

Rośliny – przegląd wybranych zagadnień

Redakcja:
Kinga Kropiwek
Mirosław Szala

Lublin 2016

Recenzenci:

- dr Renata Matraszek
- dr Agata Święciło
- dr n. farm. Ewa Gibuła-Bruzda
- dr hab. Małgorzata Posmyk, prof. nadzw. UŁ
- dr hab. Grażyna Żukowska
- dr Aleksandra Seta-Koselska
- dr Agnieszka Kuźniar
- dr hab. Katarzyna Kozłowicz
- dr Anna Serefko
- dr Marcin Skowronek
- dr n. o zdr. Mariola Janiszewska
- dr hab. Krystyna Winiarczyk
- dr hab. Mirosława Chwil

Wszystkie opublikowane rozdziały otrzymały pozytywne recenzje.

Skład i łamanie:

Ilona Żuchowska

Projekt okładki:

© Copyright by Wydawnictwo Naukowe TYGIEL sp. z o. o.

ISBN 978-83-65598-13-4

Wydawca:

Wydawnictwo Naukowe TYGIEL sp. z o. o.

Głowackiego 35/341

20-060 Lublin

Rola ekspansyn w interakcji roślina-nicień

1. Wprowadzenie

Ekspansyny to białka odpowiedzialne za rozluźnianie struktury ściany komórkowej, umożliwiające jej przebudowę i wzrost komórki. Li i wsp. [1] wykazali, że ekspansyny występują u wszystkich przebadanych gatunków roślin od mszaków po rośliny okrytonasienne. Po raz pierwszy ekspansyny zostały opisane u ogórka jako białkowe czynniki o masie około 30 kDa, które rozluźniają ścianę komórkową pod wpływem niskiego pH [2]. Ekspansyny są białkami strukturalnymi ściany komórkowej zakotwiczonymi w jej matriks [3]. Aktywacja ekspansyn *in vivo* następuje pod wpływem obniżenia pH ściany komórkowej na skutek aktywacji pomp protonowych (H^+ -ATP-az) w plazmalemmie. Aktywność pomp protonowych jest regulowana fitohormonami w czasie ontogenezy, jak również w odpowiedzi na czynniki zewnętrzne [4]. Ekspansyny rozrywają wiązania niekowalencyjne między mikrofibrilami celulozowymi w specyficznych miejscach (ang. *Biomechanical Hotspots*), w których mikrofibryle celulozowe pozostają ze sobą w bliskim kontakcie [5].

W budowie ekspansyn roślinnych wyróżnia się dwie domeny: domenę I, zlokalizowaną na końcu aminowym białka oraz domenę II mieszczącą się na końcu karboksylowym. Domena I, posiadająca strukturę baryłki (ang. *six-stranded Double-Psi Beta-Barrel*, DPBB), jest podobna do katalitycznej domeny charakterystycznej dla rodziny hydrolaz glikozydowych GH45 (określana więc bywa również jako domena GH45-like). Natomiast domena II, posiadająca strukturę kanapki (ang. *β -Sandwich*), wykazuje podobieństwo do grupy 2 alergenów pyłków traw (ang. *63 Carbohydrate Binding Module*, CBM63) [5]. Domenę podobną do GH45 zidentyfikowano również w białkach innych organizmów niż roślinne, na przykład grzybów, nicieni czy małż, a także w białkach bakterii. Pomimo podobieństwa domeny DPBB do GH45, ekspansyny nie posiadają aktywności β -1,4-glukanazy. Domena CBM63 jest bezpośrednio odpowiedzialna za

¹kamilanawrocka@poczta.fm, Katedra Fizjologii Roślin, Wydział Rolnictwa i Biologii, Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie, www.sggw.pl

²k.kaminska27@gmail.com, Katedra Fizjologii Roślin, Wydział Rolnictwa i Biologii, Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie, www.sggw.pl

³anita_wisniewska@sggw.pl, Katedra Fizjologii Roślin, Wydział Rolnictwa i Biologii, Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie, www.sggw.pl

wiązanie się białka do ściany komórkowej (do celulozy oraz do pektyn), jednak aby doszło do rozluźnienia elementów ściany komórkowej muszą być obecne obie domeny [5]. Sposób przemieszczania się ekspansyn wewnątrz ściany komórkowej wciąż nie jest poznany.

