin embargo, de acuerdo con Morton y Msiska (2010), esta última revisión a *Scutellospora* y la formación de nuevas familias a partir de especies de Gigasporaceae fue rechazada, ya que no reflejaba una jerarquización monofilética de las especies, y determinan que Gigasporaceae es la única familia que agrupa a todas las especies del clado en cuestión, y reconocen dentro de ella únicamente a *Gigaspora*, *Racocetra* y *Scutellospora*, con base en análisis morfológicos además de inferencias filogenéticas en las que se usaron secuencias de la subunidad grande del rADN y del gen de la β-tubulina.

Agrupar las especies del grupo C de *Glomus* en *Diversispora* aportó una conclusión importante. Sin embargo, los otros dos grupos (*Glomus* grupos A y B), con sus respectivos subgrupos (Aa y Ab) aún permanecían sin una clasificación clara. En 2010, Schüßler y Walker presentaron una compilación de evidencia tanto morfológica como molecular de los genes que codifican β-tubulina, además de distintas regiones de los genes ribosomales, y la descripción de géneros nuevos dentro de la familia Glomeraceae en el orden Glomerales que coinciden con las descripciones de cada uno de los grupos de *Glomus* anteriormente identificados. Para el grupo Aa de *Glomus* se restituyó el nombre genérico de *Rhizophagus*, cuya especie tipo es *R. populinus*, que además contiene a una de las especies más estudiadas entre los glomeromicetos, *R. intraradices* (antes *G. intraradices*).

El grupo Ab de *Glomus* se denomina ahora *Funneliformis* con la especie tipo *F. mosseae* (antes *G. mosseae*) y las especies del grupo B de *Glomus* se subordinan al género *Claroideoglomus*, con *C. claroideum* como especie tipo (antes *G. claroideum*). En esta clasificación se mantiene *Glomus* con *G. macrocarpum* como especie tipo, y restituye a *Sclerocystis*, anteriormente integrado a *Glomus*. De igual manera, Schüßler y Walker (2010) ubicaron a *Kuklospora* en *Acaulospora*, por la falta de evidencia para establecerlo como un grupo hermano de *Acaulospora*.

Kaonongbua *et al*. (2010) realizaron un estudio filogenético de las especies del clado de *Kuklospora*, en el cual concluyeron que debe transferirse a *Acaulospora*, ya que la distinción entre *Kuklospora* y *Acaulospora* se centra únicamente en la posición de la formación de la espora. En *Kuklospora*, la espora se forma de manera intermedia (entrofosporoide) y en *Acaulospora* es lateral (acaulosporoide) respecto a la localización del sáculo (Figura 3D y 3E), pero en ambos géneros el patrón de desarrollo de la espora es similar, por lo que rechazan la separación de este grupo en dos géneros. Además argumentan que la formación de esporas tipo entrofosporide es una característica convergente de poco valor filogenético.

Oehl *et al*. (2011b) realizaron modificaciones a la clasificación de los glomeromicetos a partir de análisis morfológicos de esporas y de estructuras intrarradicales, además de estudios moleculares de los genes ribosomales y de β-tubulina. Como resultado se separaron las especies de morfología gigasporoide y escutelosporoide (Figura 3B y 3C) del orden Diversisporales, y se incluyeron en el orden Gigasporales en donde se agrupan especies cuyas esporas son formadas a partir de una célula esporógena y presentan células auxiliares en el micelio extrarradicular. Gigasporales, junto con Glomerales y Diversisporales se ubicaron dentro de la clase Glomeromycetes, única clase reportada para el phylum Glomeromycota desde su instauración por Schüßler *et al*. (2001). Asimismo, se reconocen dos clases adicionales denominadas Archaeosporomycetes y Paraglomeromycetes, en las que se incluyen los órdenes Archaeosporales y Paraglomerales, respectivamente. Recientemente dichas clases han sido rechazadas debido a que algunas características utilizadas para su formación no son conservadas ni únicas dentro de los grupos, como el dimorfismo presente en la formación de esporas previamente usada para separar la clase Archaeosporomycetes (Redecker *et al*., 2013).

