KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 70 2021
Numer 4 (333)
Strony 697–710

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

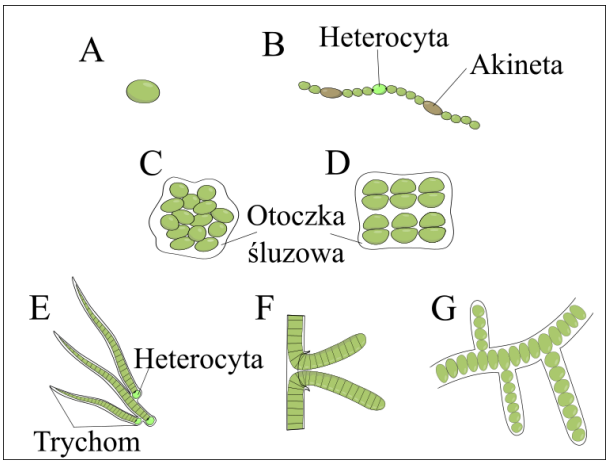
KAMIL JAN ZIELIŃSKI[1], ADRIANA KACZMARCZYK[2], ELŻBIETA CIEŚLAK[2], IRENEUSZ ŚLESAK[1]

[1]*Instytut Fizjologii Roślin im. F. Górskiego PAN*
Niezapominajek 21, 30-239 Kraków
[2]*Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN*
Lubicz 46, 31-512 Kraków
E-mail: kzielinski@ifr-pan.edu.pl
a.kaczmarczyk@botany.pl
e.cieslak@botany.pl
i.slesak@ifr-pan.edu.pl

SYMBIOZA U CYJANOBAKTERII

WSTĘP

Cyjanobakterie, częściej znane pod nazwą sinice, zalicza się do jednych z najstarszych form życia na Ziemi. Ich pojawienie się na naszej planecie datuje się na około 2,5 do 3,5 mld lat temu (WHITTON i POTTS 2002). Organizmy te charakteryzują się znaczną plastycznością ekologiczną i przystosowane są do życia w różnych środowiskach, takich jak: wody słodkie (rzeki, jeziora) i słone (morza i oceany), gleba czy skały. Doskonale dostosowują się do ekstremalnych warunków otoczenia: potrafią żyć zarówno w alkalicznych wodach gorących źródeł parku Yellowstone, których temperatura sięga 74°C (LAU i współaut. 2005), jak i w wodach powierzchniowych Arktyki o temperaturze około 3°C (VINCENT i współaut. 2004). Pod względem morfologicznym cyjanobakterie mogą występować w formie: pojedynczej komórki (np. *Synechocystis*) (Ryc. 1A), nitkowatej (wielokomórkowej; np. *Nostoc*, *Anabena*) (Ryc. 1B) lub jako kolonie form jednokomórkowych i nitkowatych. Jednokomórkowe cyjanobakterie mogą być otoczone cienką, rzadką lub zwartą żelową otoczką (ang. sheath), pełniącą prawdopodobnie funkcję ochronną w siedliskach narażonych na intensywne wysychanie i/lub promieniowanie słoneczne. W takiej formie mogą żyć jako pojedyncze komórki lub tworzyć kolonie osiągające rozmiary widoczne gołym okiem. Co ciekawe, w przypadku kolonii jednokomórkowych cyjanobakterii, powstających wewnątrz śluzowej otoczki, może występować nieregularne (jak w przypadku *Microcystis*) (Ryc. 1C) lub też regularne rozmieszczenie komórek (jak u *Merismopedia*) (Ryc. 1D). Sposób rozmieszczenia komórek zależny jest od ich sposobu dzielenia się w kolonii. Formy nitkowate również tworzą kolonie, jednak nie z poje-



Ryc. 1. Morfologia cyjanobakterii. Formy jednokomórkowe A, C i D oraz nitkowate B, E, F i G. A – forma jednokomórkowa, B – forma nitkowata z heterocytą i akinetami, C – formy jednokomórkowe w kolonii nieregularnej, D – formy jednokomórkowe w kolonii regularnej, E – trychomy formy nitkowatej w kolonii, F – trychomy nierozgałęzione, G – trychomy rozgałęzione (wg KAŠTOVSKÝ i współaut. 2018).

Słowa kluczowe: ektosymbioza, endosymbioza, interakcja symbiotyczna, sinice, wiązanie azotu

dynczych komórek, ale z tzw. trychomów – komórek przyległych do siebie i połączonych za pomocą mikroplasmodesm (porów w ścianach sąsiednich komórek), tworząc w ten sposób jedną jednostkę fizjologiczną (Ryc. 1E). Trychomy mogą być nierozgałęzione, z podziałem komórek wyłącznie prostopadłym do osi trychomu (np. *Rivularia, Plectonema*) (Ryc. 1F) lub rozgałęzione, gdzie komórki mają również możliwość podziału podłużnego, ale także w dwóch lub kilku innych płaszczyznach (np. *Hapalosiphon*) (Ryc. 1G) (KOMAREK i JOHANSEN 2015a, b).

Niektóre formy nitkowate cyjanobakterii mają zdolność do wytwarzania heterocyt – grubościennych komórek, często z wyrostkiem cyjanoficyny, związku składającego się z asparaginianu i argininy, na jednym lub obu końcach heterocyty. Tak przekształcone komórki są wyspecjalizowane w wiązaniu azotu atmosferycznego (N_2). Heterocyty można spotkać m.in. u cyjanobakterii z rodzaju *Nostoc* i *Calothrix*, a także planktonowych przedstawicieli np. *Dolichospermum* czy *Aphanizomenon*. Istnieje wiele relacji symbiotycznych pomiędzy sinicami i innymi organizmami, które w większości przypadków związane są z ich zdolnością do wiązania N_2, określaną zazwyczaj jako diazotrofia, a następnie dostarczania azotu w przyswajalnej formie, np. jonów amonowych (NH_4^+), do symbiotycznego partnera (RAVEN 2002). Najczęstszą postacią, w jakiej cyjanobakterie zawiązują symbiozę, jest forma z ruchliwkami (ruchliwka – hormogonium). Jest to wielokomórkowy twór, który umożliwia cyjanobakteriom poruszanie się, a także służy do rozmnażania wegetatywnego. Hormogonia charakteryzuje przede wszystkim ślizgowa ruchliwość, niewielkie rozmiary komórek i brak heterocyt. Cyjanobakterie z ruchliwkami, uwolnione z otoczki macierzystej kolonii przekształcają się w nową generację cyjanobakterii. Cyjanobakterie mogą pogrubić ścianę komórkową i wytworzyć tzw. akinety będące formami przetrwalnikowymi (MEEKS i współaut. 2002).

Swoje niebieskawe zabarwienie, jak również i nazwę, sinice zawdzięczają obecności barwnika fikocyjaniny. Jednak sinice mogą również występować w innych kolorach, od zielonego, poprzez żółtawy i czerwono-fioletowy, aż do brązowego. Jest to możliwe dzięki obecności także innych barwników w ich komórkach. Zieloną barwę zapewnia chlorofil *a*, czerwono-różową fikoerytryna, natomiast żółto-pomarańczową karotenoidy (PRIETO i współaut. 2010).

Cyjanobakterie, jako pierwsze organizmy żywe, które pojawiły się na Ziemi, były zdolne do przeprowadzania fotosyntezy oksygenicznej (tlenowej), przyczyniając się do wzbogacenia atmosfery ziemskiej w tlen cząsteczkowy (O_2). Wytworzenie O_2, jako produktu ubocznego fotosyntezy, spowodowało zmianę składu atmosfery ziemskiej, która zaczęła akumulować znaczne ilości tego gazu. Wzrost zawartości tlenu w środowisku rozpoczął się ok. 2,4 mld lat temu i określany jest mianem wielkiego wydarzenia oksygenacyjnego (ang. Great Oxygenation Event) (LIGRONE 2019).

Podobnie jak rośliny, cyjanobakterie posiadają dwa fotosystemy: fotosystem I (PSI) i fotosystem II (PSII). Źródłem elektronów w fotosyntezie tlenowej jest woda, która ulega utlenieniu w PSII, a jednym z produktów tej reakcji jest O_2. Jednak w odróżnieniu od roślin, cyjanobakterie wykorzystują zbierające światło anteny, tzw. fikobilisomy, które zawierają głównie wspomnianą wcześniej fikocyjaninę i fikoerytrynę. Anteny te połączone z PSII i PSI są głównymi kompleksami odpowiedzialnymi za zbieranie światła, zlokalizowanymi razem z fotosystemami w membranach tylakoidowych (BRYANT i FRIGAARD 2006).

CZYM JEST SYMBIOZA? – GARŚĆ PODSTAWOWYCH INFORMACJI

Symbioza opisywana jest jako bliska i często długoterminowa biologiczna interakcja pomiędzy minimum dwoma różnymi gatunkami, określanymi jako symbionty. W przypadku cyjanobakterii zawiązujących symbiozę mówi się o cyjanobiontach. Interakcje te mogą przyjmować formę mutualizmu – wtedy przynoszą korzyści obu zaangażowanym stronom, lub też formę komensalizmu, w którym korzyści odnosi jedna ze stron, podczas gdy druga nie ma w takiej relacji żadnych zysków ani strat. Do symbiozy często zalicza się także pasożytnictwo, określające relację, w której jeden gatunek „zyskuje", podczas gdy inny „traci". Warto zwrócić uwagę na fakt, iż czasem nie jest wcale tak łatwo dokonać analizy zysków i strat u organizmów pozostających ze sobą w symbiozie (ADAMS i DUGGAN 2012).

Symbiotyczna relacja pomiędzy gatunkami może być obligatoryjna lub fakultatywna. Symbioza obligatoryjna jest konieczna dla przeżycia przynajmniej jednego z zaangażowanych w tę interakcję organizmu, natomiast fakultatywna może dawać korzyści z bycia razem, ale nie jest konieczna do przetrwania symbiontów tworzących taki układ. Inny podział symbiozy zależy od „miejsca bytowania" jednego gatunku symbiotycznego względem drugiego. Mówimy wtedy o symbiozie ekto- lub endobiotycznej. W przypadku pierwszej relacji organizm symbiotyczny znajduje się na powierzchni drugiego, który

określany jest w omawianej interakcji jako gospodarz. Jej przykładem może być interakcja owadów z organizmami roślinnymi. Endosymbioza natomiast polega na tym, iż jeden z symbiontów żyje we wnętrzu komórek lub tkanek gospodarza. Dzieje się tak np. u bakterii wiążących azot w brodawkach korzeniowych roślin (BERGMAN i współaut. 2007, LOUIE 2010, ADAMS i współaut. 2013).