Ekspansyny tworzą nadrodzinę białek, w której, w oparciu o powiązania filogenetyczne, wyróżniono: EXPA (ekspansyny A, α -ekspansyny), EXPB (ekspansyny B, β -ekspansyny) oraz białka podobne do ekspansyn (ang. *Expansin-like proteins*, EXL): rodzinę białek EXLA (podobnych do ekspansyn A) oraz EXLB (podobnych do ekspansyn B). Białka podobne do ekspansyn posiadają domeny I i II, ale w znacznym stopniu różnią się one od ekspansyn A i B sekwencją aminokwasów. Białka należące do nadrodziny ekspansyn wykazują wzajemne podobieństwo sekwencji aminokwasów na poziomie 20-40%, przy czym bardziej konserwowana pozostaje domena I [5]. Na podstawie analizy genomów *Arabidopsis thaliana* i ryżu ustalono, że rodzina genów kodujących ekspansyny wywodzi się od 12 pragenów EXPA, 2 pragenów EXPB oraz 1-3 pragenów EXLA/EXLB, które prawdopodobnie występowały u ostatniego wspólnego przodka tych dwóch gatunków [5]. Funkcją ekspansyn może być ułatwianie dostępu celulozom do łańcuchów celulozy, gdyż stwierdzono wzrost aktywności hydrolitycznej celulaz w obecności ekspansyn [5].

Ekspresja różnych genów należących do rodziny ekspansyn jest została stwierdzona w każdym procesie związanym ze wzrostem lub modyfikacją ścian komórkowych, stąd różne geny ekspansyn charakteryzują się odmiennym wzorem ekspresji. Przebudowa ściany komórkowej występuje również w przypadku infekcji roślin patogenami bakteryjnymi lub grzybowymi, czy ataku szkodników. Konstytutywna ekspresja niektórych genów ekspansyn może prowadzić do spadku podatności roślin na dany patogen, jednakże podłoże takiej „odpornościowej” roli ekspansyn nie jest jeszcze wyjaśnione. Należałoby zbadać w jaki sposób naruszenie integralności ścian komórkowych roślin uruchamia ich ścieżki odpowiedzi obronnej [5].

2. Udział ekspansyn roślinnych w odpowiedzi na atak nicieni pasożytniczych roślin

Podstawy odpowiedzi obronnej roślin oraz charakterystyka nicieni osiadłych (mątwików i guzaków) pasożytujących na roślinach zostały opisane we wcześniejszej pracy [6]. Warunkiem przeżycia i rozwoju mątwików (*Globodera* spp. i *Heterodera* spp.) jest utworzenie w korzeniu gospodarza struktury odżywiającej – syncytium. Natomiast guzaki (*Meloidogyne* spp.) indukują rozwój komórek olbrzymich, które tworzą tzw. galasy. W powstawaniu struktur odżywiających duże znaczenie mają zmiany struktury ścian komórkowych oraz ich modyfikacje. Podczas

migracji w korzeniu nicienie wykorzystują, do zainicjowania rozwoju struktury odżywiającej, własny „koktajl” białek degradujących i modyfikujących ściany komórkowe, produkowany w trzech gruczołach: dwóch brzusznych i jednym grzbietowym. Białka te również uczestniczą w przeprowadzaniu zmian w strukturze ściany komórkowej w trakcie tzw. fazy osiadłej cyklu życiowego nicieni. Podczas rozwoju syncytium ściana komórkowa podlega zarówno procesom degradującym ją, jak i reorganizującym jej strukturę [7].

Wieczorek i wsp. [8] badali rolę ekspansyn w odpowiedzi *A. thaliana* na atak mątwika burakowego (*H. schachtii*). Analizowali oni ekspresję genów kodujących 23 ekspansyny A i 3 ekspansyny B u *A. thaliana*, przed i po porażeniu roślin nicieniem. Ekspresja trzech genów *AtEXPA3*, *AtEXPA5* i *AtEXPA16* została stwierdzona tylko w pędach, natomiast ekspresja *AtEXPA18* tylko w korzeniach niezainfekowanych roślin. Pozostałe geny ekspansyn ulegały ekspresji zarówno w pędach i korzeniach lub w żadnym z wymienionych organów. Podwyższony poziom ekspresji w syncytiach stwierdzono dla jedenastu badanych genów ekspansyn: *AtEXPA1*, *AtEXPA3*, *AtEXPA4*, *AtEXPA5*, *AtEXPA6*, *AtEXPA8*, *AtEXPA10*, *AtEXPA15*, *AtEXPA16*, *AtEXPA20* oraz *AtEXPB3*. Z kolei geny *AtEXPA7* i *AtEXPA18* wykazywały obniżony poziom ekspresji w syncytiach. Aktywność promotorów w syncytiach stwierdzono dla następujących genów ekspansyn: *AtEXPA1*, *AtEXPA3*, *AtEXPA4*, *AtEXPA6*, *AtEXPA10*, *AtEXPA15* i *AtEXPA16*, przy czym dla linii transgenicznych z promotorami genów *AtEXPA1*, *AtEXPA4* i *AtEXPA15* stwierdzono bardzo silne niebieskie wybarwienie w syncytiach, będące rezultatem aktywności β -glukuronidazy znajdującej się pod kontrolą wymienionych promotorów [8]. Wykazano również, że ekspresja genów ekspansyn zmienia się podczas rozwoju syncytium. Podobne wyniki uzyskano w innej pracy dotyczącej ekspresji genów ekspansyn w rozwijających się galasach w korzeniach *A. thaliana* zainfekowanych guzakiem (*Meloidogyne javanica*) [9]. W galasach stwierdzono podwyższoną ekspresję siedmiu genów EXPA i dwóch EXPB. Mutacje w poszczególnych genach ekspansyn u *A. thaliana* nie miały wpływu na poziom infekcji i rozwój mątwika burakowego [10].