En un ajuste de la posición filogenética de distintos grupos de especies con esporas de morfología glomoide, Oehl *et al*. (2011c) descartaron la restitución de *Rhizophagus* y *Sclerocystis* porque no encuentran que tales grupos estén fuertemente soportados en sus análisis filogenéticos, y reconocen únicamente a *Funneliformis*, *Claroideoglomus*, *Diversispora* y *Redeckera* de clasificaciones anteriores (Redecker *et al*., 2007; Schüßler y Walker, 2010). Además, Oehl *et al*. (2011c) incluyeron géneros nuevos de especies con esporas de morfología glomoide como *Septoglomus*, *Simiglomus* y *Viscospora* en *Glomerales.*

Al respecto, Krüger *et al*. (2012) y Redecker *et al*. (2013) arguyen que dichos movimientos en la posición taxonómica son inconsistentes y no toman en cuenta una clasificación natural dado que se transfieren especies previamente acomodadas en taxa con características monofiléticas a *Glomus*, y las regresan al grupo a un estado *polifilético.* Es por ello que, de acuerdo con los análisis filogenéticos en los que se usan regiones hipervariables de los genes ribosomales así como secuencias conservadas, se determina que tanto *Rhizophagus* como *Sclerocystis* son grupos altamente soportados en las inferencias filogenéticas, y se mantiene la nomenclatura y posición filogenética de ambos grupos en

Glomeraceae (Redecker *et al*., 2013).

El género *Orbispora* se describió en 2011 y se colocó como grupo basal dentro de la familia Scutellosporaceae descrita por Oehl *et al*. en 2008 (Oehl *et al*., 2011a). Estos autores presentaron un compendio de los análisis realizados y publicaron una clasificación del phylum Glomeromycota dentro del cual se subordinan tres clases, cinco órdenes, 14 familias y 29 géneros (Oehl *et al*., 2011d). Recientemente se ha cuestionado esta clasificación, ya que implica la inclusión de nombres válidos en distintos niveles taxonómicos, los cuales son acompañados del erguimiento de grupos monoespecíficos o monogenéricos, que no reflejan un sistema monofilético de clasificación dentro de Glomeromycota (Redecker *et al*., 2013).

Por otra parte, de acuerdo con los estudios filogenéticos de Glomeromycota publicados por Krüger *et al*. (2012), *Entrophospora* aparece como un grupo indefinido dentro del phylum, ya que se acomoda en Diversisporales con alta afinidad con *Diversispora*. Numerosas especies inicialmente descritas como *Entrophospora* en la actualidad se han cambiado a *Acaulospora* o *Archaespora*. Para otras especies que no han sido reclasificadas y que tienen morfología entrofosporoide, no existe evidencia sustancial que permita separarlas en un grupo exclusivo (Schüßler y Walker, 2010) como lo propusieron Sieverding y Oehl (2006).

Las extensivas investigaciones para resolver los distintos grupos de Glomeromycota concluyeron que existe gran limitación al momento de resolver los grupos, al utilizar un determinado marcador molecular. Para este entonces se consideraba que la variabilidad presente en la subunidad pequeña de rADN era suficiente para alcanzar niveles de resolución mayores a subgénero, pero ello presenta problemas en la identificación de especies cercanamente emparentadas (Schüßler y Walker, 2010). Por otro lado, se sabía que las regiones de los ITS, que han sido extensivamente utilizadas para la identificación de otros grupos de hongos, tienen la característica de ser altamente variables incluso entre individuos de la misma especie.

Recientemente se han descrito secuencias de genes que codifican un transportador de fosfatos y de la H^+ATPasa (Sokolski *et al*., 2011; Rodríguez *et al*., 2012), que se han utilizado para establecer relaciones filogenéticas entre glomeromicetos, pero solo han sido probados para la resolución de algunas especies de *Glomus*, por lo que existe incertidumbre de los resultados que podrían arrojar al realizar filogenias de otros grupos del phylum.