Co ciekawe, tzw. teoria endosymbiotycznego pochodzenia chloroplastów i mitochondriów w komórkach eukariotycznych mówi o tym, iż organelle te powstały na skutek endosymbiozy, w której wolno żyjące organizmy prokariotyczne, znalazły się wewnątrz komórek innych organizmów, a redukcja ich funkcji życiowych doprowadziła do wykształcenia się współczesnych chloroplastów i mitochondriów (BOOTH 2013). Zgodnie z tą teorią chloroplasty roślin i glonów są efektem endosymbiozy komórek organizmów podobnych do współczesnych cyjanobakterii, która miała miejsce ok. 1 miliard lat temu (ZIMORSKI i współaut. 2014).

Symbiotyczne interakcje pomiędzy mikroorganizmami a makroorganizmami udokumentowano wśród wielu gatunków. Uważa się nawet, że wszystkie makroorganizmy w warunkach naturalnych są zaangażowane w relacje symbiotyczne z mikroorganizmami (OLIVER i RUSSEL 2016). Cyjanobakterie, o których mowa w niniejszym artykule, mogą prowadzić zarówno symbiozę endobiotyczną, żyjąc w tkankach gospodarza, jak i symbiozę ektobiotyczną obecną u roślin, głównie wodnych, na powierzchni których mogą rozwijać się cyjanobakterie. Sinice wchodzą także w interakcje symbiotyczne z innymi mikroorganizmami, glonami, grzybami, roślinami, a nawet niewielkimi zwierzętami (CARPENTER i FOSTER 2007, ADAMS i DUGGAN 2012). Ciekawym przypadkiem jest również relacja o charakterze symbiotycznym pomiędzy wirusami (tzw. cyjanofagami) a cyjanobakteriami, która jest intensywnie badana od kilkunastu lat (MANN i współaut. 2005, SULLIVAN i współaut. 2006, MILLARD i współaut. 2009).

W niniejszej pracy postanowiliśmy przybliżyć czytelnikowi najnowsze dane dotyczące niezwykle ciekawych interakcji symbiotycznych różnych grup organizmów z cyjanobakteriamii, tym bardziej, że zgodnie z naszą wiedzą na przestrzeni ostatnich kilku lat nie pojawiło się w języku polskim tego typu opracowanie. Ze względu na mnogość relacji symbiotycznych, jakie tworzą cyjanobakterie, w artykule postanowiliśmy przedstawić najciekawsze interakcje symbiotyczne. Organizmy przedstawiono w kolejności od najprostszych jednokomórkowców do najbardziej złożonych i wyspecjalizowanych.

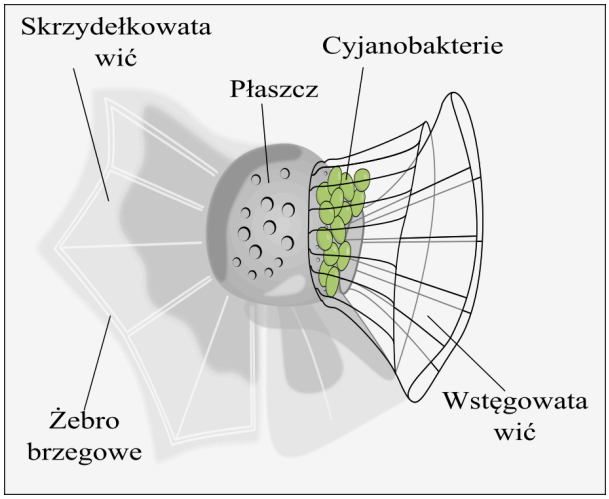
OKRZEMKI (BACILLARIOPHYCEAE)

Okrzemki to jednokomórkowe, autotroficzne glony charakteryzujące się obecnością ściany komórkowej wysyconej krzemionką. Wykazano, iż trzy rodzaje: *Rhizosolenia*, *Hemiaulus* i *Chaetoceros* tworzą interakcje symbiotyczne z cyjanobakteriami m.in. z rodzaju *Richelia* i *Calothrix* (FOSTER i współaut. 2011). Znana jest także powszechnie występująca w wodach oligotroficznych symbioza pomiędzy okrzemkami z rodzaju *Climacodium* a cyjanobakteriami podobnymi pod względem sekwencji 16S rRNA do tych wiążących azot z rodzaju *Cyanothece* (SCANLAN i POST 2008) lub *Crocosphaera* (FOSTER i współaut. 2011). W relacji symbiotycznej sinice-okrzemki, cyjanobionty odpowiadają za wiązanie azotu i przekazywanie jego przyswajalnych form (np. NH_4^+) swemu gospodarzowi, w zamian zyskując środowisko do rozwoju (FOSTER i współaut. 2011, DECELLE i współaut. 2015).

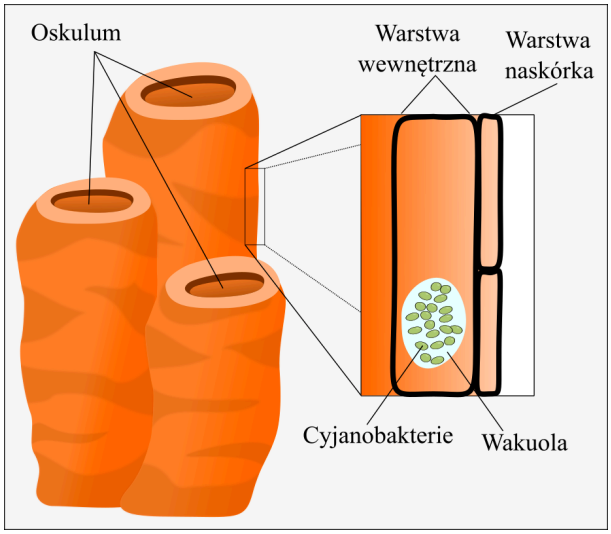
Jedną z ciekawych i intrygujących interakcji jest symbioza występująca w otwartych wodach Morza Arabskiego pomiędzy trzema partnerami: okrzemkami z gatunku *Leptocylindrus mediterraneus* tworzącymi długie, centryczne łańcuchy, pierwotniakami z gatunku *Solenicola setigera* i cyjanobakteriami z rodzaju *Synechococcus*. Mimo że symbioza ta nie jest do końca poznana, wiadomo, że okrzemki są pozbawione plastydów, co sprawia, że stają się one miejscem schronienia dla pierwotniaków. Cyjanobakterie są natomiast osadzone w macierzy większych łańcuchów *Solenicola setigera* i odpowiadają za wiązanie azotu i przekazywanie go pozostałym symbiontom (BUCK i BENTHAM 1998, GÓMEZ 2007, PADMAKUMAR i współaut. 2012).

BRUZDNICE (DINOFLAGELLATA)

Bruzdnice obejmują organizmy jednokomórkowe, często występujące także w koloniach. Mogą funkcjonować w ekosystemie jako wolno żyjące autotrofy, symbiotyczne autotrofy, miksotrofy, fagotrofy lub organizmy heterotroficzne. Symbiozę z cyjanobakteriami zaobserwowano u organizmów z klasy Dinophyceae należących do czterech rodzajów: *Ornithocercus*, *Histoneis*, *Citharistes* i *Amphisolenia*. *Amphisolenia* i *Citharistes* tworzą mutualistyczną ekto- lub endosymbiozę z cyjanobakteriami z rodzaju *Synechococcus* i *Prochlorococcus* (CARPENTER i FOSTER 2007), natomiast w przypadku *Ornithocercus* i *Histoneis* stwierdzono symbiozę z cyjanobakteriami z rodzaju *Synechococcus* i *Synechocystis* (JYOTHIBABU i współaut. 2006). U *Ornithocercus* pojawienie się barw, widzia-



Ryc. 2. Rozmieszczenie cyjanobakterii na wstęgowatej wici bruzdnicy *Ornithocercus magnificus* (wg DECELLE i współaut. 2015).



Ryc. 3. Rozmieszczenie cyjanobakterii *Aphanocapsa feldmanni* w warstwie wewnętrznej gąbki *Xestospongia muta* (wg CARPENTER i FOSTER 2007).

nych pod mikroskopem fluorescencyjnym jako żółte lub pomarańczowe, na poprzecznej, wstęgowatej wici, świadczy o obecności cyjanobakterii (GÓMEZ 2012) (Ryc. 2).

Bakterie te mogą być obecne także w niewielkich wgłębieniach z tyłu komórki, jak np. u *Parahistoneis* lub rozmieszczone są w niewielkich komorach w rowku powierzchniowym, w którym znajduje się poprzeczna wić, tak jak w przypadku *Citharistes* i *Histoneis* (SALDARRIAGA i TAYLOR 2017). Cyjanobakterie w symbiozie odpowiadają przede wszystkim za wiązanie azotu i przekazywanie go gospodarzowi. W Zatoce Akaba Morza Czerwonego zaobserwowano, iż wraz z nadejściem jesieni wzrasta liczba symbiontów, co prawdopodobnie ma związek ze zmniejszeniem dostępności azotowych składników odżywczych w wodach powierzchniowych, a tym samym zwiększoną potrzebą tworzenia symbiozy. *Dinophyceae*, występując w miejscach o niskim stężeniu tlenu, zapewniają cyjanobakteriom lepsze warunki do wiązania azotu (JYOTHIBABU i współaut. 2006, CARPENTER i FOSTER 2007).

GĄBKI (PORIFERA)

Gąbki, do których należą klasy Calcarea (gąbki wapienne) i Desmospongiae (gąbki pospolite), zaliczane są do jednych z najstarszych pod względem ewolucyjnym form zwierząt na Ziemi. Stanowią one rezerwuar dla różnorodnych mikroorganizmów, które nie są spotykane w żadnym innym miejscu. Należą do nich archeowce, bakterie i inne jednokomórkowe organizmy eukariotyczne, a także grzyby. Wszystkie te organizmy przyczyniły się w różnym stopniu do odniesienia sukcesu ekologicznego gąbek, pozwalając im na rozwój w wodach całej kuli ziemskiej (SOEST i współaut. 2012). Najnowsze badania wykazały, iż niemal wszystkie gąbki należące do klas Calcarea i Desmospongiae mogą być zamieszkane przez cyjanobakterie. Zaobserwowano jednak, iż gatunki należące do rzędów Chondrosiida, Chondrillida, Verongiida, Dictyoceratida i Scopanilida dużo częściej niż inne są miejscem bytności cyjanobiontów (KONSTANTINOU i współaut. 2018). Cyjanobakterie „współpracujące" z gąbkami należą do 4 rodzajów: *Aphanocapsa*, *Synechocystis*, *Oscillatoria* i *Phormidium* (USHER 2008). Większość cyjanobiontów występuje na warstwie dermalnej (zewnętrznej) gąbek, prowadząc ektosymbiozę. Jednym z nielicznych wyjątków jest cyjanobakteria *Aphanocapsa feldmanni* obecna w wakuolach komórek warstwy wewnętrznej. W jednej wakuoli można zaobserwować nawet kilkaset cyjanobakterii tego gatunku (CARPENTER i FOSTER 2007) (Ryc. 3).

