

EWOLUCJA UKŁADÓW SYMBIOTYCZNYCH

EVOLUTION OF SYMBIOTIC SYSTEMS

Andrzej B. LEGOCKI

Instytut Chemii Bioorganicznej Polskiej Akademii Nauk, Poznań

Streszczenie: Oddziaływania pomiędzy roślinami wyższymi i mikroorganizmami w naturalnych ekosystemach należą do najbardziej rozpowszechnionych i pożytecznych typów interakcji pomiędzy genetycznie odległymi organizmami. Przykładami są asocjacje roślin kwiatowych z grzybami *Glomeromycota* tworzącymi arbuskularną mikoryzę, a także bardziej wyspecjalizowana endosymbioza roślin motylkowatych z bakteriami glebowymi należącymi do gatunków *Rhizobium*. Badania skamieniałości paleontologicznych oraz szacunki filogenetyczne wskazują, że mikoryza mogła pojawić się w tym samym czasie, co rośliny lądowe. Na tej podstawie niektórzy badacze sugerują, że kolonizacja lądów była w ogóle możliwa dzięki symbiozie roślin z grzybami. Kluczową rolę w ustanowieniu dialogu molekularnego pomiędzy partnerami symbiozy odgrywa wymiana niskocząsteczkowych związków sygnalnych. Indukują one wieloetapowy i złożony proces ustanowienia symbiozy, w którym uczestniczy znaczna liczba czynników białkowych. Badania ostatnich lat ukazały, że w zawiązaniu symbiozy roślin motylkowatych oraz w morfogenezie brodawek korzeniowych ważną rolę odgrywają hormony roślinne cytokiny.

Słowa kluczowe: *Fabaceae*, *Glomeromycota*, *Rhizobium*, arbuskularna mikoryza, symbioza, sygnalizacja.

Summary: The most successful beneficial interaction between genetically distant organisms in natural ecosystems are associations of higher plants with microorganisms. The best examples of such associations are ubiquitous symbiosis of flowering plants with *Glomeromycota* fungi forming arbuscular mycorrhiza and more specialized endosymbiosis of legumes with *Rhizobium* species. Fossil records and phylogenetic estimations suggest that mycorrhiza might be as old as the earliest land plants. It was therefore postulated that plant colonization of the lands was dependent on fungal symbiosis. A crucial role in the molecular dialogue between higher plants and microorganisms play chemical signals which induce recognition mechanism with participation of a large number of regulatory proteins. It has recently been documented that plant hormones cytokinins are actively involved in development of symbiotic associations as well as in the morphogenesis of plant symbiotic organ root nodule.

Key words: *Fabaceae*, *Glomeromycota*, *Rhizobium*, arbuscular mycorrhiza, symbiosis, signaling.

Większość żyjących na Ziemi organizmów żywych uczestniczy w przeróżnych oddziaływaniach z różnymi, często genetycznie odległymi gatunkami. Najbardziej rozpowszechnione są interakcje pomiędzy roślinami wyższymi i różnego typu mikroorganizmami, głównie Gram-ujemnymi α -protobakteriami. Bakterie te charakteryzują się ogromnym zróżnicowaniem pod względem budowy i zdolności przystoso-

wawczej do życia w krańcowo odmiennych i często nieprzyjaznych warunkach środowiska. Należą one do najpowszechniej występujących organizmów w przyrodzie. Wskazały na to choćby analizy sekwencyjne typu *shotgun* mikroorganizmów wyłowionych z Morza Sargassowego, w których stanowiły one znaczącą większość wśród zidentyfikowanych gatunków [18].

Ustanowienie międzygatunkowych oddziaływań, które z czasem mogły przerodzić się w trwałe asocjacje symbiotyczne ukazuje, że zmienność w przyrodzie oparta jest o nieustanne doskonalenie funkcjonalnych dopasowań pomiędzy organizmami. α -Protobakterie tworzą zróżnicowane wewnątrz-, a także zewnątrzkomórkowe symbiozy z jednokomórkowymi eukariotami, nicieniami, stawonogami, ssakami i roślinami wyższymi.

Każdy typ oddziaływań symbiotycznych charakteryzuje się własną specyfiką zależną od budowy współdziałających partnerów. Mimo to zawiązanie symbiozy i jej przebieg następowały zapewne według uniwersalnego scenariusza. Pierwszą fazę interakcji pomiędzy bakterią i komórką eukariotyczną można z pewnym uproszczeniem rozważać jako „infekcję gospodarza” przez mikroorganizm. Zjawisko takie poprzez stadium „infekcji chronicznej”, jeśli tylko nie okazało się letalne, dla Eukaryota, mogło po upływie odpowiednio długiego okresu ewolucji i adaptacji środowiskowych przejść w stan symbiozy korzystny dla każdego z partnerów [1].

