

SYMBIOZY Z UDZIAŁEM GLONÓW

1. DINOITY JAKO SYMBIONTY

Zakres symbiotycznych gospodarzy dinofitów jest wyjątkowo szeroki. Obejmuje niektóre pierwotniaki, parzydełkowce, płazińce i mięczaki. Spośród licznych gospodarzy, najważniejsze są parzydełkowce, zwłaszcza różne koralowce.

Symbionty są ogólnie zwane **zooksantellami**. Są one podzielone na dwie grupy:

1 - szczepy *Symbiodinium*

2 - szczepy *Amphidinium*.

Kilka grup gospodarzy dinofitów w czasie swojego rozwoju wykazuje stadia wolne od symbionta. Roje *Symbiodinium* wpływają do otworu gębowego polipów i są pobierane endocytotycznie do komórek gospodarza. Nie wiadomo, dlaczego nie dochodzi do połączenia lizosomów z pobranymi endosymbiontami i następnie ich strawienia. U niektórych koralów glony są pobierane przez komórki jajowe krótko po zapłodnieniu. Larwy takich zwierząt nie muszą być ponownie infekowane i powstające osobniki dorosłe wykazują bardzo wysoką specyficzność symbiotyczną. Gatunki żyjące ciągle w stanie symbiotycznym są bardzo stabilne fizjologicznie, dlatego symbiozy są częstsze u organizmów rozmnażających się bezpłodnie niż u przechodzących rozmnażanie płciowe.

Symbiodinium przekazuje gospodarzowi 20-60% węgla związanego w fotosyntezie w formie glicerolu i małych ilości glukozy i alaniny. U ukwiałów do 100% zapotrzebowania energetycznego gospodarza może być zaspokojone przez symbiotyczne glony.

Z powodu znaczenia komercyjnego, intensywnie badano małża *Tridacna gigas* (przydacznia) i jego symbionty. Nigdy nie znaleziono dorosłych małży tego gatunku bez zooksantelli. Symbiont zwykle występuje tylko w jednej tkance. Młode mięśnie zawierają około 10 zooksantelli na 1 μg tkanki, większe mięśnie tylko 2-3 zooksantelle. Wydajność fotosyntetyczna mniejszych organizmów osiąga $100 \mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g świeżej masy}^{-1}$. Dla porównania: zaadaptowane do słońca liście wydzielają $500\text{--}700 \mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g świeżej masy}^{-1}$, liście w cieniu $60\text{--}100 \mu\text{mol}$ (w 20°C).

Zooksantelle pobierają od gospodarza związki organiczne (zwł. związki azotu, ponieważ symbionty nie mogą pobierać azotanów i nie posiadają reduktazy azotanowej).

Symbioza wpływa na zachowanie gospodarza. Ukwiały z siedliska słonecznego z symbiontami wykazują dodatnią fototaksję. Zwierzęta niesymbiotyczne nie wykazują taksji, a zwierzęta symbiotyczne z siedlisk zacienionych wykazywały fototaksję ujemną.

2. 1. Rify koralowe

Z nielicznymi wyjątkami wszystkie koralowce tworzące rify są symbiotycznie związane z *Symbiodinium microadriaticum*. Prawie 10% ogólnej produkcji pierwotnej mórz pochodzi z fotosyntezy symbiontów koralowców. Jest to w morzach koralowych około 3×10^9 ton związanego węgla w ciągu roku.

Gospodarz - koralowiec – może poprawić wydajność fotosyntetyczną symbionta poprzez mechanizm transformujący długość fali świetlnej z krótszej na taką, która odpowiada maksimum absorpcji symbionta glonowego. Dzięki temu mechanizmowi koralowiec *Leptoseris fragilis* może rosnąć na głębokości 95-135 m poniżej poziomu morza, przy zaledwie 2% intensywności światła, zapewniającej maksymalną fotosyntezę zooksantelli.

Do 95% związanego ogólnego węgla może być przekazane zwierzęciu. W symbiozie tej najważniejsze jest współdziałanie metabolizmu symbiotycznego z metabolizmem związanym z tworzeniem szkieletu wapiennego, a przez to z budowaniem samej rify koralowej. Wzrost rify jest 3-10 razy szybszy na świetle niż w ciemności. Przy współdziale tej symbiozy mogą powstawać atole zawierające 500 km^3 stałej substancji.