Wykazano, iż interakcje symbiotyczne pomiędzy gąbkami a cyjanobakteriami mogą występować zarówno w wodach klimatu tropikalnego, jak i klimatu umiarkowanego (BURGSDORF i współaut. 2015). Badania sekwencji 16S rRNA u organizmów z rodzaju *Diacarnus* wykazały, że cyjanobakterie są obecne u form dorosłych i larwalnych (OREN i współaut. 2005). Zatem, bakterie te mogą być przenoszone w sposób wertykalny – z organizmu macierzystego na młode larwy. Mogą one także przemieszczać się drogą horyzontalną – z otaczającego środowiska lub wykorzystując oba te sposoby jednocześnie (KONSTANTINOU i współaut. 2018). Relację pomiędzy gąbkami a cyjanobakteriami zali-

czono do mutualizmu, w którym gospodarze (gąbki) zapewniają cyjanobakteriom schronienie m.in. przed wiciowcami (*Flagellata*) i orzęskami (*Ciliata*), a w zamian otrzymują związki odżywcze pochodzące z fotosyntezy i wiązania azotu, obronę chemiczną poprzez syntezę związków bioaktywnych oraz ochronę przed promieniowaniem UV (ERWIN i THACKER 2008, KONSTANTINOU i współaut. 2018). Cyjanobakterie uczestniczą także w syntezie toksycznych metabolitów wtórnych gąbek, chroniąc je przed rybami.

Gąbki, prowadzące symbiozę z cyjanobakteriami, są określane często jako „cyjanogąbki" (ang. cyanosponges), klasyfikowane jako fotoautotrofy i miksotrofy. Fotoautotrofy są ściśle zależne od cyjanobakterii i ich zdolności prowadzenia fotosyntezy. W celu uzyskania maksymalnej ekspozycji cyjanobakterii na światło słoneczne, mają spłaszczoną powierzchnię. Z tego samego powodu występują one w powierzchniowej strefie zbiorników wodnych. Produkty fotosyntezy transportowane są w postaci glicerolu i fosforu organicznego od cyjanobakterii do gospodarza, pokrywając w ten sposób do 50% jego zapotrzebowania na energię i 80% zapotrzebowania na węgiel. Natomiast miksotrofy również pobierają od symbiontów związki odżywcze, jednak zdolne są także do odżywiania się drobinami organicznymi poprzez filtrację (CARPENTER i FOSTER 2007). Około 30-50% gąbek zasiedlających rafy koralowe jest „cyjanogąbkami". Ich ilość waha się w zależności od regionu; przykładowo na wybrzeżu Belize mogą stanowić aż do 80-90% wszystkich gąbek (USHER 2008). Podobnie, liczba cyjanobiontów zależy od geograficznej lokalizacji i prawdopodobnie jest związana także z warunkami klimatycznymi (ALEX i współaut., 2012). „Cyjanogąbki", do których dociera światło słoneczne rozwijają się szybciej w porównaniu do gąbek nie posiadających symbiontów fotosyntetycznych (THACKER 2005, USHER 2008, FREEMAN i THACKER 2011).

KORALOWCE (ANTHOZOA)

Koralowce zaliczane są do holobiontów, organizmów eukariotycznych tworzących tzw. superorganizmy, współistniejące w symbiozie z wieloma innymi organizmami, takimi jak archeowce, bakterie, bruzdnice i grzyby. Większość symbiotycznych koralowców żyje w wodach tropikalnych ubogich w składniki odżywcze. Źródłem nieorganicznego azotu są dla nich osady i mikroorganizmy diazotroficzne.

Cyjanobakterie są wszechobecne w ekosystemach raf koralowych: mogą być częścią rafy, tworząc tzw. mikrobiality (złoża minerałów powstałe w wyniku wiązania osadów przez mikroorganizmy), mogą także funkcjonować wewnątrz i na zewnątrz raf koralowych (CHARPY i współaut. 2012). Analizy tkanek koralowców za pomocą transmisyjnego mikroskopu elektronowego wykazały, iż komórki cyjanobakterii położone są w komórkach nabłonkowych gospodarza i otoczone jego błoną komórkową i tworzą zwykle długoterminową symbiozę z komórkami gospodarza. Ponadto, w tkankach koralowców wykazano obecność cyjanobakterii posiadających gen umożliwiający wiązanie azotu, co wskazuje na ich rolę w asymilacji tego gazu (LESSER i współaut. 2007, FIORE i współaut. 2010).

Koralowce z rodzaju *Acropora*, *Pocillopora* i *Montastraea* tworzą symbiozę m.in. z cyjanobakteriami z rodzaju *Chroococcales* i *Synechococcus*, zyskując w ten sposób azot (LESSER i współaut. 2007, LEMA i współaut. 2012). Koralowce wchodzą także w interakcje symbiotyczne z innymi organizmami, m.in. z bruzdnicami z rodzaju *Symbiodinium*, które dostarczają im niezbędny do życia organiczny węgiel. Wykazano, że na znacznej głębokości obecność cyjanobakterii w ekosystemach raf koralowych zwiększa się, co wskazuje na to, iż mogą one wspomagać odżywianie *Symbiodinum* w warunkach niskiego natężenia światła (FIORE i współaut. 2010). Cyjanobakterie są eksponowane na wysokie stężenia glicerolu ze względu na jego translokację, jako głównego związku węglowego z fotosyntetyzujących bruzdnic do koralowców. Uważa się, iż obecność glicerolu ma związek z niezwykłą ultrastrukturą cyjanobakterii oraz ich charakterystyczną pomarańczową emisją fluorescencji. Glicerol uzyskiwany przez bruzdnice może służyć jako źródło energii dla cyjanobakterii do wiązania azotu (LESSER i współaut. 2004).

Cyjanobakterie odgrywają dużą rolę w ekosystemach raf koralowych, będąc głównym składnikiem społeczności epifitycznych, epilitycznych (naskalnych) i endolitycznych (wewnątrzskalnych). Poza zapewnianiem azotu w ekosystemie są także pożywieniem dla organizmów raf koralowych oraz uczestniczą w procesach zwapniania i odwapniania raf koralowych (ANDREEVA i współaut. 2020).

ŻACHWY (ASCIDIACEA)

Żachwy zaliczane do strunowców (Chordata) to organizmy morskie prowadzące osiadły tryb życia, przytwierdzone do stałego podłoża, zakopane w piasku lub mule. Jako jedyne zwierzęta posiadają celulozową ścianę komórkową (określaną jako tunika) (ALDRED i CLARE 2014).

Spośród żachw najlepiej poznane są symbiozy organizmów z rodzaju *Trididemnum* z cyjanobakteriami zaliczanymi do rodzaju *Synechocystis* i *Prochloron* (HIROSE i współaut. 2006). Znane są także interakcje pomiędzy żachwami z rodzaju *Lissoclinum* i *Diplosoma* a cyjanobakteriami z rodzaju *Acaryochloris* (LÓPEZ-LEGENTIL i współaut. 2011). Ciekawe jest, iż jeden gospodarz (w tym przypadku żachwy) może prowadzić symbiozę z więcej niż jednym gatunkiem cyjanobakterii. Przykładem są kolonie *Trididemnum* występujące na Wielkiej Rafie Koralowej, które prowadzą symbiozę z rodzajem *Prochloron* (symbioza obligatoryjna), a także z rodzajem *Oscillatoria* (symbioza fakultatywna) (HIROSE i współaut. 2009). Większość cyjanobakterii żyje na powierzchni tuniki gospodarza, jednak niektóre żachwy, jak te z rodzaju *Lissoclinum*, utrzymują symbiozę z wchłoniętymi do komórek cyjanobakteriami. Wykazano przy tym brak różnic w budowie pomiędzy cyjanobakteriamii wolno żyjącymi a cyjanobakteriamii wchłoniętymi przez żachwy (CARPENTER i FOSTER 2007). Cyjanobakterie mogą być przekazywane potomstwu przez osobniki dorosłe, co pozwala na stałe utrzymanie relacji symbiotycznej i jednocześnie zapewnia młodym osobnikom natychmiastowy „dostęp" do mikroorganizmów niezbędnych do ich przetrwania (LÓPEZ-LEGENTIL i współaut. 2011).

W wyniku symbiozy żachwy uzyskują organiczny węgiel na drodze fotosyntezy cyjanobakteryjnej (HIROSE i współaut. 2009, HIROSE 2014). Cyjanobionty są niezdolne do wiązania atmosferycznego azotu z powodu niekompletnego zestawu genów służącego do asymilacji tego gazu. Taka sytuacja ma miejsce m.in. u cyjanobakterii z rodzaju *Synechocystis* i *Prochloron*. Uważa się, że cyjanobakterie z rodzaju *Synechocystis* posiadały początkowo zestaw genów kodujących enzymy wiążące N_2, na co wskazuje ich pokrewieństwo z diazotroficznymi cyjanobakteriami z rodzaju *Cyanothece*, jednak na drodze ewolucji *Synechocystis* utraciły taką możliwość i w relacji z żachwami pobierają azot od gospodarza (TURNER i współaut. 2001). Ponadto, żachwy zawierają substancje absorbujące promieniowanie UV, takie jak aminokwasy mikosporynopodobne (ang. mycosporine-like amino acids, MAAs), zapewniając w ten sposób ochronę przed szkodliwym działaniem promieniowania UV i jednocześnie umożliwiając cyjanobakteriom pochłanianie światła aktywnego fotosyntetycznie. Co ciekawe, MAAs zawarte w osłonie żachw, syntetyzowane są właśnie przez cyjanobakterie. Niektóre z nich, należące do rodzaju *Prochloron* posiadają także zdolność do syntezy innych toksycznych związków np. patellamidów (SCHMIDT 2014). Wykazano, że toksyny te zapobiegają infekcjom oraz chronią zarówno żachwy, jak i cyjanobakterie przed drapieżnikami (HIROSE 2014). Symbioza pomiędzy żachwami a cyjanobakteriami przyciąga dużo uwagi właśnie ze względu na źródło bioaktywnych związków (MAAs, patellamidy) (LOPEZ-GUZMAN i współaut. 2020).

