

Symbiozy sinic

Układy symbiotyczne wiążące azot cząsteczkowy (N₂):

- 1) Rośliny strączkowe tj. Brezylkowate, Mimosowate i Motylkowate / bakterie Rhizobium, Bradyrhizobium lub Azorhizobium - na korzeniach powstają nowe organy zwane brodawkami
- 2) Parasponia andersoni (Ulmaceae-Wiązowate) /Rhizobium lub Bradyrhizobium -tworzą się brodawki będące zmodyfikowanymi korzeniami
- 3) Olcha (Betulaceae), Myrica (Myricaceae), oliwnik (Elaeagnaceae), Chamaebatia (Rosaceae) /promieniowiec Frankia (Actinomycetes) - tworzą się brodawki będące zmodyfikowanymi korzeniami
- 4) Gunnera / Nostoc-sinice tworzą endosymbiotyczne formy wewnątrz komórek gospodarza
- 5) Cycas, Macrozamia, Zamia / sinice (Nostoc, Anabaena) nadziemne lub podziemne korzenie "koralowe"
- 6) Paproć wodna (Azolla) / sinice (Nostoc) - w liściach są specjalne komory zasiedlone przez sinice
- 7) Anthoceros (wątrobowiec) / sinice (Nostoc) - nici Nostoc występują w komorach wypełnionych śluzem
- 8) Morskie okrzemki (Rhizosolenia, Hemiaulus) / sinice (Richelia intracellularis)
- 9) Gąbki (np. Dysidea herbacea) / sinice (Oscillatoria spongeliae)
- 10) Grzyby / sinice, czyli porosty
- 11) Termyty / bakterie (Enterobacter agglomerans) - bakterie wiążące azot występują w przewodzie pokarmowym

Symbiozy sinicowe wiążące azot są ważnymi związkami pomiędzy sinicami i roślinami wyższymi. Łączą one dwa typy fototrofów, różniących się mechanizmem zbierania światła. Symbiozy te pozwalają roślinom wyższym uniezależnić się od azotu mineralnego. W stanie symbiozy u sinicy występuje wyraźnie większa liczba heterocyst. Heterocysty są grubościennymi, zróżnicowanymi komórkami, które nie posiadają fotosystemu II i są jedynymi komórkami, w których znajduje się u sinic nitrogenaza – kompleks enzymatyczny, wiążący azot cząsteczkowy.

1. Symbiozy okrzemek i sinic

Morskie planktonowe okrzemki *Rhizosolenia* i *Hemiaulus* mogą zawierać endosymbiotyczną sinicę *Richelia intracellularis*. Symbiont ma formę nici z heterocystami na końcach, może wiązać N₂. Szacuje się, że symbioza ta wiąże 15 x 10⁶ ton N w ciągu roku. Biorąc pod uwagę, że normalnie w wodach azot jest czynnikiem ograniczającym w odżywianiu, okrzemki te grają ważną rolę w ekologii wód oceanicznych.

Bentosowe okrzemki *Rhopalodia gibba* zawierają od dwu do pięciu symbiontów podobnych do sinic. Wiążą one N₂ w ilości około 10 nmol C₂H₄ / h / mg białka. Jest to znacznie mniej niż u wolnożyjących sinic. Optimum tlenowe wynosi 4-5% O₂ w fazie gazowej. Nie wiadomo, jak w tej symbiozie nitrogenaza jest chroniona przed tlenem wydzielanym przez chloroplasty okrzemki i tylakoidy endosymbionta.

SINICA	GOSPODARZ
<i>Nostoc</i> tworzące heterocysty	Okrzemki <i>Roperia</i>
<i>Richelia</i> (<i>Calothrix</i>)	Okrzemki <i>Rhizosolenia</i> , <i>Hemiaulus</i> , <i>Bacteriastrum</i> , <i>Chaetoceros</i>
Sinice jednokomórkowe	Okrzemki słodkowodne (<i>Rhopalodia</i> <i>Epithemia</i> , <i>Denticulata</i>) i morskie (<i>Streptotheca</i> , <i>Neostreptotheca</i>)

2. Symbiozy mszaki-Nostoc

Symbiozy pomiędzy *Nostoc* i niektórymi rodzajami mszaków występują tylko w pokoleniu gametofitu.