Gal i wsp. [11] stwierdzili podwyższony poziom ekspresji ekspansyny A5 u pomidora (*LeEXPA5*) w komórkach olbrzymich zaindukowanych przez guzaka jawańskiego (*M. javanica*). W korzeniach transgenicznego pomidora z wyciszonym genem *LeEXPA5*, po zakażeniu guzakiem, stwierdzono zmniejszenie średnicy komórek olbrzymich oraz mniejszą liczbę składanych przez nicienia jaj w stosunku do nietransgenicznej kontroli [11]. U roślin pomidora infekowanych mątwikiem ziemniaczanym (*Globodera rostochiensis*) również wykazano podwyższony poziom ekspresji genu *LeEXPA5* w syncytiach [12]. Kolejne badania przepro-

wadzone przez Fudali i wsp. [13] na pomidorze zainfekowanym mątwikiem ziemniaczanym wykazały, że podczas rozwoju syncytiów, spośród dziesięciu badanych genów ekspansyn, trzy geny *LeEXPA2*, *LeEXPA4* oraz *LeEXPA5* charakteryzowały się podwyższonym poziomem ekspresji. Gen *LeEXPA5* był ekspresjonowany w rozrastających się syncytiach, a immunolokalizacja jego produktu ujawniła obecność białka ekspansyny A5 w ścianach komórek syncytiów. Z kolei transkrypty genu *LeEXPA4* zostały zlokalizowane głównie w komórkach miękiszowych tkanki przewodzącej otaczających syncytia, a także w peryferycznych częściach syncytiów (3- i 5-dniowych) oraz w niektórych komórkach parenchymatycznych tkanki przewodzącej sąsiadujących z syncytiami. W starszych syncytiach (7-, 10- i 14-dniowych) transkrypty były obecne jedynie w komórkach sąsiadujących z syncytiami. Natomiast wzrost poziomu akumulacji transkryptów *LeEXPA5* stwierdzono już na bardzo wczesnym etapie tworzenia się struktury odżywiającej – w tzw. komórce inicjalnej syncytium oraz we wczesnych (3- i 5-dniowych) syncytiach. W centralnej części starszych syncytiów (7- i 10-dniowych) w pobliżu części głowowej nicienia poziom akumulacji transkryptów *LeEXPA5* był obniżony, lecz w nowych komórkach włączanych do syncytium wciąż utrzymywał się na podwyższonym poziomie. Autorzy pracy sugerują, że produkt genu *LeEXPA5* może odgrywać ważną rolę podczas włączania się nowych komórek do syncytium, natomiast białko *LeEXPA4* przypuszczalnie pełni rolę pomocniczą w tym procesie poprzez rozluźnianie ścian komórkowych w tkance otaczającej syncytium [13]. Podobne wyniki dotyczące poziomu ekspresji genów ekspansyn u pomidora zostały również uzyskane po infekcji guzakiem (*M. incognita*) [14].

Guimaraes i wsp. [15] analizowali transkryptom komórek korzeni dzikiego gatunku orzecha ziemnego (*Arachis stenosperma*), zainfekowanych guzakiem *Meloidogyne arenaria*, w początkowej fazie interakcji roślina-patogen. *A. stenosperma* jest odporny na guzaka *M. arenaria*. Odporność ta charakteryzuje się silną reakcją nadwrażliwości (ang. *Hypersensitive Reaction*, HR). W tę interakcję roślina-nicień zaangażowana jest ścieżka transdukcji sygnału auksyn, a lokalne stężenie tego fitohormonu jest również istotne dla rozwoju struktur odżywiających nicienia. Guimaraes i wsp. [15] stwierdzili, że poziom ekspresji genu *AsAUX/IAA* (*AUXIN RESPONSIVE PROTEIN*) był obniżony w 6 dniu po infekcji (ang. *Days After Infection*, DAI). We wcześniejszych badaniach tego zespołu wykazano, że poziom ekspresji innego genu *AsARP* (*AUXIN REPRESSED PROTEIN*) był silnie podwyższony w korzeniach *A. stenosperma* po infekcji *M. arenaria*. Wzory ekspresji obu tych genów potwierdzają słuszność hipotezy tych autorów, stanowiącej że brak akumulacji auksyn może prowadzić do zahamowania rozwoju komórek olbrzymich w układzie