3. ZIELENICE JAKO SYMBIONTY

Najlepiej zbadanymi symbiozami są symbiozy stułbii, pantofelka i wirka *Convoluta roscoffensis* z zielenicami. Jednak symbiotyczne zielenice były także opisywane u wielu innych gospodarzy zwierzęcych.

3.1. Symbioza stułbia-*Chlorella*

Komórki trawiące endodermy stułbii *Hydra viridis* pobierają szczepy symbiotyczne *Chlorella* z jamy chłono-trawiącej poprzez fagocytozę. Glony są następnie pojedynczo zamykane w wakuolach i transportowane z wierzchołka komórki gospodarza do jej podstawy. Pobierane mogą być nie tylko symbiotyczne *Chlorella*, ale także inne organizmy, jednak są one zamykane w nieco większych, nie przemieszczających się wakuolach, odrzucanych zwykle w ciągu 24 h. W ciągu pierwszych 1-3 dni eliminowana jest także część pobranej symbiotycznej *Chlorella*. Po tym czasie liczba symbiontów w jednej komórce wzrasta po kilku tygodniach do 12-15 na 1 komórkę. Liczba symbiontów jest regulowana przez niezainfekowaną część *Hydra* poprzez jak dotąd nieznanne mechanizmy fizjologiczne.

Rozpoznawanie glonów symbiotycznych, w przeciwieństwie do nie-symbiontów i cząstek pokarmu, odbywa się prawdopodobnie przez mikrokosmki komórek entodermy. Mikrokosmki pobierające symbionty tworzą sieć nad powierzchnią komórki glonu zanim nastąpi pobranie symbionta. Gdy używa się martwych komórek glonu lub cząstek lateksu, takiej sieci nie obserwuje się, ale jest tworzona z powierzchni błony komórkowej struktura rurkowata. Zarem mikrokosmki doprowadzające do endocytozy symbiontów są odmienne od tych, które przeprowadzają fagocytozę cząstek pokarmowych. Tak, więc specyficzność ze strony gospodarza jest zapewniona przez różne typy mikrokosmków.

Nie ma wyraźnej granicy pomiędzy grupami *Chlorella* symbiotycznymi (kompatybilnymi) i grupą innych, niesymbiotycznych (niekompatybilnych). Niektóre szczepy są szybko eliminowane z komórek gospodarza, inne niesymbiotyczne szczepy mogą utrzymywać się w gospodarzu. Spośród badanych 15 taksonów *Chlorella*, tylko 5 było zdolne do tworzenia stabilnej symbiozy z *Hydra viridis*. Jedną z cech istotnych dla symbiozy jest tolerancja *Chlorella* na zakwaszenie (wzrost przy pH 3.5-4.0).

W stanie symbiozy czynnikiem ograniczającym dla glonu wydaje się być azot. Nawet w stanie symbiozy *Hydra viridis* nie może żyć całkowicie autotroficznie.

3.2. Symbioza orzęski-*Chlorella*

Symbiotyczne mogą być orzęski z różnych rzędów: *Paramecium* (pantofelek) z *Holotricha*, *Stentor* ze *Spirotricha* i *Vorticella* z *Peritricha*. Specyficzność gospodarza w symbiozie orzęski-*Chlorella*, podobnie jak w symbiozie stułbia-*Chlorella* jest bardzo niska.

Intensywność fotosyntezy glonu w stanie symbiozy wynosi 270-750 nmol O₂ min⁻¹ mg chlorofilu⁻¹. Glon korzysta z wyższego stężenia CO₂ spowodowanego oddychaniem komórki gospodarza. Świetlny punkt kompensacyjny fotosyntezy jest w symbiozie wyższy (90 μEin m⁻² s⁻¹) niż dla izolowanych glonów (6 μEin m⁻² s⁻¹). Na świetle komórki symbiotycznego glonu gromadzą skrobię, podczas gdy w ciemności zapasy skrobi są szybko zużywane. *Chlorella* izolowana z symbioz eksportuje węglowodany: maltozę, fruktozę, glukozę lub ksylozę. Eksportowana maltoza pokrywa znaczną część zapotrzebowania gospodarza zwierzęcego na węgiel i energię.

Orzęski symbiotyczne mogą rosnąć zupełnie fototroficznie na sterylnym podłożu zawierającym tylko proste sole mineralne. Ciemność i odpowiednie karmienie prowadzi do utraty symbiotycznego glonu.