2.1. Glewiki

Symbiontami glewików są co najmniej dwa gatunki *Nostoc*. *Nostoc sphaericum* jest znajdowany u glewika *Anthoceros punctatus*, *A. husnotii* i *A. laevis*. Gametofity glewików są infekowane poprzez znajdujące się na spodniej stronie plechy pory śluzowe przypominające aparaty szparkowe. Sinice namnażają się w przestrzeniach powietrznych. Heterocysty stanowią do 40% komórek symbiotycznego *Nostoc*, podczas gdy nici wolnożyjące mają tylko 3-6%. Wyjaśnia to wysoką zdolność wiązania azotu cząsteczkowego u *Anthoceros* (400 nmol C₂H₄ / h / g świeżej masy).

2.2. Wątrobowce

Nostoc pochodzący z *Anthoceros* może infekować gametofity *Blasia*. Nici *Nostoc* wrastają w otwory gametofitu i dzielą się w wypełnionych śluzem zagłębieniach. Podczas gdy komórki *Nostoc* namnażają się, rosną rurkowate i rozgałęzione komórki hialinowe gospodarza, osiągając ścisły kontakt z symbiontami.

Na 1 mg świeżej masy *Blasia* przypadają mniej więcej dwie kolonie symbionta. Dzięki wysokiemu udziałowi heterocyst w kolonii, kolonie *Nostoc* izolowane z *Blasia* wiążą N₂ w ilości 600 nmol C₂H₄ / h / mg świeżej masy. Kolonie symbiotycznego *Nostoc* wydzielają ponad 95% związanego azotu w postaci NH₄⁺, natomiast nie wykazują fotosyntetycznego wiązania CO₂ i pobierają węgiel i energię z gametofitu wątrobowca, prawdopodobnie w formie sacharozy, prawdopodobnie za pośrednictwem rozgałęzionych komórek hialinowych.

2.3 Mchy

U mchów z rodzaju *Sphagnum* znajdowano w komórkach hialinowych sinice z rodzajów *Haplosiphon*, a także *Nostoc*. Sinice te zdolne są do wiązania N₂, lecz nie wiadomo, czy przekazują związki azotu gospodarzowi.

Wiele gatunków sinic bytuje na liściach mszaków. Stwierdzono wymianę cukrowców i związków azotu pomiędzy partnerami. Optymalna temperatura do wiązania N₂ przez sinice żyjące epifitycznie na mchach wynosi 18-20°C; nie spotykano przystosowań do niskich temperatur. Światło odgrywa zasadniczą rolę w tym procesie, ale sinice mogą asymilować N₂ także kosztem energii zgromadzonej w formie związków węglowych. Niskie stężenia tlenu sprzyjają wiązaniu N₂, a w niektórych przypadkach przy epifitycznym współżyciu sinic z mchami obserwowano wydzielanie metanu, co wskazuje na warunki anaerobowe. Optymalne warunki wiązania wolnego azotu przez sinice żyjące na *Sphagnum* występowały w wodzie na 6 do 8 cm poniżej powierzchni, ale w epifitycznej asocjacji zielenicy *Cnidium* i sinicy *Calothrix* nitrogenaza zachowuje aktywność jeszcze przy ciśnieniu parcjalnemu tlenu 161,9 kPa.

3. Symbioza Azolla-Nostoc

Azolla (Azollaceae, Salviniiales) jest różnozarodnikową paprocią. Mikrosymbiont Azolla, klasyfikowany zwykle jako *Anabaena*, może pochodzić z rodzaju *Nostoc*.

Dzięki symbiozie z wiążącą N₂ sinicą, paproć ta ma bardzo wysoki współczynnik wzrostu.

3.1. Rozwój symbiozy

W cyklu płciowym paproci na brzuszonym liściu tworzone są makro- i mikrosporokarpia. Makrospora kielkuje w przedrośle żeńskie, na którym rozwija się jedna lub więcej rodni. Mikrospora kielkuje i tworzy przedrośle męskie, na którym rozwijają się plemniki z plemnikami. Zapłodnienie komórki jajowej następuje w środowisku wodnym lub wilgotnym. Zarodek rozwijający się z zygoty wyrasta w sporofit, rozmnażający się dalej wegetatywnie. Mikrosymbiont *Nostoc* przekazywany jest do zygoty poprzez makrosporokarp i rodnie w postaci akinet. Podczas kielkowania zygoty sinica wyrasta w niezróżnicowane nici, które kolonizują specjalną kawernę, utworzoną po brzusznej stronie zawiązka liścia. Kawerna powstaje wskutek zarastania przez epidermę zagłębienia w liściu. Każda kawerna liściowa zawiera jeden lub więcej włosków. Komórki włoska są połączone licznymi plazmodesmami i mogą być komórkami transferowymi, prawdopodobnie uczestniczą one w wymianie metabolitów pomiędzy symbiontami. Nad środkiem

kawerny komórki epidermy tworzą por, który umożliwia wymianę gazową ze środowiskiem. Nici sinicy kolonizują kawernę, po czym paproć i sinica rozwijają się synchronicznie. Jeżeli wzrost gospodarza jest ograniczony, odpowiednio zredukowany jest wzrost *Nostoc*.