α -Protobakterie oddziałujące z komórkami eukariotów obejmują tak różnorodne organizmy jak pasożyty roślin dwuliściennych – *Agrobacterium* szeroko wykorzystywane w biotechnologii molekularnej roślin, fakultatywne pasożyty ssaków – *Brucella* i *Bartonella*, endosymbionty roślin motylkowatych – *Rhizobium*¹, a także obligatoryjne patogeny ssaków i stawonogów – *Rickettsia* i *Wolbachia*. Porównawcze analizy genetyczne ukazały, że wspólny przodek α -protobakterii mógł mieć genom obejmujący nie więcej niż 3–5 tys. genów [4]. Ewolucyjne modyfikacje takiego pradawnego genomu, które doprowadziły do pojawienia się współczesnych mikroorganizmów symbiotycznych, mogły iść dwoma różnymi torami. Pierwszy polegał na eliminowaniu genów pojedynczych, zwłaszcza tych, których funkcjonalne analogi kodował genom gospodarza. Strategia ta prowadziła do znaczących redukcji niektórych genomów (mikrosymbionty bezkręgowców, np. *Wolbachia pipientis* – 1,3 Mbp, zwierząt i człowieka, np. *Bartonella quintana* – 1,6 Mbp). Drugi tor przemian prowadził do znaczących ekspansji genomów (mikrosymbionty roślin motylkowatych, np. *Mesorhizobium loti* – 7,6 Mbp), dzięki czemu mające je bakterie zachowały zdolność do egzystowania zarówno w stanie wolnożyjącym, jak i symbiotycznym.

Spośród mechanizmów, które odegrały w ewolucji kluczową rolę w formowaniu gatunków i są odpowiedzialne za przenoszenie jednostek dziedziczenia pomiędzy organizmami, na szczególną uwagę zasługuje horyzontalny przepływ genów – HGT (ang. *Horizontal Gene Transfer*) [6]. Miał on szczególne znaczenie dla ewolucji genomów bakteryjnych. Dziś wiemy także, że miał on znaczący wpływ na wczesne fazy ewolucji eukariotów i pojawienie się komórki eukariotycznej. Chodzi zwłaszcza

¹W obrębie rizobiów na podstawie analiz genetycznych wyróżnia się kilka gatunków bakterii symbiotycznych: *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium* i *Sinorhizobium*.

o genetyczny rodowód organelli – plastydów i mitochondriów z endosymbiontów bakteryjnych [12]. Można przyjąć, że wymiana genów pomiędzy przedstawicielami trzech głównych podkrólestw: archebakterii, eubakterii oraz eukariotów legła u podstaw wykształcenia się w przyrodzie form życia komórkowego.

Scenariusze możliwych oddziaływań endosymbiotycznych w obrębie komórki eukariotycznej przedstawiono schematycznie na rycinie 1. Pokazane są różne kierunki przepływu genów ortologicznych występujących zarówno w genomie proto-symbionta (bakterii), jak i w genomie proto-eukariota. Najmniej prawdopodobnym scenariuszem byłoby zatrzymanie takiego genu zarówno w organelli (endosymbioncie), jak i w genomie gospodarza (a). W przypadku mitochondriów, główny kierunek ewolucyjnych zmian polegał na redukcji genomu, a więc na eliminacji genów z pierwotnego zestawu (b). W przypadku utraty rozważanego genu, jego produkt mógłby funkcjonować w dwu kompartmentach komórkowych: cytozolu i organelli (c). Gen organellowy przeniesiony do genomu gospodarza może zastąpić funkcjonujący tam inny gen ortologiczny (d). Możliwe jest wreszcie w tych scenariuszach pozyskanie przez genom organellowy genu obcego pochodzenia (e). Według niektórych doniesień ponad połowa proteomu mitochondriów może wywodzić się z innych źródeł niż genomu endosymbiontów [10].

Wyróżniającymi się w przyrodzie i zarazem jednymi z najlepiej zbadanych układów symbiotycznych są związki pomiędzy roślinami motylkowatymi (*Fabaceae*) i bakteriami glebowymi rodzaju *Rhizobium* (określanymi w literaturze przyrodniczej mianem rizobiów) [19]. Układy te, które są przykładami funkcjonalnego dopasowania gatunków należących do różnych królestw od lat budziły szczególne zainteresowanie biologów. Ich niezwykle znaczenie dla środowiska przyrodniczego i dla rolnictwa wynika z zachodzącego tam przyswajania azotu atmosferycznego przez rośliny.