W przypadku organizmów morskich, poza opisanymi grupami, symbiozę z cyjanobakteriami zaobserwowano także u wiciowców (Flagellata), promienic (Radiolaria), glonów z rzędu *Dictyochales* i *Tintinnida*, makroglonów z rodzaju *Codium, Fucus* i *Hypnea* oraz u wieloszczetów z rzędu Echiuroidea (rodzaj *Ikedosoma* i *Bonellia*). Relacje te nie zostały do tej pory dogłębnie zbadane. Wiadomo, że cyjanobakterie w omawianych relacjach zaangażowane są m.in. w wiązanie azotu (GRUBE 2005, FLORENTINO 2008, CARPENTER i FOSTER 2007, RIGUAL-HERNÁNDEZ i współaut. 2010, DELMAIL i współaut., 2012, DECELLE i współaut. 2015, FOSTER i ZEHR 2019, ANDREEVA i współaut. 2020).

GRZYBY (FUNGI)

Ponad 98% gatunków grzybów wchodzących w symbiozę z mikroorganizmami fotosyntetyzującymi należy do gromady workowców (Ascomycota). Nieliczne należą do gromady podstawczaków (Basidiomycota) i grzybów niedoskonałych (Mitosporic) (OKSANEN 2006). Takie połączenie znane jest jako porost. Porosty występują w dwóch układach: dwu- i trójpartnerskich. Układ dwupartnerski to połączenie grzyba z jednym fotobiontem (zielonymi glonami lub cyjanobakteriami), a układ trójpartnerski to połączenie grzyba z obydwoma fotobiontami. Połączenie, w którym występują cyjanobakterie nazwać można „cyjanorostem" (ang. cyanolichens) (ADAMS i współaut 2012, RIKKINEN 2017).

Wśród cyjanobakterii, *Nostoc* jest najbardziej powszechnym rodzajem zdolnym do nawiązywania symbiozy z grzybami. Inne rodzaje to *Scytonema*, *Calothrix*, *Dichothrix*, *Fischerella*, *Gloeothece*, *Synechocystis*, *Chroococcidiopsis* i *Myxosarcina* (RAI i współaut. 2000).

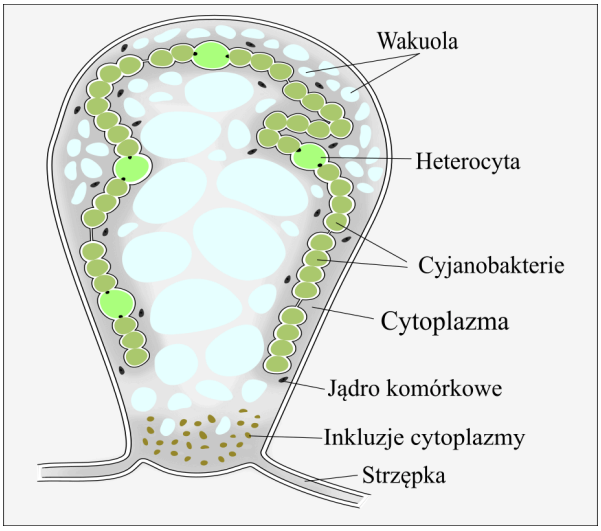
W symbiozie z workowcami cyjanobakterie ulegają strukturalno-funkcjonalnym zmianom, które umożliwiają bliską interakcję oraz wymianę składników odżywczych pomiędzy partnerami. Zmiany te obejmują modyfikację rozmiaru i kształtu komórek, brak rezerw polifosforanowych, mniej struktur wiążących CO_2, cieńszą ścianę komórkową oraz wolniejszy wzrost i podział komórek (RAI i współaut. 2000). W symbiozach tych cyjanobakterie są zlokalizowane w naroślach (tzw. cefalodiach), które mogą występować na powierzchni lub wewnątrz plechy po-

rostu. Główną rolą cyjanobakterii w takiej interakcji jest wiązanie azotu atmosferycznego i przekształcanie go do przyswajalnej formy (NH_4^+). Takie zadanie sinice spełniają przede wszystkim w układzie trójpartnerskim. Jednak w układzie dwupartnerskim, zwłaszcza gdy cefalodia zlokalizowane są na powierzchni plechy, cyjanobakterie są zdolne do aktywnego wiązania dwutlenku węgla w procesie fotosyntezy. Przenoszenie cyjanobakterii do nowych porostów następuje wraz z podziałem plechy (RIKKINEN 2017).

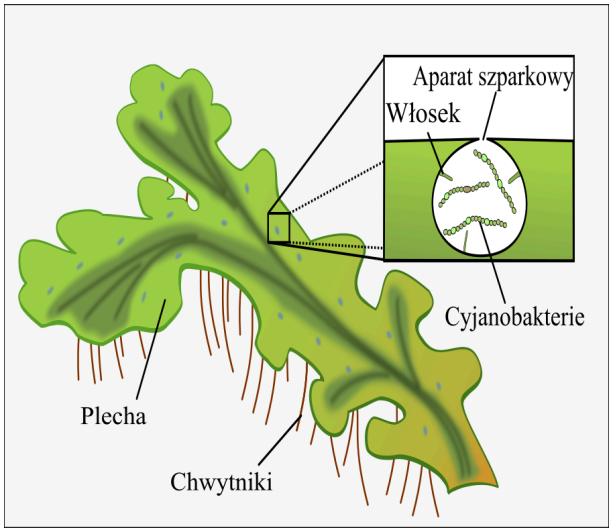
Poza typową symbiozą jaką tworzą workowce z cyjanobakteriami, występuje jeszcze jeden rodzaj symbiozy tworzony przez grzyb *Geosiphon pyriformis* z typu grzybów kłębkowych (Glomeromycota). Tworzy on jedyną znaną endosymbiozę, w której sinice żyją w cytoplazmie gospodarza. *Geosiphon pyriformis* jest grzybem mikoryzowym, który tworzy jednokomórkowe, wielojądrowe „pęcherze" o wielkości do 2 mm, będące siedliskiem endosymbiotycznych, nitkowatych sinic z rodzaju *Nostoc* (Ryc. 4). Ten rodzaj symbiozy jest symbiozą fakultatywną (KLUGE 2002). Aby doszło do wchłonięcia cyjanobakterii przez *G. pyriformis*, cyjanobakterie muszą być w ściśle określonym stadium rozwojowym. Grzyb nie rozpoznaje komórek wegetatywnych cyjanobakterii, które wytwarzają heterocyty ani stadium ruchliwek. Jedyny moment, w którym może dojść do wchłonięcia sinic, jest stadium zawiązka (tzw. primordium). Jest to stadium, w którym sinica rozpoczyna procesy syntezy DNA, przywraca regularny wzorzec wzrostu i podziału komórek oraz tworzy świeżą, galaretowatą otoczkę. Proces wchłaniania rozpoczyna się po kontakcie sinic ze strzępką grzyba. Powierzchnia strzępki grzyba wybrzusza się i zaczyna otaczać część trychomu sinicy. Po otoczeniu sinicy przez strzępki grzyba, duża ilość cytoplazmy grzyba wpływa do powstałej struktury, która następnie powiększa się i tworzy pęcherz (SCHÜSSLER i WOLF 2005). Wewnątrz pęcherza komórki cyjanobakterii dzielą się, wytwarzają heterocyty i stają się fizjologicznie aktywne. Główną rolą endosymbiotycznych cyjanobakterii jest fotosynteza i dostarczanie organicznego węgla. Wszystkie nieorganiczne składniki odżywcze, z wyjątkiem azotu, są dostarczane przez grzyba. Heterocyty powstają z taką samą częstotliwością, jak w koloniach wolno żyjących, ale w symbiozie ich ściana komórkowa jest cieńsza, co może wskazywać na niższe stężenie O_2 wewnątrz pęcherza pochodzącego od grzyba, utworzonego wokół cyjanobakterii (ADAMS i współaut. 2013).

MSZAKI (BRYOPHYTES)

Stosunkowo niewielka liczba gatunków należących do tej grupy roślin jest w stanie wchodzić w symbiozę z cyjanobakteriami (ADAMS i współaut. 2013). Do grupy mszaków zalicza się obecnie trzy klasy: wątrobowce (Marchantiophyta), glewiki (Anthocerotophyta) i mchy (Bryophyta). U glewików i wątrobowców proces infekcji jest bardzo podobny. Głównymi cyjanobiontami w tej relacji są cyjanobakterie z rodzaju *Nostoc*. Dodatkowo, u wątrobowców w warunkach laboratoryjnych, sinice z rodzaju *Calothrix* i *Chlorogloeopsis*, tworzące ruchliwki, również mogą infekować wspomniane organizmy (WEST i ADAMS 1997). W celu zwiększenia



Ryc. 4. Rozmieszczenie cyjanobakterii wewnątrz pęcherza u *Geosiphon pyriformis* (wg ADAMS i współaut 2013).



Ryc. 5. Rozmieszczenie cyjanobakterii w naturalnych zagłębieniach wątrobowca *Blasia pusilla* (wg ADAMS i współaut 2013)