3.2. Tworzenie i funkcja heterocyst

Sinica różnicuje coraz więcej heterocyst wraz z wiekiem liścia. Zmienia się to od 0% heterocyst w koloniach *Nostoc* w młodych liściach do 30% w liściach znajdujących się w największej odległości od szczytu pędu. Podczas tworzenia heterocysty na zewnątrz istniejącej ściany komórkowej odkładana jest dwuwarstwowa otoczka z wielocukrów i glikolipidów. Tworzenie heterocyst wymaga aktywacji licznych genów, nieaktywnych w komórkach wegetatywnych.

Heterocysty nie mają fotosystemu II i stąd nie wykazują fotosyntetycznej produkcji O_2 . Heterocysty nie posiadają także cyklu Calvina, a źródłem węgla są dwucukry z komórek wegetatywnych. Dla aktywności nitrogenazy wystarcza intensywność światła 8 W / m^2 , ale fotosyntetyczne wiązanie CO_2 w komórkach wegetatywnych jest wysycane przy 32 W / m^2 .

Gospodarz dostarcza symbiontowi produkty fotosyntezy. U sinicy wykrywana jest sacharoza, która nie może być przez nią syntetyzowana.

Symbioza *Azolla-Nostoc* wykorzystuje światło lepiej niż odizolowane organizmy symbiotyczne. Spowodowane jest to obecnością fikobiliproteidów, zwłaszcza fikocyjaniny, co poszerza zakres absorbowanego światła. Chlorofil *Nostoc* stanowi poniżej 20% ogólnego chlorofilu symbiozy. Jego udział w ogólnym wiązaniu CO_2 symbiozy oszacowano na zaledwie 5%.

3.3. Aspekt rolniczy

W krajach Azji Południowo-Wschodniej *Azolla* rośnie na około 2 milionów hektarów. Wzrost ten następuje zwykle współrzędnie lub po zbiorze ryżu na zalewanych polach. Najbardziej efektywny jest po zbiorze ryżu, kiedy przyrasta 60-100 kg biomasy na hektar. Biomasa ta wiąże 3 kg N / ha / dzień. W Indochinach jest nawozem zielonym na zalewanych wodą polach ryżowych.

4. Symbioza sagowce-Nostoc/Anabaena

Sagowce *Cycas*, *Macrozamia*, *Zamia* i *Encephalartos* tworzą korzenie koralooidowe. Te wykazujące ujemny geotropizm korzenie rozwijają się one niezależnie od infekcji i mogą pełnić funkcje korzeni oddechowych lub zostać skolonizowane przez sinice. Rozwijają się one z perycyklu korzenia pierwotnego lub hypokotyła. Wierzchołek ich jest zaokrąglony ze szczytowym merystemem bez typowej czapeczki korzeniowej. W szczytowej części korzenia następuje infekcja sinicami z rodzaju *Nostoc* lub *Anabaena*. Infekcja następuje poprzez miejsca, w których rozpuściła się blaszka środkowa lub czasami poprzez martwe komórki. U *Macrozamia communis* także komórki kory są infekowane. Symbionty kolonizują wszystkie przestrzenie międzykomórkowe. Okoliczne komórki gospodarza mają powiększone jądra komórkowe, liczne mitochondria i silnie rozwinięte endoplazmatyczne retikulum. Heterocysty symbionta wiążą N_2 , który następnie jest transportowany z korzeni koralooidowych do innych części rośliny - nasadowych liści, pnia, hypokotyła i korzenia pierwotnego.

U *Cycas* komórki gospodarza w strefie symbiozy rozwijają się w dwojaki sposób:

- małe komórki gospodarza bogate w cytoplazmę podlegają lizie i wytwarzają w ten sposób duże przestrzenie międzykomórkowe, w których namnaża się *Anabaena*,
- wydłużone, aktywne metabolicznie komórki gospodarza przerastają strefę symbionta.