Por otra parte, se propone el uso de una secuencia larga que comprende una porción de la región 3' de la subunidad pequeña, la región de los ITS, el gen *5.8S* y una porción de la zona 5' de la subunidad grande de los genes ribosomales (Figura 2), con la finalidad de incluir regiones variables y conservadas de estos genes que permiten la identificación a nivel de especies estrechamente relacionadas (Krüger *et al*., 2009, 2012). Más aún, en la región del gen *18S* se pueden amplificar secuencias que permiten la resolución a nivel de subgénero (Schüßler y Walker, 2010), con lo cual se ha optimizado el diseño de oligonucleótidos para PCR anidado con especificidad para la identificación de Glomeromycota (Lee *et al*., 2008).

Corradi *et al*. (2004) presentaron análisis filogenéticos basados en secuencias nucleotídicas y de aminoácidos de α- y β-tubulina, en donde a pesar de que se mantenía un agrupamiento congruente con los análisis filogenéticos realizados a partir de secuencias de otros genes de glomeromicetos, a nivel de phylum, Glomeromycota se colocó en una posición basal con Chytridiomycota como grupo hermano, lo cual contrasta con los agrupamientos generados con otros genes que lo colocan como un grupo hermano de Basidiomycota y Ascomycota.

El avance en las técnicas de análisis de marcadores moleculares también ha permitido la reevaluación de la posición taxonómica de especies de HMA muy usadas en prácticas agrícolas. Por ejemplo, inicialmente se pensaba que el aislado DAOM197198 pertenecía a la especie *G. intraradices*, aislado seleccionado para el desciframiento de su genoma, pero después se demostró que en realidad pertenece a una especie afín conocida como *G. irregulare* (Stockinger *et al*., 2009); ambas especies fueron agrupadas posteriormente en el género *Rhizophagus*. De manera similar se revaloró la posición taxonómica del aislado BEG47, el cual es uno de los HMA más utilizado en la ciencia básica, y de manera convencional era referido como *G. versiforme*; sin embargo, se demostró que en realidad pertenece a *Diversispora* (Schüßler *et al*., 2011).

El conocimiento taxonómico actual de las especies de HMA puede ayudar a seleccionar individuos con base en su diversidad funcional, ya que se reconoce que el efecto de los HMA sobre el metabolismo, bioquímica y fisiología observado en plantas, depende en gran medida de la especie fúngica que se encuentre estableciendo la asociación micorrícica. La identificación de las especies presentes en un agrosistema ayuda a conocer el impacto que tienen las distintas prácticas de producción agrícola sobre la diversidad de HMA, con lo cual se puede proponer técnicas agrobiotecnológicas encaminadas a la reducción del impacto sobre la flora microbiana (Oehl *et al*., 2003).

Actualmente el phylum Glomeromycota engloba poco más de 200 especies, las cuales se han agrupado de acuerdo con la conjunción de la observación de características morfológicas

y genéticas de cada uno de los individuos hasta ahora descritos. En este grupo de microorganismos aún existen especies de las cuales no se ha podido establecer su relación filogenética clara con otros glomeromicetos. En la actualidad existen grupos internacionales que se dedican al estudio de la clasificación y taxonomía de estos microorganismos. Sin embargo, las continuas reevaluaciones de la clasificación de Glomeromycota, el erguimiento de nuevos taxa que en muchos casos son posteriormente rechazados y luego restituidos, indica que existe aún controversia al momento de interpretar los caracteres morfológicos y genéticos, en gran medida por la dificultad que precisa la determinación de marcadores relevantes que permitan diferenciar un grupo de otro. Es por ello que la conjunción de distintas disciplinas, que en el caso del análisis filogenético de los HMA ha involucrado principalmente el estudio de características morfológicas y moleculares, han aportado elementos importantes encaminados a la generación de una clasificación natural de estos microorganismos.