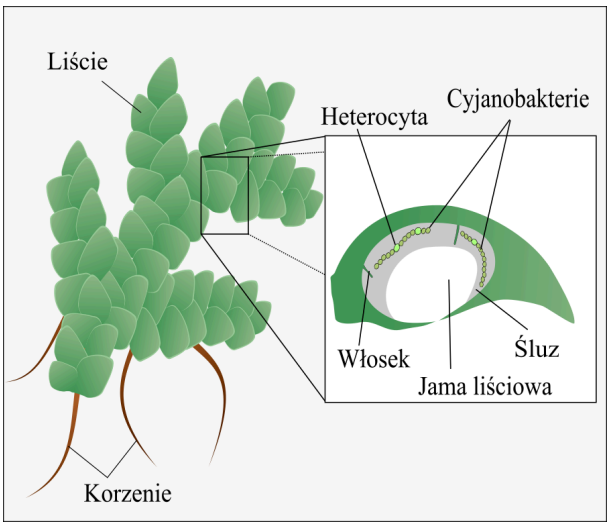
szans na symbiozę z cyjanobakteriami, glewiki i wątrobowce uwalniają do otoczenia czynniki indukujące tworzenie się hormogoniów, tzw. HIF (ang. hormogonia-inducing factors) i chemoatraktanty. Dokładna chemiczna tożsamość chemoatraktantów nie jest znana. Uważa się, iż są to cząsteczki o charakterze cukrowców. NILSSON i współaut. (2006) wykazali, że cukry takie jak arabinoza, galaktoza i glukoza stymulują chemotaksję dodatnią cyjanobakterii, czyli ruch cyjanobakterii, w formie z ruchliwkami, w kierunku źródła bodźca chemicznego; mogą więc one pełnić rolę takich chemoatraktantów. Uwolnienie HIF i chemoatraktantów następuje w czasie ,,głodu" azotowego gospodarza (ADAMS i współaut 2013). W przypadku wątrobowców, cyjanobakterie posiadające ruchliwki dostają się do ich wnętrza przez naturalne otwory w skórce (m.in. aparaty szparkowe) (Ryc. 5), natomiast u glewików zatrzymują się w jamach śluzowych. Po dotarciu do celu sinice tracą mobilność i rozpoczynają wytwarzanie heterocyt (KIMURA i NAKANO 1990). W odpowiedzi na kolonizację gospodarz wykształca rozgałęzione, wielokomórkowe włoski, które rozprzestrzeniają się wśród komórek cyjanobakterii, zwiększając powierzchnię kontaktu i zapewniając wymianę składników odżywczych. Taka zwiększona sygnalizacja pomiędzy gospodarzem a cyjanobiontem prowadzi do zsynchronizowanego wzrostu i rozwoju obu symbiontów. Po zakończeniu kolonizacji gospodarz może wydzielać czynniki hamujące tworzenie się hormogoniów, tzw. HRF (ang. hormonogonia represing factors), które zatrzymują różnicowanie ruchliwek u cyjanobakterii. HRF powodują także rozwój heterocyt u cyjanobiontów, czego konsekwencją jest rozpoczęcie wiązania N_2. Tym samym sygnał HRF hamuje działanie HIF i zapobiega ponownemu formowaniu się ruchliwek przez cyjanobakterie w organizmie gospodarza (RAI i współaut. 2000).

Jedynie cztery spośród 340 rodzajów wątrobowców wchodzą w relacje symbiotyczne z cyjanobakteriami. Dwa z nich (*Marchantia* i *Porella*) tworzą symbiozę ektobiotyczną, podczas gdy dwa kolejne (*Blasia* i *Cavicularia*) prowadzą symbiozę endobiotyczną. W przypadku glewików cztery z sześciu rodzajów (*Anthoceros, Phaeoceros, Notothylas* i *Dendroceros*) tworzą symbiozę endobiotyczną (MEEKS 1990).

Mchy tworzą z sinicami głównie symbiozę ektobiotyczną. Wyjątkiem są przypadki, gdzie sinice zasiedlają martwe komórki gospodarza wypełnione wodą. Przykładami mchów, które tworzą symbiozę z cyjanobakteriami są *Pleurozium schreberi* i *Hylocomium splendens.* Symbiozę tworzą sinice z rodzaju *Nostoc*, *Stigonema* i *Calothrix*. Długo sądzono, że mchy nie posiadają żadnych specyficznych mechanizmów przyciągania sinic, jak to ma miejsce u glewików i wątrobowców, a powstałe symbiozy są kwestią przypadku (SOLHEIM i ZIELKE 2002). BAY i współaut. (2013), na podstawie swoich badań, jako jedyni wykazali, że mchy aktywnie wabią cyjanobakterie także wydzielając HIF i chemoatraktanty w czasie niedoboru przyswajalnego azotu. Po zasiedleniu, sinice żyjące na gospodarzu dostarczają mu azot, który gromadzi się w tkance mchu i jest albo szybko uwalniany poprzez wypłukiwanie z żywej tkanki, albo powoli uwalniany w wyniku rozkładu martwych tkanek gospodarza (BERG i współaut. 2013).

PAPROCIE (POLYPODIOPSIDA)

Jedynym przykładem symbiozy cyjanobakterii z paprociami jest wodna paproć z rodzaju *Azolla*. Jest to rodzaj obejmujący tylko 8 gatunków paproci żyjących na powierzchni wód stojących, takich jak stawy, jeziora lub rowy melioracyjne. *Azolla* spp. ma dwa rodzaje liści – liście niefotosyntetyczne, które unoszą się na powierzchni wody, oraz liście fotosyntetyczne (asymilacyjne), z których każdy zawiera symbiotyczną jamę liściową. Wszystkie gatunki z rodzaju *Azolla* mają w każdym liściu asymilacyjnym symbiotyczne cyjanobakterie z rodzaju *Nostoc* i *Anabena*, które wiążą N_2. Wewnątrz jamy liściowej znajdują się wyspecjalizowane włoski, które biorą udział w wymianie składników odżywczych, sacharozy i jonów NH_4^+, pomiędzy symbiontami (SMALL i DARBYSHIRE 2011) (Ryc. 6).

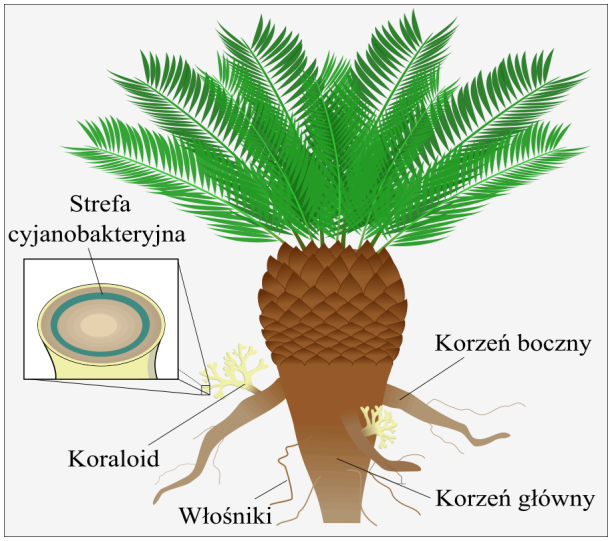


Ryc. 6. Rozmieszczenie cyjanobakterii wewnątrz jamy liściowej paproci *Azolla caroliniana* (wg ADAMS i współaut 2013)

W tym przypadku relacja cyjanobakteria-roślina ma charakter permanentny, w którym zamiast ponownie zasiedlać gospodarza, sinice synchronizują swój rozwój ze wzrostem gospodarza przez cały jego cykl życiowy. Zasiedlając jamę liściową infekują nowo wyrastające liście i wraz z fragmentacją pędu (główna droga rozmnażana paproci) przenoszą się na kolejne osobniki. W rozmnażaniu generatywnym sinice kolonizują tkankę wytwarzającą zarodniki (sporokarp), wnikają do wnętrza zarodników, a po zapłodnieniu zarażają powstający liść zarodkowy (PERKINS i PETER 1993).

NAGONASIENNE (GYMNOSPERMAE)

W przypadku nagonasiennych potwierdzono tylko jedną relację symbiotyczną. Cyjanobakterie żyjące w związku z sagowcami (Cycadales) zostały po raz pierwszy opisane w XIX w., a partnerstwo to jest nadal jedynym znanym przykładem naturalnie występującej symbiozy korzeń-cyjanobakteria (ADAMS i współaut. 2013). Wszystkie badane do tej pory gatunki sagowców są w stanie stworzyć symbiozę z cyjanobakteriami wiążącymi azot (głównie z rodzaju *Nostoc*), widoczną jako ciemnoniebiesko-zielone pasmo (strefa cyjanobakteryjna) pomiędzy wewnętrzną i zewnętrzną warstwą korową w tak zwanych korzeniach koralowych (koraloidach). Koraloidy sagowców rozwijają się z tkanki okolnicy korzeni wtórnych lub korzeni przybyszowych wyeksponowanych na powierzchnię gleby. Nie występują one wyłącznie na powierzchni gleby, można je również znaleźć na głębokości około 30 cm poniżej jej poziomu (MILINDASUTA 1975) (Ryc. 7).

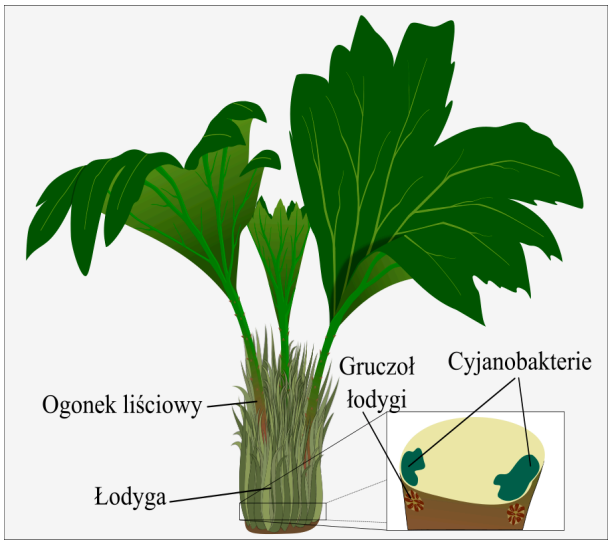


Ryc. 7. Rozmieszczenie cyjanobakterii wewnątrz koraloidów *Cycas rezoluta* (wg ADAMS i współaut 2013).

Wnikanie sinic może nastąpić na każdym etapie rozwoju korzeni koralowych, a ich obecność wyzwala dalszy wzrost i zmiany rozwojowe tych korzeni. Sposób wnikania cyjanobakterii jest nadal niejasny, chociaż sugerowane punkty dostępu obejmują naturalne otwory (przetchlinki), pęknięcia w ryzodermie lub przez osłonkę brodawek (LINDBLAD 2009). Po przedostaniu się do korzenia, cyjanobakterie migrują w kierunku strefy cyjanobakteryjnej, pomiędzy korą wewnętrzną i zewnętrzną, przez kanał utworzony w korze zewnętrznej, który prawdopodobnie powstał przez oddzielenie, zniekształcenie i zniszczenie komórek korowych (NATHANIELSZ i STAFF 1975). Zasiedlanie korzeni odbywa się poprzez formy z ruchliwkami i jest odpowiedzią na chemoatraktanty wytwarzane przez roślinę. Ponieważ koraloidy sagowców znajdują się pod ziemią, ilość światła jaką otrzymują cyjanobakterie jest niewielka lub nie ma jej wcale. Dlatego cyjanobakterie pozyskują organiczny węgiel od gospodarza (LINDBLAD 2009). W zamian za węgiel, który otrzymują od sąsiednich komórek wegetatywnych, heterocyty dostarczają azot. Pomimo przekazywania gospodarzowi większości związanego azotu w postaci jonów NH_4^+, cyjanobakterie nie wykazują objawów głodu azotowego, ponieważ posiadają duże źródło azotu w postaci cyjanoficyny, która jest jego wyspecjalizowanym rezerwuarem. Ponadto, karboksysomy i fikobiliproteiny mogą być degradowane w warunkach niedoboru azotu (MEEKS i ELHAI 2002).