Rośliny motylkowate, które pojawiły się na Ziemi przypuszczalnie ok. 50 milionów lat temu, są trzecią największą rodziną roślin kwiatowych obejmującą ponad 18 tysięcy gatunków. Cechą wyróżniającą tę rodzinę jest niespotykana nigdzie indziej różnorodność morfologiczna. Motylkowate występują we wszystkich środowiskach przyrodniczych, od tropikalnych lasów deszczowych po obszary pustynne i siedliska alpejskie. Są wśród nich gatunki samopylne, zapylane przez pszczoły, ćmy, motyle, ptaki wróblowate, kolibry i nietoperze. Ogromnym bogactwem charakteryzują się wytwarzane przez gatunki motylkowate spektra metabolitów wtórnych, głównie alkaloidów.

„Znakiem firmowym” większości roślin motylkowatych jest zdolność do tworzenia brodawek korzeniowych, w których następuje wiązanie, redukcja i przyswajanie azotu atmosferycznego. Tworzenie brodawek nie jest wszakże wyłączną właściwością roślin motylkowatych. Występuje ono także u niektórych gatunków niemotylkowatych, choć wówczas brodawki przypominają struktury zmodyfikowanych korzeni bocznych. Endosymbiontami takich symbioz są Gram-dodatnie promieniowce *Frankia*, a gospodarzami gatunki *Alnus*, *Caeanothus* i *Casuarina*. W ewolucji zdolność do tworzenia brodawek korzeniowych mogła pojawić się kilkakrotnie po rozejściu się wczesnych linii roślin kwiatowych. Natomiast predyspozycja do nawiązywania symbiozy pojawiła się przypuszczalnie u przodków roślin

motylikowatych tylko raz i polegała na „rekrutacji” różnych genów komórkowych do sprostania nowym, symbiotycznym funkcjom w odpowiednich kompartmentach komórkowych. W obrębie roślin motylikowatych brodawki pojawiają się u ponad 90% gatunków strączkowatych (*Papilionidae*), podobnie jak u przedstawicieli tropikalnych mimoizowatych (*Mimosidae*). Występują natomiast znacznie rzadziej u gatunków trzeciej podrodziny motylikowatych – *Caesalpinoideae* [5].

Nie znamy przekonującego rozstrzygnięcia kwestii, czy pozyskana zdolność do tworzenia brodawek stała się przyczyną ewolucyjnego sukcesu roślin motylikowatych. Gdyby wszystkie taksony obdarzone tą zdolnością wyłączyć z rodziny motylikowatych, pozostałe gatunki utworzyłyby średniej wielkości rodzinę roślin tropikalnych, które nadal wyróżniałyby się prowadzeniem wyrafinowanych przemian azotowych. Składa się na to przede wszystkim wydajna fotosynteza prowadzona w krótko żyjących liściach wypełnionych azotowymi metabolitami obronnymi. Być może właśnie wykształcenie zaawansowanego metabolizmu azotowego sprawiło, że cała rodzina roślin motylikowatych odniosła tak znaczny sukces ewolucyjny.

Popularne są dwie hipotezy biogeograficznego rozprzestrzenienia się roślin motylikowatych. Hipoteza Gondwany wywodzi ich szlaki filogenetyczne z kontynentów zasiedlonych przez te rośliny przed 80 milionami lat, w okresie górnej kredy². Według tej hipotezy najwcześniejsze rozejścia się linii motylikowatych miały miejsce w Afryce i Ameryce Południowej dając początek późniejszym taksonom północno-amerykańskim. Druga hipoteza – teoria boreotropowa zakłada pojawienie się pierwszych motylikowatych na kontynentach, które istniały 50 milionów lat temu w Eocenie. Według tej hipotezy najwcześniejsze rozejścia się motylikowatych miały miejsce w hemisferze północnej [9].

Każda roślina rozwija się w określonej niszy ekologicznej, co w przypadku motylikowatych odnosi się także do zasocjowanych z nimi symbiotycznych rizobów. Czy w związku z tym daje się prześledzić skoordynowaną zmienność (koewolucję) zachodzącą w tych samych przedziałach czasu w genomach obydwu partnerów symbiozy? Otóż okazuje się, że udokumentowanie takiego zjawiska jest bardzo trudne z uwagi na różnice w podatności każdego z partnerów na wystąpienie mutacji pod wpływem czynników środowiska. U rizobów występuje znacznie intensywniejszy horizontalny przepływ genów niż u roślin. Niekiedy jednak, tak jak u gatunków *Medicago* i ich bakteryjnych symbiontów *Sinorhizobium* taką współbieżną zmienność genetyczną udaje się wykazać empirycznie [2].