CONCLUSIONES

Durante las últimas décadas, el estudio de los hongos micorrizógenos arbusculares ha aumentado debido a la importancia ecológica y el potencial de ser integrados en prácticas de agricultura sostenible. El reconocimiento en la variabilidad morfológica hizo necesaria la reevaluación de su posición taxonómica. Esto se logró en gran medida con la descripción de la ultraestructura de las paredes de sus esporas, combinada con el análisis de marcadores moleculares.

Se estableció un origen evolutivo común con características monofiléticas que agrupan a los HMA en el phylum Glomeromycota, el cual contiene poco más de 200 especies. A pesar de esto, numerosas especies aún se encuentran sin relación filogenética clara dentro de Glomeromycota, y existe debate entre grupos de investigación sobre la interpretación de caracteres morfológicos y moleculares para establecerlas en grupos monofiléticos.

Herramientas como la metagenómica, la transcriptómica y la metabolómica pueden aportar evidencias para esclarecer problemas filogenéticos de los HMA, ya que debido a su forma de reproducción, intercambio de información genética y modo de vida, representan un reto para el estudio de su origen evolutivo e interacción con las plantas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la revisión crítica de manuscrito por parte de las Dras. Lucía Varela Fregoso y Ana Elizabeth Bárcenas Ortega. Asimismo desean indicar que el autor Isaac Salmerón Santiago es estudiante de posgrado becado por CONACyT (286256).

BIBLIOGRAFÍA

Almeida R. T. and N. C. Schenck (1990) A revision of the genus *Sclerocystis* (Glomaceae, Glomales). *Mycologia* 82:703-714.

Ames R. N. and R. W. Schneider (1979) *Entrophospora*, a new genus in the Endogonaceae. *Mycotaxon* 8:347-352.

Corradi N., G. Kuhn and I. R. Sanders (2004) Monophyly of *β-tubulin* and H^+*-ATPase* gene variants in *Glomus intraradices*: consecuences for molecular evolutionary studies of AM fungal genes. *Fungal Genetics and Biology* 41:262-273.

Dotzler N., M. Krings, T. N. Taylor and R. Agerer (2006) Germination shields in *Scutellospora* (Glomeromycota: Diversisporales, Gigasporaceae) from the 400 million-year-old Rhynie Chert. *Mycological Progress* 5:178-184.

Dotzler N., C. Walker, M. Krings, H. Hass, H. Kerp, T. N. Taylor and R. Agerer (2009) Acaulosporoid glomeromycotan spores with a germination shield form the 400-million-year-old Rhyne chert. *Mycological Progress* 8:9-18.

Franken P. and V. Gianinazzi-Pearson (1996) Construction of genomic phage libraries of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus mosseae* and *Scutellospora castanea* and isolation of ribosomal RNA genes. Mycorrhiza 6:167-173.

Gehrig H., A. Schüssler and M. Kluge (1996) *Geosiphon pyriforme*, a fungus forming endocytobiosis with *Nostoc* (cyanobacteria), is an ancestral member of the Glomales: evidence by SSU rRNA analysis. *Journal of Molecular Evolution* 43:71-81.

Gerdemann J. W. (1969) Fungi that form the vesicular-arbuscular type of endomycorrhiza. *In*: Mycorrhizae: Proceedings of the First North American Conference on Mycorrhizae. E Hacskaylo (ed). Misc. Publication 1189, USDA Forest Sciencia, Washington, D.C. pp:9-18.

Gerdemann J. W. and J. M. Trappe (1974) The Endogonaceae in the Pacific Northwest. *Mycologia Memoirs* 5:1-76.

Gerdemann J. W. and T. H. Nicolson (1963) Spore of arbuscular mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society* 46:235-244.

Hart M. M. and J. Forsythe (2012) Using arbuscular mycorrhizal fungi to improve the nutrient quality of crops; nutritional benefits in addition to phosphorus. *Scientia Horticulturae* 148:206-214.