OKRYTONASIENNE (ANGIOSPERMAE)

Parzeplinowate (Gunneraceae) są jedyną rodziną okrytonasiennych, o której wiadomo, że tworzy unikatową relację endosymbiozy z sinicami z rodzaju *Nostoc*. Sinice dostają się do rośliny poprzez gruczoły u podstawy liścieni, które rozwijają się w pełni tylko w warunkach niedoboru azotu u gospodarza. Gruczoły rośliny składają się z zespołu maksymalnie dziewięciu brodawek otaczających brodawkę centralną. Zlokalizowane są one u podstawy każdego nowego ogonka liściowego i, gdy nie ma w nich cyjanobakterii, wydzielają bogaty w węglowodany śluz. Zasiedlone przez sinice gruczoły są natomiast zamknięte i nie wydzielają śluzu. Śluz odgrywa kluczową rolę w procesie infekcji. Składa się on z wysoko glikozylowanych białek arabinogalaktanu (ang. arabinogalactan-proteins, AGP) i stymuluje nie tylko wzrost, ale także różnicowanie ruchliwek (RASMUSSEN i współaut. 1996) (Ryc. 8).



Ryc. 8. Rozmieszczenie cyjanobakterii wewnątrz łodygi *Gunnera manicata* (wg ADAMS i współaut 2013).

Pomiędzy brodawkami a tkankami łodygi znajdują się wgłębienia, przez które uwalniany jest śluz. Sinice wykorzystują te wąskie kanały, aby dostać się do ciemnego wnętrza łodygi rośliny. Potencjalny atraktant musi być uwolniony przez roślinę prawdopodobnie razem ze śluzem, żeby zwabić sinice do kanału gruczołu. Po dotarciu do dna kanału gruczołu cyjanobakterie wnikają do wnętrza drobnych komórek merystematycznych, a rozwój ruchliwek zostaje zahamowany. Taki stan prawdopodobnie jest spowodowany obecnością HRF podobnych do tych, które występują u glewików i wątrobowców (MEEKS i ELHAI 2002). Cukry wewnątrz gruczołów skolonizowanych przez sinice hamują różnicowanie ruchliwek, co może świadczyć o ich działaniu jako HRF (KHAMAR i współaut. 2010).

Podobnie, jak w przypadku większości innych symbioz z roślinami, główną funkcją cyjanobakterii w tej relacji jest pokrycie całkowitego zapotrzebowania gospodarza na azot. Dzieje się to za pomocą heterocyt, które wiążą azot i uwalniają go w postaci jonów NH_4^+ (SILVESTER i współaut. 1996). Ponieważ sinice wewnątrz gospodarza nie mają dostępu do światła całe zapotrzebowanie na organiczny węgiel spoczywa na roślinie (KHAMAR i współaut. 2010). Bytowanie wewnątrz komórek gospodarza chroni cyjanobakterie przed drapieżnikami, ale również ogranicza możliwości wytwarzania nowej generacji cyjanobakterii (ADAMS i współaut. 2013).

WIRUSY

Ciekawą interakcją wydaje się być symbioza wirusów z cyjanobakteriami. Cyjanofagi to wirusy cyjanobakteryjne występujące w środowisku wodnym. Zbudowane są zazwyczaj z dwudziestościennej białkowej głowy (kapsydu) wypełnionej dwuniciowym DNA i białkowego ogona. Wirusy tworzące symbiozę można zaklasyfikować do trzech morfologicznie zdefiniowanych rodzin: Podoviridae, Myoviridae i Siphoviridae, różniących się wielkością kapsydu i długością ogona. Cyjanofagi infekują wiele gatunków sinic i są kluczowymi regulatorami populacji sinic w środowisku wodnym. Wirusy z rodziny Podoviridae i Siphoviridae są bardzo specyficzne pod względem wyboru gospodarza, podczas gdy Myoviridae infekują szerszy zakres gospodarzy (SULLIVAN i współaut. 2006).

Cyjanofagi są ważnymi czynnikami przenoszenia informacji genetycznej z jednego organizmu do drugiego wśród sinic morskich. Morskie cyjanofagi, szczególnie te z rodziny Myoviridae, posiadają kilka genów warunkujących proces fotosyntezy. Geny te obejmują *psbA* i *psbD* kodujące dwa główne białka D1 i D2, które wchodzą w skład białek rdzeniowych PSII (MILLARD i współaut. 2009). Wirusowe geny PSII ulegają ekspresji w momencie infekcji cyjanobakterii przez wirusa, w celu zachowania aktywności aparatu fotosyntetycznego komórki przez cały cykl infekcyjny. Ponieważ maksymalna produkcja nowych cyjanofagów w gospodarzu jest zależna od jego aktywności fotosyntetycznej, a ekspresja genu *psbA* gospodarza ulega zmniejszeniu podczas infekcji, ekspresja genów kodowanych przez cyjanofagi prawdopodobnie pozwala na dalsze prowadzenie fotosyntezy podczas infekcji, zapewniając wzrost cyjanobakterii, a zarazem zwiększając w ten sposób wytwarzanie nowych cząsteczek wirusa (LINDELL i współaut. 2005).

Spośród innych genów kodowanych przez cyjanofagi należące do rodziny Myoviridae, które mogą odgrywać rolę w zmianie aktywności fotosyntetycznej komórki cyjanobakterii, można wymienić np.: *ho1* (koduje oksygenazę hemową), *pcyA* (koduje oksydoreduktazę fykocyjanobiliny:ferredoksyny), *pebS* (koduje syntazę fykoerytrobiliny), *petE* (koduje plastocyaninę) i *petF* (koduje ferredoksynę) (MANN i współaut. 2005, SULLIVAN i współaut. 2006, MILLARD i współaut. 2009) .

Kodowane przez wirusy białka mogą być w komórce gospodarza ukierunkowane na wiele różnych procesów, które są nie tylko ważne dla optymalizacji reprodukcji wirusa, ale także zapewniają przetrwanie zainfekowanej komórki do momentu jej rozpadu (lizy). Wnikanie fagowego DNA i jego replikacja, w połączeniu z przetrwaniem komórki cyjanobakteryjnej, zapewniają możliwość horyzontalnego transferu materiału genetyczne-

go u morskich cyjanobakterii (ZBOROWSKYA i LINDELLA 2019).

PODSUMOWANIE

Symbiozy z cyjanobakteriami są szeroko rozpowszechnione zarówno w środowisku morskim, gdzie cyjanobakterie współpracują z takimi organizmami jak protisty (okrzemki, bruzdnice, promienice), wodorosty, gąbki, koralowce i żachwy, jak i w środowisku lądowym (symbiozy z mszakami, grzybami, paprociami oraz roślinami nasiennymi). Część z nich jest bardzo dobrze opisana i udokumentowana, jednak wiele z nich wymaga dalszych badań. Najwięcej relacji symbiotycznych powstaje w oparciu o możliwość wiązania azotu atmosferycznego przez cyjanobakterie, a następnie przekazywanie go w przyswajalnej formie organizmom gospodarza. Cyjanobakterie są znaczącą „siłą napędową" w ewolucji swych gospodarzy i umożliwiają im pomyślną kolonizację i rozmnażanie w siedliskach, w których mogłoby to być trudne lub nawet niemożliwe.

Poznanie, jakie korzyści otrzymują organizmy zaangażowane w relację symbiotyczną i jak się zachowują, aby zmaksymalizować korzyści z takiego związku powinny być szerzej zbadane. Identyfikacja molekularnych i fizjologicznych mechanizmów, które leżą u podstaw relacji symbiotycznej cyjanobiont-gospodarz, pozwoli w pełni zrozumieć symbiozę i jej wpływ na rozwój, a nawet ewolucję organizmów tworzących taką interakcję.

Ciekawą perspektywą zdaje się być również możliwość wykorzystania symbiozy cyjanobakterie-rośliny w rolnictwie. Przykładem jest tu omawiana wcześniej wodna paproć z rodzaju *Azolla*, która stosowana jest jako zielony nawóz, a związany azot jest przekazywany roślinom uprawnym. Poza tym, pomimo że symbioza cyjanobakterii z bruzdnicami lub okrzemkami nie jest jeszcze dokładnie zbadana, to wiadomo, że zdolność do wiązania azotu może wpływać na dostępność tego pierwiastka w otwartych ekosystemach wodnych.

Streszczenie

Cyjanobakterie (sinice) są grupą prokariontów o dużym znaczeniu dla środowiska, odpowiedzialną przede wszystkim za główną część globalnego wiązania dwutlenku węgla i azotu. Wchodzą one w interakcje symbiotyczne z organizmami o zróżnicowanym statusie taksonomicznym. Interesujący przykład stanowią także interakcje cyjanobakterii z wirusami (cyjanofagami). Sinice są również istotną siłą napędową w ewolucji swych gospodarzy. Zapewniają im wiązanie azotu atmosferycznego (N_2), produkty fotosyntezy, substancje absorbujące promieniowanie UV i toksyny, które chronią gospodarza przed szkodliwymi czynnikami środowiska. Natomiast cyjanobakterie otrzymują od gospodarza środowisko do wzrostu i rozwoju, wolne od drapieżników i ekstremalnych warunków naturalnych. W niniejszej pracy przedstawiono najbardziej znane i najczęściej spotykane relacje symbiotyczne pomiędzy cyjanobakteriami a organizmami zarówno morskimi, jak i lądowymi. Część interakcji symbiotycznych może być z powodzeniem wykorzystywana m.in. w rolnictwie, poprzez zapewnienie przyswajalności azotu przez rośliny uprawne, a także w otwartych wodach morskich, gdzie dostępność tego pierwiastka wpływa pozytywnie na rozwój lokalnych ekosystemów.

LITERATURA

ADAMS D. G., DUGGAN P. S., 2012. *Signalling in Cyanobacteria-Plant Symbiosis*. [W:] *Signaling and communication in plant symbiosis*. PEROTTO S., BALUSKA F. (red.). Springer, Berlin, Heidelberg, 93-121.

ADAMS D. G., DUGGAN P. S., JACKSON O., 2012. *Cyanobacterial symbioses*. [W:] *Ecology of Cyanobacteria II*. WHITTON B. (red.). Springer, Dordrecht 593-647.

ADAMS D. G., BERGMAN B., NIERZWICKI-BAUER S. A., DUGGAN P. S., RAI A. N., SCHÜSSLER A., 2013. *Cyanobacterial-Plant Symbioses*. [W:] *The Prokaryotes - prokaryotic biology and symbiotic associations*. ROSENBERG E., DELONG E.F., LORY S., STACKEBRANDT E., THOMPSON F. (red.). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 359-400.