Asocjacje mutualistyczne pomiędzy odległymi genetycznie gatunkami zdają się być uniwersalną cechą przyrody. Można nawet sądzić, że wszystkie gatunki, żyjące na Ziemi i należące do różnych królestw, żyją w bliższej albo luźniejszej asocjacji z przedstawicielami innych gatunków. Najstarszym i najszerzej rozpowszechnionym w przyrodzie typem asocjacji jest współżycie roślin z grzybami. Ponad 85% roślin okrytozalążkowych żyje w mikoryzie z grzybami należącymi do monofiletycznej rodziny *Glomeromycota* [15]. Historia tych asocjacji może sięgać początków kolonizacji lądów przez rośliny, co nastąpiło 400–450 milionów lat temu. W

²Według teorii dryfu kontynentalnego Wegnera z roku 1912 Gondwana jest obok Laurazji jednym z dwu pra-kontynentów, na który podzieliła się Pangea. Gondwana była kontynentem południowym.

ewolucyjnej skali życia zapoczątkowanej powstaniem pierwszych form jednokomórkowych organizmów ok. 3,5–3,7 miliardów lat temu, pojawienie się roślin lądowych nastąpiło stosunkowo późno. Jak wykazały analizy najstarszych reliktyw żywych organizmów – skamieniałości stromatolidowych – z uwagi na zabójcze promieniowanie ultrafioletowe, przez pierwsze miliardy lat życie na Ziemi mogło rozwijać się jedynie głęboko pod powierzchnią oceanów. Dopiero zakumulowanie w atmosferze dostatecznej ilości tlenu powstałego w wyniku fotosyntezy prowadzonej przez sinice mogło doprowadzić do wytworzenia ochronnej warstwy ozonowej, co w zasadniczy sposób zmieniło obraz życia na Ziemi.

W skali globalnej mikoryza odgrywa kluczową rolę w życiu świata roślin kontrolując gospodarkę wodną oraz obieg węgla i fosforu. O znaczeniu grzybów arbuskularnych dla równowagi ekosystemów mogą świadczyć obrazowe szacunki, że konsumują one ok. 20% produktów fotosyntezy wytwarzanych przez wszystkie drzewa rosnące na Ziemi (ok. 5 miliardów ton rocznie). Tak więc ten typ symbiozy ma ogromny wpływ na globalną produktywność ekosystemów i obieg węgla w przyrodzie. Dzięki niej wiele gatunków roślin potrafiło zaadaptować się do życia w ekosystemach niezwykle ubogich w zasoby żywieniowe. Niektórzy biologowie wyrażają pogląd, że kolonizacja lądów przez rośliny bez mikoryzy nie byłaby w ogóle możliwa [16].

Asocjacje roślin z gatunkami odległych mikroorganizmów wykształciły nie jedyne wprawdzie, ale fizjologicznie bardzo ważne mechanizmy pozyskiwania fosforu i azotu, dwu pierwiastków o fundamentalnym znaczeniu dla rozwoju wszystkich form życia. Przystawanie wolnego azotu zachodzi w układach symbiotycznych pomiędzy roślinami motylkowatymi i bakteriami rodzaju *Rhizobium*. Ten typ symbiozy wykształcił się znacznie później niż mikoryza, przypuszczalnie ok. 50 milionów lat temu.

Obydwa typy oddziaływań roślin z mikroorganizmami rozwijały się według podobnych mechanizmów rozpoznawania i przetwarzania sygnałów molekularnych. Geny uczestniczące w oddziaływaniach symbiotycznych wywodzą się z genów ortologicznych występujących zarówno w roślinach motylkowatych, jak i niemotylkowatych. Oprócz genów ortologicznych w symbiozie uczestniczy pewna liczba unikalnych genów gatunkowo-specyficznych. Przykładami takich genów mogą być specyficzne dla symbiozy roślinne formy leghemoglobiny czy syntetazy glutaminowej [3, 11].

Główne stadia rozwoju mikoryzy arbuskularnej przedstawiono schematycznie na rycinie 2. Zaznaczono na nim powstające we wczesnych fazach infekcji struktury pre-penetracyjne – PPA (ang. *PrePenetration Apparatus*), stanowiące wewnątrzkomórkowe środowisko dla penetracji strzępeków i rozwoju grzybni. Częsteczkami sygnałnymi, które ze strony rośliny uczestniczą w zawiązaniu mikoryzy, są strigolaktony wydalone do eksudatów korzeniowych [14]. Związki te, które, jak się uważa, stanowią nową klasę hormonów roślinnych, czynnie uczestniczą w rozwoju asocjacji roślin kwiatowych z grzybami. Ze strony grzybów w fazie presymbiotycznej uczestniczą czynniki Myc, których budowa nie została dotąd oznaczona. Aktywują one zespoły genów roślinnych, wśród których jest kilka grup kinaz białkowych. Kinazy te uczestniczą w oscylacji stężeń jonów Ca^{2+} (ang. *calcium spiking*) oraz w rozwoju grzybni. Wiele z tych genów ma przypuszczalnie swoje odpowiedniki wśród genów roślin motylkowatych biorących udział w endosymbiozie z ryzobiami prowadzącej do wiązania azotu atmosferycznego przez rośliny [8].