niekompatybilnym (odporny gospodarz/awirulentny nicień). Auksyna odpowiada, między innymi, za aktywację pomp protonowych w błonie komórkowej, powodując zakwaszenie ściany komórkowej, aktywację ekspansyn, i w efekcie prowadząc do rozluźnienia ściany komórkowej [16]. Innym genem, będącym elementem ścieżki sygnałowej auksyn i regulującym proces adaptacji roślin do stresu, jest *GH3*. Gen ten koduje syntazę IAA-amidu (IAA-AMIDO SYNTHASE), która odpowiada za powstawanie konjugatów IAA z aminokwasami, utrzymując dzięki temu odpowiednie stężenie wolnych auksyn w komórce. Od genu *GH3* zależy również synteza ekspansyn, zależna od auksyn. Nadekspresja genu *GH3* może powodować zahamowanie transdukcji sygnału auksyny, co ma związek z zahamowaniem ekspresji genów ekspansyn, i w efekcie może sprzyjać uruchomieniu reakcji obronnej rośliny [17].

Guimaraes i wsp. [15] stwierdzili wzrost poziomu ekspresji genu *AsGH3.1* w korzeniach orzecha ziemnego po infekcji *M. arenaria* w 3-6 DAI. W tym samym czasie gen ekspansyny *AsEXLB* wykazywał zauważalny spadek poziomu ekspresji, szczególnie w 6 DAI, w którym już pierwsze symptomy HR są widoczne w interakcji *A. stenosperry* i *M. arenaria*. Według autorów oba geny mogą mieć duże znaczenie w uruchomieniu odpowiedzi odpornościowej roślin. Według ich hipotezy, *M. arenaria* już w 3 DAI indukuje syntezę auksyn w komórkach roślinnych celem osłabienia ścian komórkowych oraz zwiększenia szansy zaindukowania rozwoju komórek olbrzymich. Jednak odporne rośliny *A. stenosperry* uruchamiają reakcję obronną polegającą na zapobieganiu rozluźnianiu ściany komórkowej, poprzez zmniejszenie poziomu akumulacji auksyn (o czym świadczą zmiany poziomu ekspresji genów *AsAUX/IAA* i *AsARP*), będącego skutkiem wzrostu poziomu ekspresji genu *AsGH3.1*. Ponadto, poziom ekspresji genu *AsEXLB* różnił się pomiędzy genotypami odpornym (*A. stenosperry*) a podatnym (*A. hypogaea*), mianowicie był statystycznie istotnie obniżony w genotypie odpornym po infekcji *M. arenaria*.

Pozytywny wpływ auksyny na indukcję i rozwój struktur odżywiających nicieni jest znany od dawna [18, 19]. W ostatnich latach udało się też częściowo poznać regulację transkrypcji genów kodujących ekspansyny. Udowodniono, że czynnik transkrypcyjny LBD18/ASL20 (ang. *Lateral Organ Boundaries Domain (LBD)/Asymmetric Leaves2-Like (ASL)*) wiąże się bezpośrednio do promotorów genów *AtEXPA14* i *AtEXPA17* aktywując ich ekspresję. Gen *LBD18* znajduje się natomiast pod kontrolą receptora auksyn TIR1 oraz czynników transkrypcyjnych ARF7 (ang. *Auxin Response Factor*) i ARF19 [20-22].

3. Rola ekspansyn nicieni w infekcji roślin

Nicienienie pasożytujące na roślinach napotykają na swej drodze barierę, którą stanowi ściana komórki roślinnej. Ominięciu tej przeszkody sprzyja ich zdolność do wytwarzania enzymów i białek pozwalających na degradację lub przekształcenia ściany komórkowej. W genomach nicieni pasożytujących na roślinach zidentyfikowano między innymi geny kodujące ekspansyny. Białka te są wydzielane przez infekcyjne stadia nicieni. Odpowiadają również za rozluźnianie ścian komórek roślinnych, co ułatwia dostęp innym enzymom odpowiedzialnym za degradację ścian komórkowych [23-26].

Gen zwierzęcy *Gr-Exp1* kodujący ekspansynę został po raz pierwszy odkryty u *G. rostochiensis*. Charakteryzował się on podwyższonym poziomem ekspresji w gruczołach brzusznych larw infekcyjnych J2. W białku Gr-Exp1 zidentyfikowano dwie domeny: wykazującą podobieństwo do domeny występującej w endoglukanazach oraz domenę podobną do występującej w białkach podobnych do ekspansyn β u tytoniu i *A. thaliana*. Aktywność typowa dla ekspansyn białka Gr-Exp1 została potwierdzona poprzez analizę jego wpływu na wzrost koleoptyli pszenicy [23, 24].