Kaonongbua W., J. B. Morton and J. D. Bever (2010) Taxonomic revision transferring species in *Kuklospora* to *Acaulospora* (Glomeromycota) and a description of *Acaulospora colliculosa* sp. nov. from field collected spores. *Mycologia* 102:1497-1509.

Koide R. T. and B. Mosse (2004) A history of research on arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza* 14:145-163.

Krüger M., C. Krüger, C. Walker, H. Stockinger and A. Schüssler (2012) Phylogenetic reference data for systematics and phylotaxonomy of arbuscular mycorrhizal fungi from Phylum to species level. *New Phytologist* 193:970-984.

Krüger M., H. Stockinger, C. Krüger and A. Schüßler (2009) DNA-based species level detection of Glomeromycota: one PCR primer set for all arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 183:212-223.

Lanfranco L., M. Delpero and P. Bonfante (1999) Intrasporal variability of ribosomal sequences in the endomycorrhizal fungus *Gigaspora margarita*. *Molecular Ecology* 8:37-45.

Lee J., S. Lee and J. P. W. Young (2008) Improved PCR primers for the detection and identification of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiolology Ecology* 65:339-349.

Morton J. B. and G. L. Beny (1990) Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes). A new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* 37:471-491.

Morton, J. B. and Z. Msiska (2010) Phylogenies from genetic and morphological characters do not support a revision of Gigasporaceae (Glomeromycota) into four families and five genera.

Mycorrhiza 20:483-496.

Morton J. and D. Redecker (2001) Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia* 93:181-195.

Mosse, B. (1953) Fructifications associated with mycorrhizal strawberry roots. *Nature* 171:974.

Mosse B. and G. Bowen (1968) A key to the recognition of some *Endogone* spore types. *Transactions of the British Mycological Society* 51:469-483.

Nicolson T. and J. Gerdemann (1968) Mycorrhizal *Endogone* species. *Mycologia* 60:313-325.

Oehl F., F. Adriano De Souza and E. Sieverding (2008) Revision of *Scutellospora* and description of five new genera and three new families in the arbuscular mycorrhiza-forming Glomeromycetes. *Mycotaxon* 106:311-360.

Oehl F., D. K. Alves Da Silva, L. Costa-Maia, N. M. Ferreira De Sousa, H. E. Evangelista-Viera and G. Alves Da Silva (2011a) *Orbispora* gen. nov., ancestral in the Scutellosporaceae (Glomeromycetes). *Mycotaxon* 116:161-169.

Oehl F., G. Alves Da Silva, B. T. Goto, L. Costa-Maia, and E. Sieverding (2011b) Glomeromycota: two new classes and a new order. *Mycotaxon* 116:365-379.

Oehl F., G. Alves Da Silva, B. Tomio-Goto and E. Sieverding (2011c) Glomeromycota, three new genera and glomoid species reorganized. *Mycotaxon* 116:75-120.

Oehl F. and E. Sieverding (2004) *Pacispora*, a new vesicular arbuscular mycorrhizal fungal genus in the Glomeromyetes. *Journal of Applied Botany* 78:72-82.

Oehl F., E. Sieverding, K. Ineichen, P. Mäder, T. Boller and A. Wiemken (2003) Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Applied and Enviromental Microbiology* 69:2816-2814.

Oehl F., E. Sieverding, J. Palenzuela, K. Ineichen and G. Alves Da Silva (2011d) Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. *International Mycological Association Fungus* 2:191-199.

Phillips J. M. and D. E. Hayman (1970) Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arsbucular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55:158-161.

Redecker D. (2000) Specific PCR primers to identify arbuscular mycorrhizal fungi within colonized roots. *Mycorrhiza* 10:73-80.

Redecker D., R. Kodner and L. E. Graham (2000a) Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289:1920-1921.

Redecker D., J. B. Morton and T. D. Bruns (2000b) Molecular phylogeny of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus sinuosum* and *Sclerocystis coremoides*. *Mycologia* 92:282-285.

Redecker D., P. Raab, F. Oehl, F. J. Camacho and R. Courtecuisse (2007) A novel clade of sporocarp-forming species of glomeromycotan fungi in the Diversisporales lineage. *Mycological Progress* 6:35-44.