ALDRED N., CLARE A. S., 2014. *Mini-review: Impact and dynamics of surface fouling by solitary and compound ascidians*. J. Bioadhes. Biofilm Res. 30, 259-270.

ALEX A., VASCONCELOS V., TAMAGNINI P., SANTOS A., ANTUNES A., 2012. *Unusual symbiotic cyanobacteria association in the genetically diverse intertidal marine sponge Hymeniacidon perlevis (Desmospongiae, Halichondrida)*. PloS One 7, doi.org/10.1371/journal.pone.0051834.

ANDREEVA N. A., MELNIKOV V. V., SNARSKAYA D. D., 2020. *The role of cyanobacteria in marine ecosystems*. Rus. J. Mar. Bio. 46, 154-165.

BAY G., NAHAR N., OUBRE M., WHITEHOUSE M. J., WARDLE D. A., ZACKRISSON O., NILSSON M. C., RASMUSSEN U., 2013. *Boreal feather mosses secrete chemical signals to gain nitrogen*. New Phytol. 200, 54-60.

BERG A., DANIELSSON Å., SVENSSON B. H., 2013. *Transfer of fixed-N from N2-fixing cyanobacteria associated with the moss Sphagnum riparium results in enhanced growth of the moss*. Plant Soil 362, 271-278.

BERGMAN B., RAI A., RASMUSSEN U., 2007. *Cyanobacterial associations*. [W:] *Associative and endophytic nitrogen-fixing bacteria and cyanobacterial associations. Nitrogen Fixation: Origins, Applications, and Research Progress*. ELMERICH C., NEWTON W. E. (red.). Springer, Dordrecht, 257-301.

BOOTH A., 2013. *Symbiosis, selection and individuality*. Biol. Philosophy 29, 657-673.

BRYANT D. A., FRIGAARD N. U., 2006. *Prokaryotic photosynthesis and phototrophy illuminated*. Trends Microbiol. 14, 1-30.

BUCK K. R., BENTHAM W. N., 1998. *A novel symbiosis between a cyanobacterium, Synechococcus sp., an aplastidic protest, Solenicola setigera, and a diatom, Leptocylindrus Mediterraneus, in the open ocean*. Marine Biol. 132, 349-355.

BURGSDORF I., SLABY B. M., HANDLEY K. M., HABER M., BLOM J., MARSHALL C. W., GILBERT J. A., HENTSCHEL U., STEINDLER L., 2015. *Lifestyle Evolution in Cyanobacterial Symbionts of Sponges*. mBio 6, 3.

CARPENTER E., FOSTER R. A., 2007. *Marine cyanobacterial symbioses*. [W:] *Cyanobacteria in symbiosis*. RAI A. N., BERGMAN B., RASMUSSEN U. (red.). Springer, Dordrecht, 11-17.

CHARPY L., CASARETO B. E., LANGLADE M. J., SUZUKI Y., 2012. *Cyanobacteria in coral reef ecosystems: a review*. J. Mar. Biol. 2012, 1-9.

DECELLE J., COLIN S., FOSTER R. A., 2015. *Photosymbiosis in marine planktonic protists*. [W:] *Marine Protists*. OHTSUKA S., SUZAKI T., HORIGUCHI T., SUZUKI N., NOT F. (red.). Springer, Tokyo, 465-500.

DELMAIL D., GRUBE M., PARROT D., COOK-MOREAU J., BOUSTIE J., LABROUSSE P., TOMASI S., 2012. *Halotolerance in lichens: symbiotic coalition against salt stress*. [W:] *Ecophysiology and responses of plants under salt stress*. AHMAD P., AZOOZ M. M., PRASAD M. N. V. (red.). Springer-Verlag New York, 115-148.

ERWIN P. M. E., THACKER R. W., 2008. *Phototrophic nutrition and symbiont diversity of two Caribbean sponge-cyanobacteria symbioses*. Mar. Ecol. Progr. Ser. 362, 139-147.

FIORE C. L., JARETT J. K., OLSON N. D., LESSER M. P., 2010. *Nitrogen fixation and nitrogen transformations in marine symbioses*. Trends Microbiol. 18, 455-463.

FLORENTINO J., 2008. First *record of pyrenocollema halodytes (Nyl.) R. Harris (Pyrenulales: Pyrenulaceae) from the Maltese Islands (Central Mediterranean)*. Central Mediterranean Naturalist 4, 213-219.

FOSTER R. A., ZEHR J. P., 2019. *Diversity, genomics and distribution of Phytoplankton-Cyanobacterium single-cell symbiotic associations*. Ann. Rev. Microbiol. 73, 435-456.

FOSTER R. A., KUYPERS M. M. M., VAGNER T., PAERL R. W., MUSAT N., ZEHR J. P., 2011. *Nitrogen fixation and transfer in open ocean diatom-cyanobacterial symbioses*. ISME J. 5, 1484-1493.

FREEMAN C. J., THACKER R. W., 2011. *Complex interactions between marine sponges and their symbiotic microbial communities*. Linnol. Oceanography 56, 1577-1586.

GÓMEZ F., 2007. *The consortium of the protozoan Solenicola setigera and the diatom Leptocylindrus mediterraneus in the Pacific Ocean*. Acta Protozool. 46, 15-24.

GÓMEZ F., 2012. *A quantitative review of the lifestyle, habitat and trophic diversity of dinoflagellates (Dinoflagellata, Alveolata)*. Syst. Biodivers. 10, 267-275.

GRUBE M., 2005. *Frigidopyrenia – a new genus for a peculiar subarctic lichen, with notes on similar taxa*. Phyton 45, 305-318.

HIROSE E., 2014. *Ascidian photosymbiosis: diversity of cyanobacterial transmission during embryogenesis. Genesis*. J. Genetics Develop. 53, 121-131.

HIROSE E., HIROSE M., NEILAN B. A., 2006. *Localization of symbiotic Cyanobacteria in the Colonial Ascidian Trididemnum miniatum (Didemnidae, Ascidiacea)*. Zool. Sci. 23, 435-442.

HIROSE E., NEILAN B. A., SCHMIDT E. W., MURAKAMI A., 2009. *Enigmatic life and evolution of Prochloron and related Cyanobacteria inhabiting colonial ascidians*. [W:] *Handbook on Cyanobacteria*. GAULT P. M., MARLER H. J. (red.). Nova Science Publishers, 161-189.

JYOTHIBABU R., MADHU N. V., MAHESWARAN P. A., ASHA DEVI C. R., THANGAVEL B., NAIR K. K. C., ACHUTHANKUTTY C. T., 2006. *Environmentally-related seasonal variation in symbiotic associations of heterotrophic dinoflagellates with cyanobacteria in the western Bay of Bengal*. Symbiosis 42, 51-58.

KAŠTOVSKÝ J., HAUER T., GERIŠ R., CHATTOVÁ B., JURÁŇ J., LEPŠOVÁ-SKÁCELOVÁ O., PITELKOVÁ P., PUZSTAI M., ŠKALOUD P., ŠŤASTNÝ J., ČAPKOVÁ K., BOHUNICKÁ M., MÜHLSTEINOVÁ R., 2018. *Atlas sinic a řas České republiky*. Powerprint, Praga, 9.

KHAMAR H. J., BREATHWAITE E. K., PRASSE C. E., FRALEY E. R., SECOR C. R., CHIBANE F. L., ELHAI J., CHIU W.-L., 2010. *Multiple Roles of Soluble Sugars in the Establishment of Gunnera-Nostoc Endosymbiosis*. Plant Physiol. 154, 1381-1389.

KIMURA J., NAKANO T., 1990. *Reconstitution of a Blasia–Nostoc symbiotic association under axenic conditions*. Nova Hedwigia Band 50, 191-200.

KLUGE M., 2002. *A fungus eats a cyanobacterium: the story of the Geosiphon pyriformis endocyanosis*. Proc. Royal Irish Acad. 102B, 11-14.

KOMAREK J., JOHANSEN J. R., 2015a. *Coccoid cyanobacteria*. [W:] *Freshwater Algae of North America*. WEHR J. D., SHEATH R. G., KOCIOLEK J. P. (red.). Elsevier Inc., 75-133.

KOMAREK J., JOHANSEN J. R., 2015b. *Filamentous cyanobacteria*. [W:] *Freshwater Algae of North America*. WEHR J. D., SHEATH R. G., KOCIOLEK J. P. (red.). Elsevier Inc., 135-235.

KONSTANTINOU D., GEROVASILEIOU V., VOULTSIADOU E., GKELIS S., 2018. *Sponges-Cyanobacteria associations: global diversity overview and new data from the Eastern Mediterranean*. PloS One 13, 3.

LAU E., NASH C. Z., VOGLER D. R., CULLING K. W., 2005. *Molecular diversity of cyanobacteria inhabiting coniform structures and surrounding mat in a Yellowstone Hot Spring*. Astrobiology 5, 83-92.

LEMA K. A., WILLIS B. L., BOURNE D. G., 2012. *Corals Form Characteristic Associations with Symbiotic Nitrogen-Fixing Bacteria*. Appl. Environ. Microbiol. 3136-3144.

LESSER M. P., MAZEL C. H., GORBUNOV M. Y., FALKOWSKI P. G., 2004. *Discovery of symbiotic nitrogen-fixing cyanobacteria in Corals*. Science 305, 997-1000.

LESSER M. P., FALCÓN L. I., RODRÍGUEZ-ROMÁN A, ENRÍQUEZ S., HOEGH-GULDBERG O., IGLESIAS-PRIETO R., 2007. *Nitrogen fixation by symbiotic cyanobacteria provides a source of nitrogen for the scleractinian coral Montastrea cavernosa*. Mar. Ecol. Progr. Ser. 346, 143-152.

LINDELL D., JAFFE J. D., JOHNSON Z. I., CHURCH G. M., CHISHOLM S. W., 2005. *Photosynthesis genes in marine viruses yield proteins during host infection*. Nature 438, 86-89.

LIGRONE R., 2019. *The Great Oxygenation Event*. [W:] *Biological Innovations that Built the World. A Four-billion-year Journey through Life and Earth History*. LIGRONE R. (red.). Springer, Cham, 129-154.

LINDBLAD P., 2009. *Cyanobacteria in symbiosis with cycads*. Microbiol Monogr 8, 225-233.

LOUIE A. H., 2010. *Relational biology of symbiosis*. Axiomathes 20, 495-509.