Wydaje się, że ekspansyny tworzą obszerną rodzinę białek w genomach nicieni pasożytujących na roślinach. W genomie *M. incognita* zostało zidentyfikowanych 20 genów kodujących potencjalne ekspansyny, wśród których tylko dwie ekspansyny posiadają domenę CBM na końcu aminowym, pozostałe białka zawierają tylko domenę ekspansyny [27]. Geny kodujące białka podobne do ekspansyn zostały również scharakteryzowane u pasożytującego na sośnie nicienia – węgorka sosnowca (*Bursaphelenchus xylophilus* oraz *B. mucronatus*). Białka te wykazały największe podobieństwo do ekspansyn lub białek podobnych do ekspansyn z mątwika ziemniaczanego i guzaków. Geny kodujące białka podobne do ekspansyn u *Bursaphelenchus* ulegały podwyższonej ekspresji wyłącznie w gruczołach brzusznych nicienia, co wskazuje na ich udział w interakcji pasożyt-gospodarz. W białkach podobnych do ekspansyn u *Bursaphelenchus* stwierdzono obecność tylko domeny ekspansyny [25]. W kolekcji fragmentów ESTs (ang. *Expressed Sequence Tags*) pochodzących z *Ditylenchus destructor* zidentyfikowano również dwa geny kodujące ekspansyny: *Dd-Exp-1* i *Dd-Exp-2* [28]. *Dd-Exp-1* wykazała największe podobieństwo do genu ekspansyny z *D. africanus*, natomiast *Dd-Exp-2* do genu ekspansyny z *B. xylophilus* [28]. Akumulacja transkryptów genów *Dd-EXP-1* oraz *Dd-EXP-2* została stwierdzona w komórkach gruczołowych brzusznych u *D. destructor*. Podobny wzór ekspresji ekspansyn stwierdzono u innych nicieni pasożytniczych roślin, co prawdopodobnie świadczy o tym, że ekspansyny z nicieni mogą pełnić podobną funkcję podczas infekowania roślin [28].

Znane ekspansyny syntetyzowane przez nicienie pasożytujące na roślinach zostały podzielone na trzy grupy w zależności od posiadanych domen [28]. Do grupy I zaliczono ekspansyny posiadające na końcu karboksylowym sekwencję łącznikową (ang. *Linker Sequence*) oraz domenę wiążącą celulozę (ang. *Cellulose Binding Domain*, CBD). Domeny w białkach z grupy I występują w następującej kolejności: sygnał peptydowy, domena ekspansyny, łącznik i CBD. Dd-EXP-1, Dd-EXP-2 i Da-EXP-1 należą do grupy I. Do grupy II zalicza się ekspansyny posiadające sygnał peptydowy i domenę ekspansyny, ale nieposiadające CBD. Do grupy II należą Bx-EXPB-1, Bx-EXPB-2, Bx-EXPB-3, Bm-EXPB-1 i Bm-EXPB-2. Do grupy III zaliczane są białka posiadające domeny ułożone w kolejności: sygnał peptydowy, CBD, sekwencja łącznikowa i domena ekspansyny. Należą tu: Hg-EXP-1 (z *Heterodera glycines*), Ha-EXP-1 (z *H. avenae*), Gr-EXP-1, Gr-EXPB-1, Mh-EXP (z *M. hapla*) i Mi-EXP [28].

Porównanie sekwencji białkowych ekspansyn pochodzących z nicieni pasożytniczych roślin oraz z roślin wykazało obecność konserwowanych reszt cysteinowych. Trzy z sześciu cystein występowwały zarówno w ekspansynach u roślin jak i u nicieni. Dwie inne cysteiny były konserwowane we wszystkich ekspansynach z nicieni. Peng i wsp. [28] wykonali również analizę filogenetyczną ekspansyn pochodzących z nicieni, roślin, bakterii i grzybów. Dd-EXP-1 i Dd-EXP-2 znalazły się w grupie ekspansyn, w której znalazły się również ekspansyny pochodzące z *D. africanus* i *Bursaphelenchus* spp. Ekspansyny guzaków i mątwików znalazły się w innej grupie tych białek. Analiza filogenetyczna oraz identyczne położenie intronów w genach kodujących ekspansyny u nicieni sugerują wspólne pochodzenie tych białek [28], którego źródłem u nicieni mógł być horyzontalny transfer genów z bakterii [24, 29]. Natomiast geny kodujące ekspansyny występujące w genomach bakterii zostały tam horyzontalnie transferowane z genomów roślinnych [30].