Anabaena - symbiont z korzeni koralooidowych *Cycas revoluta* wykazuje cykl roczny pod względem gromadzenia cyjanoficyny. Cyjanoficyna jest formą zapasową azotu i jest wytwarzana z argininy i asparaginy. Zimą ilość magazynowanego N jest wysoka, latem - niska. Prawdopodobnie latem zapotrzebowanie rośliny na azot uniemożliwia tworzenie cyjanoficyny.

5. Symbioza Gunnera-Nostoc

Rodzaj **Gunnera** (Gunneraceae) wchodzi w wewnątrzkomórkową symbiozę z *Nostoc punctiforme*. Dostęp światła stymuluje aktywność nitrogenazy tej sinicy. Tkanka symbiotyczna tworzy podobne do gruczołów organy u podstawy liści na krzaczastej osi rośliny.

Sposób infekcji badany był z zastosowaniem wolnych od endosymbionta roślin *Gunnera macrophylla*. Szczytowe komórki gruczołów podlegają lizie, tworząc większe pory wypełnione śluzem. Kilka komórek mikrosymbionta dokonuje inwazji poprzez pory gruczołów.

U innych gatunków *Gunnera* infekcja następuje poprzez specyficzne papille. Symbionty wchodzą do cienkościennych komórek merystematycznych u podstawy papilli, a wchodząc - zostają zamknięte wewnątrz pęcherzyka błony pochodzącej z błony komórkowej gospodarza (analogia do błony symbiosomu w symbiozie *Rhizobium*-motylkowate). Sinice dzielą się wewnątrz pęcherzyków i różnicują w heterocysty. N₂ związany przez mikrosymbionta jest przekazywany do rośliny gospodarza.

Gunnera może być infekowana przez szczepy *Nostoc* z *Cycas revoluta*, *Peltigera polydactyla* lub *Anthoceros*. Jednak szczepy z *Anthoceros* i *Peltigera* wykazują zmniejszoną infekcyjność w porównaniu do prawdziwego symbionta. Szczepy *Nostoc* z *Encephalartos* i *Macrozamia* nie infekują *Gunnera*. *Nostoc azollae* także nie może kolonizować *Gunnera*.

Organizmy uczestniczące w symbiozach z sinicami

Algae Okrzemki	Morskie	<i>Rhizosolenia</i> , <i>Hemiaulus</i> , <i>Bacteriastrum</i> , <i>Chaetoceros</i> , <i>Roperia</i> , <i>Streptotheca</i> , <i>Neostreptotheca</i>
	Słodkowodne	<i>Rophalodia gibba</i> , <i>R. gibberula</i> , <i>Epithemia adnata</i> , <i>E. sorex</i> , <i>E. turgida</i> , <i>E. zebr</i> <i>Denticulata vanheurcki</i>
Bryophytes	Wątrobowce	Tylko 2 z 330 znanych gatunków (<i>Blasia pusilla</i> , <i>Cavivularia densa</i>)
	Glewiki	4 z 6 rodzajów glewików (<i>Anthoceros laevis</i> , <i>A. husnotii</i> , <i>A. punctatus</i> , <i>Notothylas sp.</i> , <i>Phaeoceros laevis</i>)
Pteridophytes	Paprocie wodne	Wszystkie 7 gatunków z rodzaju <i>Azolla</i>
Gymnosperms	Sagowce	Wszystkie znane sagowce należące do 3 rodzin: <i>Cycadaceae</i> , <i>Stangeriaceae</i> , <i>Zamiaceae</i>
Angiosperms	Haloragaceae	Wszystkie 65 znanych gatunków z rodzaju <i>Gunnera</i>

Proszę o zapoznanie się z programem komputerowym znajdującym się na stronie

<http://images.google.pl/imgres?imgurl=http://www.personal.dundee.ac.uk/~rparsons/gunnera1.jpg&imgrefurl=http://www.personal.dundee.ac.uk/~rparsons/gunnera1.htm&h=203&w=317&sz=12&tbid=d1tCsjOAeNx9tM:&tbnh=72&tbnw=113&hl=pl&start=22&prev=/images%3Fq%3Dgunnera%2Bmagellanica%26start%3D20%26svnum%3D10%26hl%3Dpl%26lr%3D%26sa%3DN>

Program ten jest modelem pozwalającym śledzić czynniki regulujące wzrost i różnicowanie się komórek nici kolonii sinic.