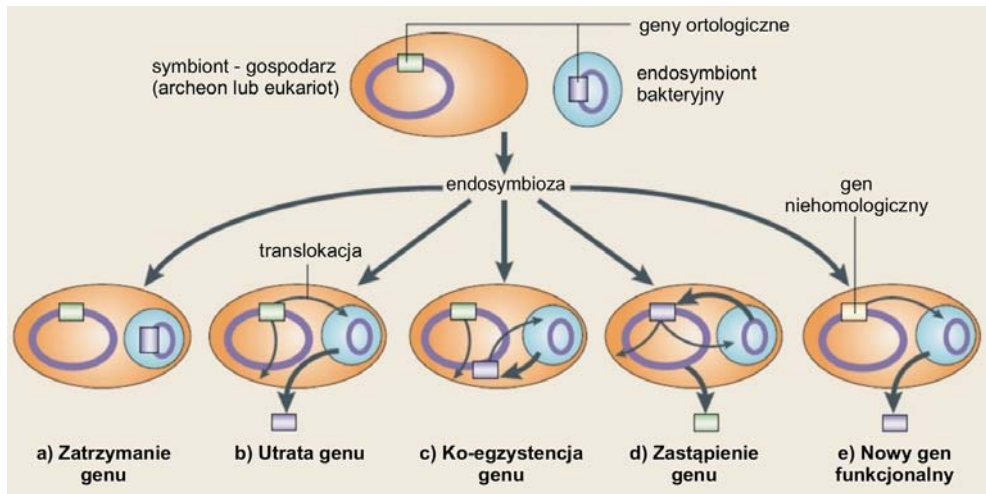
Symbioza roślin motylkowatych z rizobiami należy do najlepiej rozpoznanych systemów biologicznych. Pierwsze wzmianki o związkach pomiędzy roślinami motylkowatymi i brodawkami korzeniowymi odnotowali dwaj niemieccy chemicy Hellriegel i Wilfarth już w roku 1888 [wg 5]. W ostatnich kilku dekadach zgromadzono obszerną literaturę na temat wymiany sygnałów molekularnych w układach symbiotycznych, ich swoistości gatunkowej oraz rozpoznania przez białka receptorowe. Określono także profile ekspresji genów każdego z partnerów symbiozy. Zawiązanie symbiozy przebiega wieloetapowo i prowadzi do utworzenia brodawki korzeniowej – *sui generis* organu symbiotycznego. Pierwszym etapem „dialogu symbiotycznego” jest rozpoznanie roślinnego związku sygnałowego (flawonoid) przez komórkę rizobiów. Następnie ma miejsce aktywacja szlaku biosyntezy czynnika *Nod* – morfogenu bakteryjnego indukującego wydarzenie endosymbiotyczne (ryc. 3).

Symbioza jest niezwykle efektywnym „oknem selekcyjnym” dla rizobiów, które ostro współzawodniczą między sobą o zasiedlenie rośliny. W populacji glebowych rizobiów wyróżnić można rizobia pasożytnicze, które są w stanie zainfekować roślinę, lecz nie biorą udziału w wiązaniu azotu, rizobia niesymbiotyczne, które nie są zdolne do zainfekowania rośliny i wreszcie rizobia symbiotyczne uczestniczące czynnie w symbiozie i wymieniające z rośliną azot za węgiel. Rośliny faworyzują reprodukcję rizobiów symbiotycznych. Pojedyncza komórka bakterii bytujących w symbiozie może wydać wewnątrz brodawki korzeniowej 10^9 potomnych komórek, to jest wielokrotnie więcej niż w stanie wolno żyjącym. Z kolei szanse pojedynczej komórki bakterii znalezienia przystani symbiotycznej w brodawce roślinnej szacuje się na 10^{-6} [8].