Patogeny roślin wytwarzają efekторы – białka (lub inne substancje) ułatwiające infekcję gospodarza i modulujące odpowiedź odpornościową. Ostatnio u *G. rostochiensis* zidentyfikowano kilkanaście przypuszczalnych apoplastycznych efektorów [31]. Po zaindukowaniu ich ekspresji przejściowej w komórkach kilku gatunków psiankowatych połowa z badanych efektorów inicjowała śmierć komórkową, chlorozy, karłowacenie i zaburzenia rozwoju. Wśród nich zidentyfikowano dwa efekторы, które kodują przypuszczalne białka podobne do ekspansyny, GrEXPB1 i GrEXPB2. Przy czym w białku GrEXPB2 nie zidentyfikowano domeny wiążącej węglowodany (ang. *Carbohydrate Binding Domain*, CBD II), powszechnej dla białek podobnych do ekspansyny. GrEXPB2 odpowiadało za hamowanie śmierci komórkowej związanej z odpowiedzią obronną u *Nicotiana benthamiana*, *N. tabacum*, pomidora i ziemniaka. GrEXPB2

było również związane z indukcją chlorozy i karłowacenia u *N. benthamiana*, a także hamowało transdukcję sygnałów indukowaną przez białka odporności N i Rx u *N. benthamiana*. Poziom ekspresji genu *GrExpB2* ulegał silnemu podwyższeniu u larw J2 w stadium przedinwazyjnym, natomiast gwałtownie zmniejszał się po rozpoczęciu pasożytnictwa. Przypuszczalnie GrEXPB2 może być zaangażowane w hamowanie wczesnej odpowiedzi typu PTI i/lub ETI lub może odgrywać podwójną rolę hamowania i wywoływania odpowiedzi obronnej roślin. Na podstawie uzyskanych wyników zasugerowano, że apoplastyczne efekторы mogą wpływać na wewnątrzkomórkowe ścieżki sygnałne. Świadczy to o nowej funkcji białek podobnych do ekspansyn w interakcji roślina – nicień [31].

4. Podsumowanie

Ekspansyny, rozluźniając ścianę komórkową, umożliwiają wzrost komórki i organizmu, co stanowi fundament prawidłowego rozwoju rośliny. Białka te uczestniczą także w odpowiedzi roślin na stresy biotyczne i mogą wpływać na ich podatność bądź odporność na dany czynnik stresowy.

W interakcji roślina-nicień biorą udział zarówno ekspansyny syntetyzowane przez roślinę, jak i białka podobne do ekspansyn nicienia. W toku ewolucji nastąpiło wiele zdarzeń na poziomie molekularnym, prowadzących do przystosowania się pasożytniczych nicieni do właściwych im gatunków roślin-gospodarzy. Infekcja rośliny przez nicienia jest złożonym procesem, w którym kluczową rolę odgrywa przebudowa ścian komórkowych. Nicień oddziałuje na gospodarza stymulując roślinę do produkcji ekspansyn uczestniczących w tym procesie, jak również sam wytwarza białka o budowie i funkcji podobnej do ekspansyn. Roślinne ekspansyny są potrzebne do utworzenia przez nicienia struktury odżywiającej w korzeniu rośliny, natomiast ekspansyny nicieni, oprócz rozluźniania ścian komórkowych podczas infekcji, prawdopodobnie pełnią również rolę apoplastycznych efektorów sterujących wewnątrzkomórkowymi ścieżkami sygnałnymi.

Literatura

1. Li Y., Jones L., McQueen-Mason S. *Expansins and cell growth*, Current Opinion in Plant Biology, 6 (2003), s. 603-610
2. McQueen-Mason S.J., Durachko D.M., Cosgrove D.J. *Two endogenous proteins that induce cell-wall extension in plants*, Plant Cell, 4 (1992), s. 1425-1433
3. Sampedro J., Cosgrove D.J. *The expansin superfamily*, Genome Biology, 6 (2005), s. 242
4. Cosgrove D. J. *Growth of the plant cell wall*, Nature Reviews Molecular Cell Biology, 6 (2005), s. 850-861
5. Cogrove D. J. *Plant expansins: diversity and interactions with plant cell walls*, Current Opinion in Plant Biology, 25 (2015), s. 162-172