LOPEZ-GUZMAN M., ERWIN P. M., HIROSE E., LÓPEZ-LEGENTIL S., 2020. *Biogeography and host-specificity of cyanobacterial symbionts in*

colonial ascidians of the genus Lissoclinum. System. Biodivers. 18, 1-14.

LÓPEZ-LEGENTIL S., SONG B., BOSCH M., PAWLIK J. R., TURON X., 2011. *Cyanobacterial diversity and a new Acaryochloris-like Symbiont from Bahamian sea-squirts.* PloS One 6, 8.

MANN N. H., CLOKIE M. R. J., MILLARD A., COOK A., WILSON W. H., WHEATLEY P. J., LETAROV A., KRISCH H. M., 2005. *The genome of S-PM2, a "photosynthetic" T4-type bacteriophage that infects marine Synechococcus strains.* J. Bacteriol. 187, 3188-3200.

MEEKS J. C., 1990. *Cyanobacterial-bryophyte associations.* [W:] *CRC handbook of symbiotic cyanobacteria.* RAI A. N. (red.). CRC Press, Boca Raton, 43-63.

MEEKS J. C., ELHAI J., 2002. *Regulation of cellular differentiation in filamentous cyanobacteria in free-living and plant-associated symbiotic growth states.* Microbiol. Mol. Biol. Rev. 66, 94-121.

MEEKS J. C., CAMPBELL E. L., SUMMERS M. L., WONG F. C., 2002. *Cellular differentiation in the cyanobacterium Nostoc punctiforme.* Arch. Microbiol. 178, 395-403.

MILINDASUTA B., 1975. *Developmental anatomy of coralloid roots in cycadsl.* Am. J. Bot. 62, 468-472.

MILLARD A. D., ZWIRGLMAIER K., DOWNEY M. J., MANN N. H., SCANLAN D. J., 2009. *Comparative genomics of marine cyanomyoviruses reveals the widespread occurrence of Synechococcus host genes localized to a hyperplastic region: implications for mechanisms of cyanophage evolution.* Environ. Microbiol. 11, 2370-2387.

NATHANIELSZ C. P., STAFF I. A., 1975. *A mode of entry of blue-green algae into the apogeotropic roots of Macrozamia communis.* Am. J. Bot. 62, 232-235.

NILSSON M., RASMUSSEN U., BERGMAN B., 2006. *Cyanobacterial chemotaxis to extracts of host and nonhost plants.* FEMS Microbiol. Ecol. 55, 382-390.

OKSANEN I., 2006. *Ecological and biotechnological aspects of lichens.* Appl. Microbiol. Biotechnol. 73, 723-734.

OLIVER K. M., RUSSELL J. A., 2016. *Symbiosis, Introduction to.* [W:] *Encyclopedia of Evolutionary Biology.* KLIMAN R. M. (red.). Oxford: Academic Press, 282-290.

OREN M., STEINDLER L., ILAN M., 2005. *Transmission, plasticity and the molecular identification of cyanobacterial symbionts in the Red Sea sponge Diacarnus erythraneus.* Mar. Biol. 148, 35-41.

PADMAKUMAR K. B., CICILY L., SHAJI A., MANEESH T. P., SANJEEVAN V. N., 2012. *Symbiosis between the stramenopile protist Solenicola setigera and the diatom Leptocylindrus mediterraneus in the North Eastern Arabian Sea.* Symbiosis 56, 97-101.

PERKINS S. K., PETERS G. A., 1993. *The Azolla-Anabaena symbiosis:- endophyte continuity in the Azola life-cycle is facilitated by epidermal trichomes. I. Partitioning of the endophytic Anabaena into developing sporocarps.* New Phytol. 123, 53-64.

PRIETO B., SANMARTÍN P., AIRA N., SILVA B., 2010. *Color of cyanobacteria: some methodological aspects.* Appl. Opt. 49, 2022-2029.

RAI A. N., SODERBACK E., BERGMAN B., 2000. *Tansley Review No. 116, cyanobacterium-plant symbioses.* New Phytol. 147, 449-481.

RASMUSSEN U., JOHANSSON C., RENGLIN A., PETERSSON C., BERGMAN B., 1996. *A molecular characterization of the Gunnera-Nostoc symbiosis: comparision with Rhizobium- and Agrobacterium- plant interactions.* New Phytol. 133, 391-398.

RAVEN J. A., 2002. *Cyanobacteria in symbiosis.* [W:] *Evolution of cyanobacterial symbioses.* RAI A.N., BERGMAN B., RASMUSSEN U. (red.). Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 329-346.

RIGUAL-HERNÁNDEZ A., BÁRCENA M. A., SIERRO F. J., FLORES J. A., HERNÁNDEZ-ALMEIDA I., SANCHEZ-VIDAL A., PALANQUES A., HEUSSNER S., 2010. *Seasonal to interannual variability and geographic distribution of the silicoflagellate fluxes in the Western Mediterranean.* Mar. Micropaleontol. 77, 46-57.

RIKKINEN J., 2017. *Symbiotic cyanobacteria in lichens.* [W:] *Algal and Cyanobacteria Symbioses.* GUBE M., SECKBACH L., MUGGIA L. (red.). World Scientific, Singapore, 147-167.

SALDARRIAGA J. F., TAYLOR F. J. R., 2017. *Dinoflagellata.* [W:] *Handbook of the Protists.* ARCHIBALD J. M., SIMPSON A. G. B., SLAMOVITS C. H., (red.). Springer International Publishing, 1-54.

SCANLAN D. J., POST A. F., 2008. *Aspects of marine cyanobacterial nitrogen physiology and connection to the nitrogen cycle.* [W:] *Nitrogen in the marine environment.* CAPONE D. G., BRONK D. A., MULHOLLAND M. R. (red.). Academic Press, 1073-1095.

SCHMIDT E. W., 2014. *The secret to a successful relationship: lasting chemistry between ascidians and their symbiotic bacteria.* Invertebr. Biol. 134, 88-102.

SCHÜSSLER A., WOLF E., 2005. *Geosiphon pyriformis - a glomeromycotan soil fungus forming endosymbiosis with cyanobacteria.* [W:] *In Vitro Culture of Mycorrhizas.* DECLERCK S., FORTIN J. A., STRULLU D. G. (red.). Soil Biology, vol 4. Springer, Berlin, Heidelberg. 271-289.

SILVESTER W. B., PARSONS R., WATT P. W., 1996. *Direct measurement of release and assimilation of ammonia in the Gunnera-Nostoc symbiosis.* New Phytol. 132, 617-625.

SMALL E., DARBYSHIRE S. J., 2011. *35. Mosquito Ferns (Azolla species) – tiny 'super plants'.* Biodiversity 12, 119-128.

SOEST R. W. M., BOURY-ESNAULT N., VACELET J., DOHRMANN M., ERPENBECK D., DE VOOGD N. J., SANTODOMINGO N., VANHOORNE B., KELLY M., HOOPER J. N. A., 2012. *Global diversity of sponges (Porifera).* PloS One 7, 4.

SOLHEIM B., ZIELKE M., 2002. *Associations between cyanobacteria and mosses.* [W:] *Cyanobacteria in symbiosis.* RAI A. N., BERGMAN B., RASMUSSEN U. (red.). Kluwer, Dordrecht, 137-152.

SULLIVAN M. B., LINDELL D., LEE J. A., THOMPSON L. R., BIELAWSKI J. P., CHISHOLM S. W., 2006. *Prevalence and evolution of core photosystem II genes in marine cyanobacterial viruses and their hosts.* PLoS Biol. 4:e234.

THACKER R. W., 2005. *Impacts of shading on sponge-cyanobacteria symbioses: A comparison between host-specific and generalist associations.* Integrat. Compar. Biol. 45, 369-376.

TURNER S., HUANG T.-C., CHAW S.-M., 2001. *Molecular phylogeny of nitrogen-fixing unicellular cyanobacteria.* Bot. Bull. Acad. Sinica Taipei 42, 181-186.

USHER K. M., 2008. *The ecology and phylogeny of cyanobacterial symbionts in sponges.* Mar. Ecol. 29, 178-192.

VINCENT W. F., MUELLER D. R., BONILLA S., 2004. *Ecosystems on ice: the microbial ecology of*

Markham Ice Shelf in the high Arcti. Cryobiology 48, 103-112.
WEST N., ADAMS D. G., 1997. *Phenotypic and genotypic comparison of symbiotic and free-living cyanobacteria from a single field site*. Appl. Environ. Microbiol. 63, 4479-4484.
WHITTON B. A., POTTS M., 2000. *Introduction to cyanobacteria*. [W:] *The ecology of cyanobacteria*. WHITTON B. A., POTTS M. (red.). Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 1-11.
ZBOROWSKYA S., LINDELLA D., 2019. *Resistance in marine cyanobacteria differs against specialist and generalist cyanophages*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 116, 16899-16908.
ZIMORSKI V., KU C., MARTIN W. F., GOULD S. B., 2014. *Endosymbiotic theory for organelle origins*. Curr. Opin. Microbiol. 22, 38-48.

KOSMOS Vol. 70, 4, 697–710, 2021

KAMIL JAN ZIELIŃSKI[1], ADRIANA KACZMARCZYK[2], ELŻBIETA CIEŚLAK[2], IRENEUSZ ŚLESAK[1]

[1]The Franciszek Górski Institute of Plant Physiology PAS, 21 Niezapominajek Str., 30-239 Kraków, [2]The Władysław Szafer Institute of Botany PAS, 46 Lubicz Str., 31-512 Kraków, E-mail: kzielinski@ifr-pan.edu.pl, a.kaczmarczyk@botany.pl, e.cieslak@botany.pl, i.slesak@ifr-pan.edu.pl

SYMBIOSIS WITH CYANOBACTERIA

Summary

Cyanobacteria are a group of prokaryotes of great importance for the environment, primarily responsible for the main part of global carbon dioxide and nitrogen fixation. They form symbiotic interactions with various groups of organisms. An interesting example of symbiotic interactions is the relationship between cyanobacteria and viruses (cyanophages). Cyanobacteria are also an important driving force in the evolution of their hosts. They provide the fixation of atmospheric nitrogen (N_2), photosynthetic products, compounds absorbing UV radiation, and toxins that can protect the host from harmful environmental conditions. Cyanobacteria whereas gain an environment free from predators and extreme natural conditions. In this paper, various interactions between cyanobacteria and both marine and terrestrial organisms are presented. Some symbiotic interactions can be successfully used, inter alia, in agriculture by providing nitrogen to crops, and in open marine waters, where availability of this element has a positive effect on the development of local ecosystems.

Key words: cyanobacteria, ectosymbiosis, endosymbiosis, nitrogen fixation, symbiotic interaction