Infekcja przez rizobia uruchamia program morfogenezy brodawki korzeniowej. Zawiązywanie brodawki rozpoczyna interakcja bakteryjnego czynnika *Nod* z włósnikami korzeniowymi. Umożliwia to wnikanie rizobiów do komórek kory korzenia, w których z udziałem roślinnego fitohormonu – cytokininy zachodzą procesy odróżnicowania prowadzące do zwiększonych podziałów komórkowych i powstania zawiązka nowego organu oraz jego zasiedlenia przez rizobia [12]. Organogeneza brodawki łączy się z aktywacją genów symbiotycznych u obu partnerów dla potrzeb biologicznego przyswajania azotu. W przypadku rośliny są to geny strukturalne kodujące brodawkowo-specyficzne białka symbiotyczne (noduliny) (ryc. 4).

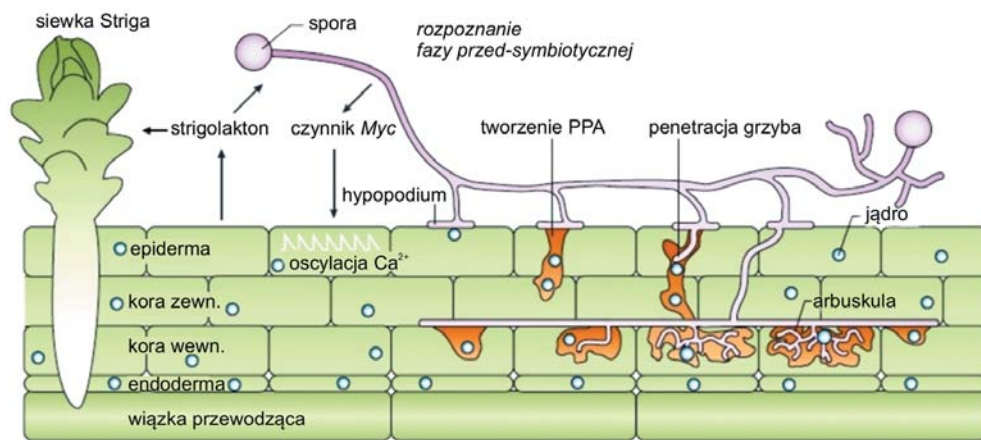
Rośliny kwiatowe są niezwykleymi organizmami. Dla zapewnienia sobie sukcesu reprodukcyjnego potrafią budować złożone superstruktury z prostych związków nieorganicznych. Będąc przypisanymi przez cały swój cykl życiowy do jednego miejsca, często eksponowane są na ekstremalne warunki środowiska oraz zagrożenia ze strony licznych patogenów. Dlatego też ewolucja wyposażyła rośliny w zasoby genetyczne, które pozwalają im sprostać wszystkim takim wyzwaniom. Genomy roślin przeznaczają ok. 7% zdolności kodującej na programowanie białkowych czynników transkrypcyjnych, będących ostoją złożoności roślin i podstawą ich zdolności adaptacyjnych. Analizy zasobów genowych roślin motylkowatych ukazały, że każda z nich wytwarza ok. 2 tys. czynników transkrypcyjnych, spośród których scharakteryzowano dotąd zaledwie 1% [17].

Niezależnie od dużego znaczenia dla środowiska przyrodniczego układy symbiotyczne, które tworzą rośliny kwiatowe z mikroorganizmami są bardzo atrakcyjnymi modelami badawczymi. Umożliwiają prowadzenie obserwacji nad takimi zjawiskami,



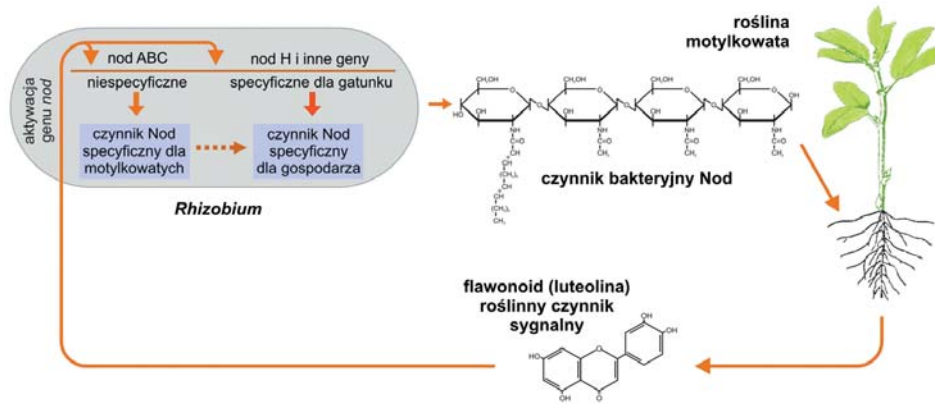
RYCINA 1. Horyzontalny przepływ genów w oddziaływaniach endosymbiotycznych (wg J. R. Brown, 2003 [6])

FIGURE 1. Horizontal gene transfer in the endosymbiotic interactions (acc. J. R. Brown, 2003 [6])