6. Wiśniewska A., Kamińska K., Nawrocka K., Sobczak M. *Rola kwasów salicylowego i jasmonowego w odpowiedzi roślin na mątwiki i guzaki*, Postępy Biologii Komórki, 4 (2015), s. 743-764
7. Bohlmann H., Sobczak M. *The plant cell wall in the feeding sites of cyst nematodes*, Frontiers in Plant Science, 5 (2014), s. 89
8. Wieczorek K., Golecki B., Gerdes L., Heinen P., Szakasits D., Durachko D. M., Cosgrove D. J., Kreil D. P., Puzio P. S., Bohlmann H., Grundler F. M. W. *Expansins are involved in the formation of nematode-induced syncytia in roots of Arabidopsis thaliana*, Plant Journal, 48 (2006), s. 98-112
9. Jammes F., Lecomte P., De Almeida-Engler J., Bitton F., Martin-Magniette M. L., Renou J. P., Abad P., Favory B. *Genome-wide expression profiling of the host response to root-knot nematode infection in Arabidopsis*, Plant Journal, 44 (2005), s. 447-458
10. Wieczorek K., Grundler F. M. W. *Expanding nematode-induced syncytia: the role of expansins*, Plant Signaling & Behavior, 1 (2006), s. 223-224
11. Gal T. Z., Aussenberg E. R., Burdman S., Kapulnik Y., Koltai H. *Expression of a plant expansin is involved in the establishment of root knot nematode parasitism in tomato*, Planta, 224 (2006), s. 155-162
12. Golecki B., Fudali S., Wieczorek K., Grundler F. M. W. *Identification and localisation of tomato expansin gene expression in nematode-induced syncytia*, Nematology, 4 (2002), s. 219
13. Fudali S., Janakowski S., Sobczak M., Griesser M., Grundler F. M. W., Golinowski W. *Two tomato α -expansins show distinct spatial and temporal expression patterns during development of nematode-induced syncytia*, Physiologia Plantarum, 132 (2008), s. 370-383
14. Griesser M., Grundler F. M. W. *Quantification of tomato expansins in nematode feeding sites of cyst and root-knot nematodes*, Journal of Plant Diseases and Protection, 115 (2008), s. 263-272
15. Guimaraes P. M., Guimaraes L. A., Morgante C. V., Silva O. B. Jr., Araujo A. C., Martins A. C., Saraiva M. A., Oliveira T. N., Togawa R. C., Leal-Bertioli S. C., Bertioli D. J., Brasileiro A. C. *Root transcriptome analysis of wild peanut reveals candidate genes for nematode resistance*, PLOS One 21;10(10):e0140937 (2015)
16. Durachko D. M., Cosgrove D. J. *Measuring plant cell wall extension (creep) induced by acidic pH and by alpha-expansin*, Journal of Visualized Experiments, 25 (2009), s. 1263
17. Ding X., Cao Y., Huang L., Zhao J., Xu C., Li X., Wang S. *Activation of the indole-3-acetic acid-amidosynthetase GH3-8 suppresses expansin expression and promotes salicylate- and jasmonate-independent basal immunity in rice*, Plant Cell, 20 (2008), s. 228-240
18. Goverse A., Overmars H., Engelbertink J., Schots A., Bakker J., Helder J. *Both induction and morphogenesis of cyst nematode feeding cells are mediated by auxin*, Molecular Plant-Microbe Interactions. 13 (2000), s. 1121-1129
19. Dąbrowska-Bronk J., Czarny M., Wiśniewska A., Fudali S., Baranowski Ł., Sobczak M., Świącicka M., Matuszkiewicz M., Brzyżek G., Wroblewski T., Dobosz R., Bartoszewski G., Filipecki M. *Suppression of NGB and*

