Uloga simbioze u evoluciji

Dvorski, Kora

Undergraduate thesis / Završni rad

2016

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:017107

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-29**



Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb







SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET

BIOLOŠKI ODSJEK

SEMINARSKI RAD

ULOGA SIMBIOZE U EVOLUCIJI

THE ROLE OF SYMBIOSIS IN THE EVOLUTION

Kora Dvorski

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: izv. prof. dr. sc. Damjan Franjević

Zagreb, 2016.

Sadržaj

1. O simbiozi…… 3
2. Povijest simbioze u evolucijskoj misli……5
3. Primjeri simbioze
    3.1. Fotosintentska udruženja praživotinja i beskralježnjaka……..... 9
    3.2. Mutualistički odnosi gljiva i fototrofa……... 11
    3.3. Bioraznolikost hidrotermalnih izvora……... 15
4. Prednosti simbioze……... 16
5. Literatura…….. 18
6. Sažetak……. 22
7. Summary…….. 23

1. O simbiozi

Simbioza je udruženje dvije ili više različitih vrsta organizama. Takav odnos može biti koristan, štetan ili neutralan za organizme koji u njemu sudjeluju. Uglavnom se sastoji od većeg partnera, domaćina, i manjeg partnera, simbionta. U prirodi su simbiotski odnosi česti i u njih ulaze organizmi svih domena, uključujući viruse, arheje, eubakterije i pripadnici svih carstava eukariota. Simbioza često uključuje vrlo isprepletene odnose među organizmima, tako da bakterije koje formiraju simbiotske odnose sa višim organizmima ujedno mogu biti domaćini simbiotskim virusima (Paracer i Ahmadjian, 2000).

Simbiotski odnosi se s obzirom na utjecaj na organizme koje uključuju mogu podijeliti u tri kategorije: mutualizam, komenzalizam i parazitizam. Mutualizam je odnos u kojemu oba partnera u određenoj mjeri imaju korist. Komenzalizam je odnos u kojemu jedan partner ima korist dok je na drugoga utjecaj neutralan. Odnos u kojemu jedan partner ima korist na račun drugoga je parazitizam. Ipak, granice između ove tri kategorije nisu uvijek potpuno jasne i jedna vrsta odnosa može prelaziti u drugu (Paracer i Ahmadjian, 2000). Također, kod mutualizma nije lako odrediti koliko pojedini simbiont ima koristi u odnosu na drugoga i vjerojatno ne postoji mutualizam od kojega oba partnera imaju jednako koristi (De Bary, 1879). Uz tri glavne kategorije simbioze važno je spomenuti i kooperaciju koja se često netočno izjednačuje s mutualizmom. Kooperacija je definirana kao povoljan ishod u odnosu na gubitke koji zahtijeva pojedinac ili grupa da bi poduzela određenu kolektivnu akciju (Gadagkar, 1997).

Simbioza se s obzirom na smještaj simbionta može podijeliti na endosimbiozu, u kojoj simbiont obitava unutar stanica domaćina, i ektosimbiozu, u kojoj je simbiont na površini ili unutar organizma domaćina, ali ne ulazi u njegove stanice. Rijetko kad će se endosimbiont naći u citoplazmi domaćina već je u stanici uglavnom okružen membranom i tvori strukturu simbiosom. Simbioza s obzirom na međuovisnost organizama može biti obligatna ili fakultativna. Kod obligatne simbioze su organizmi toliko prilagođeni na suživot da ne mogu živjeti izvan njega, a kod fakultativne mogu biti i u slobodnoživućem obliku. Organizmi su u simbiozi najčešće povezani prehranom. Odnos koji uključuje dva organizma od kojih barem jedan ovisi o nutrijentima koje dobiva od drugoga zove se biotrofna simbioza, a ukoliko jedan od simbionata u tom odnosu ugine, a drugi ga iskoristi kao izvor nutrijenata, radi se o nekrotrofnoj simbiozi. Simbionti mogu biti specifični za jedan organizam ili se mogu povezivati s različitim organizmima (Paracer i Ahmadjian, 2000). U pravilu, što je simbioza evolucijski odvedenija, što znači da je tokom njenog razvoja bilo više vremena za međusobno

privikavanje simbionata, to će odnos biti specifičniji i to će se simbionti manje povezivati s drugim vrstama (Douglas, 1995).

2. Povijest simbioze u evolucijskoj misli

Do druge polovice 19. stoljeća znanstvenicima ideja simbioze nije bila poznata. Francisco Redi, otac parazitologije, prvi je zabilježio prisustvo parazitskih simbionata na ribama, pticama, sisavcima i čovjeku. Tijekom 19. stoljeća otkriveni su životni ciklusi parazita kao što su metilji, trakavice i oblići (Paracer i Ahmadjian, 2000). Znanstvena istraživanja bila su primarno fokusirana na otkrivanje i liječenje parazitizama na biljkama, životinjama i čovjeku.