3.3. Symbioza *Convoluta-Tetraselmis*

W stadium jaja wirek *Convoluta roscoffensis* nie zawiera żadnych symbiontów, jak *Hydra* i *Chlorella*, a glony symbiotyczne i niesymbiotyczne są pobierane podczas rozwoju. Jednak szczepy niesymbiotyczne dzielą się powoli i są eliminowane na drodze konkurencji przez szczepy symbiotyczne. Dorosły osobnik *Convoluta* zawiera 20-25 tys. komórek symbionta *Tetraselmis*

convolutae, zlokalizowanych w większości pomiędzy tkankami epidermalnymi i subepidermalnymi. Otwór gębowy wirka jest zamykany podczas rozwoju, tak że staje się on całkowicie uzależniony od produktów glonu. Do gospodarza zwierzęcego eksportowane jest w formie glutaminy 10-50% węglowodanów wytworzonych przez symbionta. Głównym związkiem zapasowym mikrosymbionta jest mannitol, który nie jest eksportowany. Komórki glonu pobierają od gospodarza mocznik. Fototroficzne i heterotroficzne komórki wymieniają CO₂ i O₂. Endosymbiotyczne *Tetraselmis convolutae* tracą swoje cztery wici, plamkę oczną i mają zredukowaną aktywność aparatu Golgiego w porównaniu do komórek wolnożyjących.

3.4. Symbioza radiolarie-*Pedinomonas*

Zielenica *Pedinomonas symbiotica* (prazynofity) znana jest tylko w stanie symbiozy z radiolarią *Thalassiolampe margarodes*. Podobny gatunek *Pedinomonas noctilucae* żyje w symbiozie z *Noctiluca miliaris*.

4. CHRYZOFITY JAKO SYMBIONTY

Okrzemki z rodzaju *Licmophora* zostały zidentyfikowane jako symbionty w peryferycznej parenchymie wirka *Convoluta convoluta*. Ważniejsza ekologicznie jest symbioza pomiędzy okrzemkami i otwornicami, należącymi do pierwotniaków. Wszystkie znalezione endosymbionty to względnie małe okrzemki pierzaste. Większość otwornic zawiera jako symbionta tylko jeden gatunek okrzemki, tylko u kilku z nich mogą występować dwa lub trzy różne gatunki, okrzemka *Fragilaria shiloi* może infekować różne gatunki otwornic (tabela).

Okrzemki w stanie symbiozy z wirkami i otwornicami nie syntetyzują typowej ściany komórkowej. Po izolacji i hodowli na odpowiedniej pożywce okrzemki regenerują pancerzyki.

Symbioza jest obligatoryjna dla otwornicy *Amphistegina lessonii*, nawet z dodatkowym dokarmianiem (glony, bakterie, pierwotniaki i drożdże), ponieważ zwierzę to nie może rosnąć w ciemności. Optymalne światło jest słabe (2-3 W m⁻²). Inne otwornice są zwykle zależne od odpowiedniego pokarmu, a fotosyntetyczne wiązanie CO₂ pokrywa tylko około 10% ich zapotrzebowania na węglowodany.

5. KRASNOROSTY JAKO SYMBIONTY

Jednokomórkowe krasnorosty, prawdopodobnie z rodzaju *Porphyridium*, znajdowane są jako mikrosymbionty u otwornic *Peneroplis planatus* i *Spirolina*. W tym przypadku produktem fotosyntezy znajdującym u gospodarza zwierzęcego jest floridozyt.

6. CHLOROPLASTY GLONÓW JAKO ORGANELLE ŚLIMAKÓW

Około 80% wszystkich badanych gatunków wodnych ślimaków z rzędu *Saccoglossa* zawiera chloroplasty glonowe. Ślimaki zgryzają komórki roślin i wysysają ich zawartość. Szczególnie chętnie żerują na glonach z rodzajów *Codium* i *Caulerpa*. Chloroplasty i inne pozostałości komórkowe są pobierane do silnie rozgałęzionego organu trawiącego i tam pozostają aktywne nawet do trzech miesięcy.

U ślimaka *Elysia viridis* wydajność fotosyntezy chloroplastów jest prawie taka sama, jak u donorowego glonu, *Codium fragile*. Tkanki organu trawiącego ślimaka syntetyzują czynnik stymulujący eksport z chloroplastów produktów fotosyntezy w formie glikolanu, glukozy i alaniny. Większość ślimaków zawiera chloroplasty zielenic, niektóre gatunki jak *Limaporctia depressa*, zawierają chloroplasty z *Vaucheria* (*Xanthophyceae*). U *Hermaea bifida* chloroplasty są pozyskiwane z krasnorostu *Griffithsia flosculosa*.