Redecker D., A. Schüßler, H. Stockinger, S. L. Stürmer, J. B. Morton and C. Walker (2013) An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza* 23:515-531.

Remy W., T. N. Taylor, H. Hass and H. Kerp (1994) Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 91:11841-11843.

Rodríguez Y., Y. Dalpé, S. Seguin, K. Fernández, F. Fernández and R. A. Rivera (2012) *Glomus cubense* sp. nov., an arbuscular mycorrhizal fungus from Cuba. *Mycotaxon* 118:337-347.

Schüßler A., M. Krüger and C. Walker (2011) Revealing natural relationships among arbuscular mycorrhizal fungi: Culture line BEG47 represents *Diversispora epigaea*, not *Glomus versiforme*. *PLoS ONE* 6:e23333.

Schüßler A., H. Martin, D. Cohen, M. Fitz and D. Wipf (2006) Characterization of a carbohydrate transportes form symbiotic glomeromycotan fungi. *Nature* 444:933-936.

Schüßler A., D. Schwarzott and C. Walker (2001) A new fungal Phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105:1413-1421.

Schüßler A. and C. Walker (2010) The Glomeromycota. A species list with new families and new genera. http://www.amf-phylogeny.com. (Febrero de 2014).

Schwarzott D., C. Walker and A. Schüßler (2001) *Glomus*, the largest genus of the arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales), is nonmonophyletic. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21:190-197.

Sieverding E. and F. Oehl (2006) Revision of *Entrophospora* and description of *Kuklospora* and *Intraspora*, two new genera in the arbuscular mycorrhizal Glomeromycetes. *Journal of Applied Botany and Food Quality* 80:69-81.

Simon L., M. Lalonde and T. D. Bruns (1992) Specific amplification of 18S fungal ribosomal genes from vesicular-arbuscular endomycorrhizal fungi colonizing roots. *Applied and Environmental Microbiology* 58:291-295.

Smith S. E. and D. J. Read (2008) Mycorrhizal Symbiosis. Elsevier. Nueva York, USA. 28 p.

Sokolski S., Y. Dalpé and Y. Piché (2011) Phosphate transporter genes as reliable gene markers for the identification and discrimination of arbuscular mycorrhizal fungi in the genus *Glomus*. *Applied and Environmental Microbiology* 77:1888-1891.

Stockinger H., C. Walker and A. Schüßler (2009) '*Glomus intraradices* DAOM197198' a model fungus in arbuscular mycorrhiza research, is not *Glomus intraradices*. *New Phytologist* 183: 1176-1187.

Stürmer S. L. (2012) A history of the taxonomy and systematics of arbuscular mycorrhizal fungi belonging to the Phylum Glomeromycota. *Mycorrhiza* 22:247-258.

Thaxter R. (1922) Revision of the Endogoneae. *Proceedings of the National American Academy of Arts and Sciences* 57:291-338.

Tulasne L. R. and C. Tulasne (1845) Fungi nonnulli hypogaei, nov v. minus cogniti auct. Giornale *Botanico Italiano* 2:55-63.

Walker C. and F. E. Sanders (1986) Taxonomic concepts in the Endogonace: III. The separation of *Scutellospora* gen. nov. from *Gigaspora* Gerd. & Trappe. *Mycotaxon* 27:169-182.

Walker C. and A. Schüßler (2004) Nomenclatural clarifications and new taxa in the Glomeromycota *Pacispora*. *Mycological Research* 108:981-982.

Walker C., M. Vestberg, F. Demircik, H. Stockinger, M. Saito, H. Sawaki, I. Nishmura and A. Schüßler (2007) Molecular phylogeny and new taxa in the Archaeosporales (Glomeromycota): *Ambispora* fennica gen. sp. nov., Ambisporaceae fam. nov., and emendation of Archaeospora and Archaeosporaceae. *Mycological Research* 111:137-153.