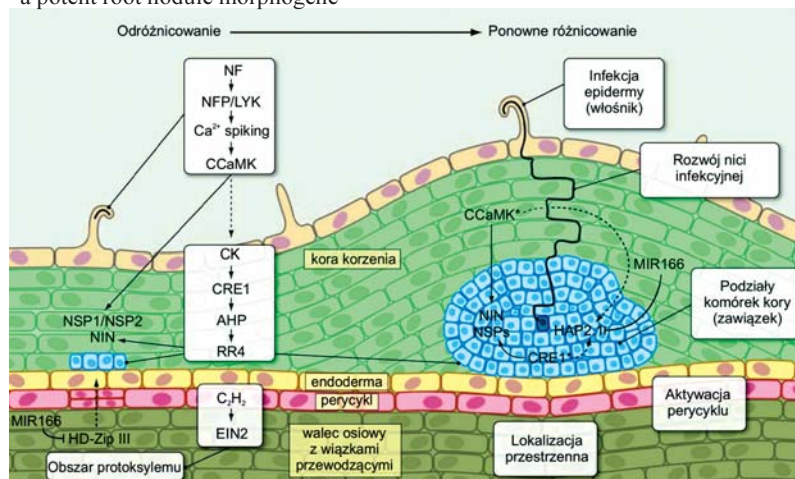


RYCINA 2. Schemat rozwoju mikoryzy arbuskularnej (wg M. Parniske [14]): Eksudaty korzeniowe wydzielają strigolaktone, które indukują wzrost strzępeków grzybowych. Czynniki *Myc* uruchamiają oscylację stężeń jonów wapnia w komórkach epidermy korzenia aktywując roślinne geny symbiozy. Struktury pre-penetracji (PPA) umożliwiają tworzenie się arbuskuli

FIGURE 2. Schematic representation of arbuscular mycorrhizal symbiosis (acc. M. Parniske [14]). Root exudates release strigolactones which induce hyphal growth. *Myc* factors initiate signal transduction cascade including calcium spiking in epidermic cells activating plant symbiotic genes. Pre-penetration structures (PPA) facilitate arbuscule formation



RYCINA 3. Dialog symbiotyczny i wymiana sygnałów w roślinnych układach endosymbiotycznych. Pierwszym etapem dialogu jest rozpoznanie roślinnego związku sygnalnego (flawonoidu) przez bakterie symbiotyczne. Flawonoid uruchamia szereg genów bakteryjnych *nod*, co indukuje szlak biosyntezy czynnika *Nod* (lipo-chito-oligosacharydu), silnego morfogenu brodawki korzeniowej
 FIGURE 3. Symbiotic dialogue and signal exchange in plant symbiotic systems. First stage of such dialogue is a recognition of plant signal molecule (flavonoid) by symbiotic bacteria. Flavonoid activates bacterial *nod* genes that subsequently induce biosynthetic pathway of *Nod* factor (lipo-chito-oligosaccharide) – a potent root nodule morphogene



RYCINA 4. Uproszczony schemat organogenezy brodawki korzeniowej (wg M. Crespi i F. Frugier 2008 [7]): *Rizobia* infekują roślinę przez nici infekcyjne włosników korzeniowych i kolonizują zawiązek brodawki. Percepcja bakteryjnego czynnika *Nod* (NF) zachodzi w epidermie przez kompleksy kinaz białkowych LysM (NFP/LYK). Transdukcja sygnału NF obejmuje oscylacje stężeń jonów Ca^{2+} z udziałem kinazy kalmodulinowej CCaMK aktywującej czynniki transkrypcyjne NSP1/NSP2 oraz NIN. Cząsteczka fitohormonu cytokiny (CK) związana do receptora kinazy histydynowej CRE1 uruchamia kaskadę fosforylacji z udziałem białek fosfotransferaz AHP i białek regulatorowych RP4, co wywołuje aktywację dalszych grup białkowych czynników transkrypcyjnych
 FIGURE 4. Overview of root nodule morphogenesis (acc. M. Crespi, F. Frugier 2008 [7]). The infection thread proceeds intracellularly towards the nodule primordium cells where the plant cells take up the bacteria. Perception of rhizobial *Nod* factor (NF) occurs in epidermal cells through receptor protein kinases LysM (NFP/LYK). Signal transduction pathway involves calcium spiking in the presence of calmodulin-dependent protein kinase CCaMK activating transcription factors NSP1/NSP2 and NIN. Cytokine (CK) molecule bound to histidine kinase receptor CRE1 induces phosphorylation cascade with phosphotransferase proteins AHP and regulatory proteins RP4 activating expression of other regulatory proteins

jak: indukowana morfogeneza czy procesy koordynowanego rozwoju i podatności na zmieniające się warunki środowiska w uwarunkowaniach symbiotycznych. Systematyczne badania tych układów poszerzają naszą wiedzę na temat mechanizmów ewolucji i formowania się genomów. Mimo że zrozumienie mechanizmów na ten temat wydaje się być już bardzo obszerne, jesteśmy zapewne dopiero na początku drogi do pełnego zrozumienia natury oddziaływań między organizmami.