- NAB/ERabp1 in tomato modifies root responses to potato cyst nematode infestation*, Molecular Plant Pathology, 16 (2015), s. 334-348
20. Kang N. Y., Lee H. W., Kim J. *The AP2/EREBP gene PUCHI Co-Acts with LBD16/ASL18 and LBD18/ASL20 downstream of ARF7 and ARF19 to regulate lateral root development in Arabidopsis*, Plant and Cell Physiology, 54 (2013), s. 1326-1334
 21. Lee H. W., Kim J. *EXPANSINA17 up-regulated by LBD18/ASL20 promotes lateral root formation during the auxin response*, Plant and Cell Physiology, 54 (2013), s. 1600-1611
 22. Lee H. W., Kim M. J., Kim N. Y., Lee S. H., Kim J. *LBD18 acts as a transcriptional activator that directly binds to the EXPANSIN14 promoter in promoting lateral root emergence of Arabidopsis*, Plant Journal., 73 (2013), s. 212-224
 23. Qin L., Kudla U., Roze E. H., Goverse A., Popeijus H., Nieuwland J., Overmars H., Jones J. T., Schots A., Smant G., Bakker J., Helder J. *Plant-degradation: a nematodeexpansin acting on plants*, Nature, 427 (2004), s. 30
 24. Kudla U., Qin L., Milac A., Kielak A., Maissen C., Overmars H., Popeijus H., Roze E., Petrescu A., Smant G., Bakker J., Helder J. *Origin, distribution and 3D-modeling of Gr-EXPB1, an expansin from the potato cyst nematode Globodera rostochiensis*, FEBS Letter, 579 (2005), s. 2451-2457
 25. Kikuchi T., Li H., Karim N., Kennedy M. W., Moens M., Jones J. T. *Identification of putative expansin-like genes from the pine wood nematode, Bursaphelenchus xylophilus, and evolution of the expansin gene family within the Nematoda*, Nematology, 11 (2009), s. 355-364
 26. Long H., Peng D., Huang W., Liu Y., Peng H. *Identification of a putative expansin gene expressed in the subventral glands of the cereal cyst nematode Heterodera avenae*, Nematology, 14 (2012), s. 571-577
 27. Abad P., Gouzy J., Aury J. M., Castagnone-Sereno P., Danchin E. G., Deleury E., Perfus-Barbeoch L., Anthouard V., Artiguenave F., Blok V.C., Caillaud M. C., Coutinho P. M., Dasilva C., De Luca F., Deau F., Esquibet M., Flutre T., Goldstone J. V., Hamamouch N., Hewezi T., Jaillon O., Jubin C., Leonetti P., Magliano M., Maier T. R., Markov G. V., McVeigh P., Pesole G., Poulain J., Robinson-Rechavi M., Sallet E., Ségurens B., Steinbach D., Tytgat T., Ugarte E., van Ghelder C., Veronico P., Baum T. J., Blaxter M., Bleve-Zacheo T., Davis E. L., Ewbank J. J., Favery B., Grenier E., Henrissat B., Jones J. T., Laudet V., Maule A. G., Quesneville H., Rosso M. N., Schiex T., Smant G., Weissenbach J., Wincker P. *Genome sequence of the metazoan plant-parasitic nematode Meloidogyne incognita*, Nature Biotechnology, 26 (2008), s. 909-915
 28. Peng H., Gao B. L., Kong L. A., Yu Q., Huang W. K., He X. F., Long H. B., Peng D. L. *Exploring the host parasitism of the migratory plant-parasitic nematode Ditylenchus destructor by expressed sequence tags analysis*, PLOS One, 8(7):e69579 (2013)
 29. Haegeman A., Kyndt T., Gheysen G. *The role of pseudo-endoglucanases in the evolution of nematode cell wall modifying proteins*, Journal of Molecular Evolution, 70 (2010), s. 441-452

30. Nikolaidis N., Doran N., Cosgrove D. J. *Plant expansins in bacteria and fungi: evolution by horizontal gene transfer and independent domain fusion*, Molecular Biology and Evolution, 31 (2014), s. 376-386
31. Ali S., Magne M., Chen S., Côté O., Stare B. G., Obradovic N., Jamshaid L., Wang X., Bélair G., Moffett P. *Analysis of putative apoplastic effectors from the nematode, Globodera rostochiensis, and identification of an expansin-like protein that can induce and suppress host defenses*, PLOS One, 10(1):e0115042 (2015)

Rola ekspansyn w interakcji roślina-nicień

Streszczenie

Celem artykułu było przedstawienie najnowszych danych literaturowych dotyczących roli ekspansyn podczas infestacji roślin przez pasożytnicze nienie. Nienie pasożytnicze roślin powodują wysokie straty w plonach roślin i stanowią poważny problem w rolnictwie, a także leśnictwie. Ekspansyny to białka, które mają zdolność rozluźniania struktury ściany komórkowej. Nienie podczas migracji wewnątrz tkanek roślinnych korzystają z własnych wydzielin, które zawierają specyficzny koktajl białek i innych substancji ułatwiających ich pasożytowanie. W wydzielinie znajdują się między innymi enzymy modyfikujące ścianę komórkową roślin, a także ekspansyny. Interesującym wydaje się fakt, że same nienie pasożytujące na roślinach posiadają w swym genomie geny kodujące ekspansyny lub białka podobne do ekspansyn. Do tej pory genów kodujących ekspansyny nie zidentyfikowano w innej grupie zwierząt. Mechanizm interakcji roślina-nicień jest nadal słabo poznany, a badania na poziomie molekularnym mogą przyczynić się w przyszłości do zwiększenia poziomu tolerancji roślin uprawnych na te pasożyty. Słowa kluczowe: ekspansyny, nienie roślinne

The role of expansins in the plant-nematode interaction.

Abstract

The aim of the article was to present the most recent data in the literature regarding the role of expansins during the infestation of plants by parasitic nematodes. Plant parasitic nematodes cause significant losses in crop plants and are a major problem in agriculture and forestry. Expansins are proteins that are capable of loosening the cell wall structure. Nematodes, during their migration inside the plant tissues, use their own secretions that contain a specific cocktail of proteins and other substances to facilitate their parasitism. The secretions contain, among others, plant cell wall modifying enzymes and expansins. It is interesting that plant parasitic nematodes have genes in their genomes encoding expansins or expansin like proteins. So far, genes encoding expansins were not identified in another group of animals. The mechanism of plant-nematode interactions is still poorly understood, and research at the molecular level can contribute in the future to increase the level of tolerance of crops to these parasites.

Keywords: expansins, plant nematodes