LITERATURA

- [1] BATUT J, ANDERSSON SGE, O'CALLAGHAN D. The evolution of chronic infection strategies in the α -proteobacteria. *Nature Rev Microbiol* 2004; **2**: 933–945.
- [2] BENA G, LYET A, HUGUET T, OLIVIERI I. *Medicago* - *Sinorhizobium* symbiotic specificity evolution and the geographic expansion of *Medicago*. *J Evol Biol* 2005; **18**: 1547–1558.
- [3] BIESIADKA J, LEGOCKI AB. Evolution of the glutamine synthetase gene in plants. *Plant Sci* 1997; **128**: 51–58.
- [4] BOUSSAU B, KARLBERG EO, FRANK AC, LEGAULT BA, ANDERSSON SGE. Computational inference of scenarios for α -proteobacterial genome evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* 2004; **101**: 9722–9727.
- [5] BREWIN NJ. Pods and Nods: a new look at symbiotic nitrogen fixing. *Biologist* 2002; **49**: 1–5.
- [6] BROWN JR. Ancient horizontal gene transfer. *Nature Rev Genetics* 2003; **4**: 121–133.
- [7] CRESPI M, FRUGIER F. *De novo* organ formation from differentiated cells: root nodule organogenesis. *Sci Signal* 2008; **1**: 1–8.
- [8] DENISON RF, KIERS ET. Lifestyle alternative for rhizobia: mutualism, parasitism and forgoing symbiosis. *FEMS Microbiol Let* 2004; **237**: 187–193.
- [9] DOYLE JJ, LUCKOW MA. The rest of the iceberg. Legume diversity and evolution in a phylogenetic context. *Plant Physiol* 2003; **131**: 900–910.
- [10] KARLBERG O, CANBACK B, KURLAND CG, ANDERSSON SGE. The dual origin of the yeast mitochondrial proteome. *Yeast Comp Funct Genomics* 2000; **17**: 170–187.
- [11] KOHKI A, HAYASHI H. Strigolactones: Chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plant roots. *Ann Bot* 2006; **97**: 925–931.
- [12] MARGULIS L. Origin of Eukaryotic Cells. Yale University Press, New Haven, Connecticut, 1970.
- [13] MURRAY JD, KARAS BJ, SATO S, TABATA S, AMYOT L, SZCZYGLOWSKI KA. Cytokinin perception mutant colonized by *Rhizobium* in the absence of nodule organogenesis. *Science* 2007; **315**: 101–103.
- [14] PARNISKE M. Intracellular accommodation of microbes by plants: a common developmental program for symbiosis and disease? *Curr Opin Plant Biol* 2000; **3**: 320–328.
- [15] PARNISKE M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Rev Microbiol* 2008; **6**: 763–774.
- [16] PIROZYNSKI KA, MALLOCH DW. The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *Biosystems* 1975; **6**: 153–164.
- [17] UDVARDI MK, KAKAR K, WANDREY M, MONTANARIO, MURRAY J, ANDRIANKAJAA, ZHANG JY, BENEDITO V, HOFER JMI, CHUENG F, TOWN CD. Legume transcription factors: Global regulators of plant development and response to the environment. *Plant Physiol* 2007; **144**: 538–549.
- [18] VENTER JC, REMINGTON K, HEIDELBERG JF, HALPERN AL, RUSCH D, EISEN JA, WU D, PAULSEN I, NELSON KE, NELSON W, FOUTS DE, LEVY S, KNAP AH, LOMAS MW, NEALSON K, WHITE O, PETERSON J, HOFFMAN J, PARSONS R, BADEN-TILLSON H, PFANNKOCH C, ROGERS YH, SMITH HO. Environmental genome shotgun sequencing of the Sargosso Sea. *Science* 2004; **304**: 66–74.
- [19] WILLEMS A. The taxonomy of rhizobia: an overview. *Plant Soil* 2006; **287**: 3–14.

Prof. dr hab. Andrzej B. Legocki
Instytut Chemii Bioorganicznej Polskiej Akademii Nauk
ul. Noskowskiego 12/14, 61-704 Poznań,
e-mail: legocki@ibch.poznan.pl