Prve ideje o simbiozi predstavio je švicarski botaničar Simon Schwendener proučavajući lišajeve. 1867. godine predložio je dvostruku hipotezu prema kojoj je lišajeve definirao kao udruženje algi i gljiva. Time se suprotstavio svojim suvremenicima koji su lišajeve smatrali autonomnim organizmima, svrstavajući ih pod mahovine, alge ili gljive. Naišao je na veliko neodobravanje u znanstvenim krugovima zbog načina na koji je prezentirao svoju ideju (Sapp, 1994). Naime, lišajeve je definirao kao udruženje koje funkcionira po principu gospodara i roba. Gljive u lišaju, mikobionti, su prema Schwendeneru „paraziti koji su navikli živjeti na račun drugoga“, dok su zelene alge, fotobionti, „njegovi sluge koje je prisvojio i prisilio na službu sebi...“. Objasnio je da je „gljiva zarobila algu u svoju mrežu poput pauka ali, za razliku od pauka koji usmrti svoj plijen, gljiva algu potiče na sve veću aktivnost i toliko pojačan rast da u takvoj asocijaciji alga postaje neprepoznatljiva“ (Crombie, 1886). Schwendenerova teorija da su lišajevi izmijenjene gljive koje vrše određenu vrstu parazitizma na algama, iako djelomično netočna, bila je važan korak u proučavanju simbioze jer je potaknula mnoge znanstvenike na istraživanje prirode lišajeva. Njemački botaničar Johannes Reinke povezao je odnos fotobionta i mikobionta u lišaju sa odnosom korijenja i lista biljke. Otkrio je da je mikobiont odgovoran za opskrbu lišaja dušikom i mineralima iz tla dok fotobiont stvara kisik i opskrbljuje lišaj produktima fotosinteze. Reinke prvi koristi izraz konzorcij kako bi opisao odnos alge i gljive u lišaju (Reinke, 1873). Albert Bernhard Frank, njemački botaničar i mikolog, u svojim je istraživanjima dokazao da, ukoliko se iz lišaja izolira fotobiont, mikobiont neće preživjeti te da je fotobiont toliko promijenjen da također ne može živjeti odvojeno od mikobionta. Radio je istraživanja suživota raznih organizmima, između ostalog i bakterija, te je prvi predložio uvođenje koncepta koji se odnosi na sve organizme koji žive u zajednici, bez obzira na to kakvu ulogu imaju u njoj, već bazirano na samom suživotu (Frank, 1877).

Autor prve definicije simbioze je njemački znanstvenik Heinrich Anton de Bary koji ju je 1879. godine u svom djelu *Die Erscheinung der Symbiose* opisao kao pojavu u kojoj

različiti organizmi žive zajedno. De Bary je bio potaknut otkrićima belgijskog zoologa Pierre-Josepha Van Benedena koji je definirao razliku između komenzalizma, mutualizma i parazitizma kako bi okarakterizirao „društveni život“ životinja (Van Beneden, 1879). Svoje ideje o simbiozi de Bary je razvio proučavajući lišajeve, nadovezavši se na rad Simona Schwendenera. De Bary je smatrao da u lišaju gljiva kao „domaćin“ održava algu u uvjetima boljim od uobičajenih jer tako osigurava da će dobiti elemente nužne za preživljavanje. De Bary je primijetio da kod organizama u simbiozi može doći do morfoloških promjena koje nisu patogene te je zaključio je da je simbioza glavni izvor inovacija u evoluciji (Sapp, 1994).

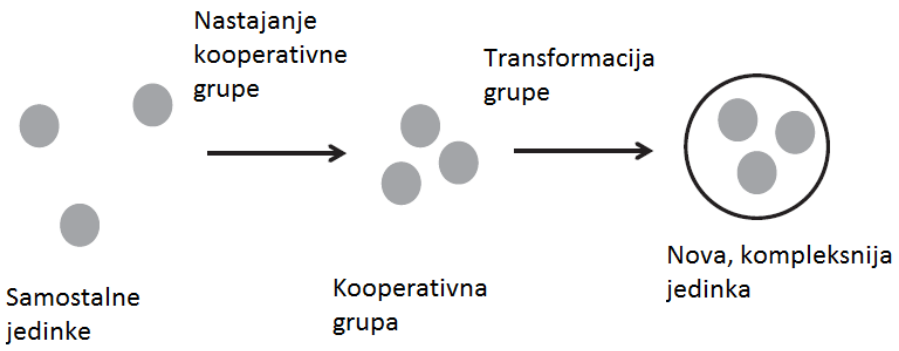
Rani darvinisti, predvođeni Ernstom Haeckelom, tokom 19. stoljeća su se bavili istraživanjem mikroskopskih, jednostavnih vodenih organizama nadajući se da će doći do novih saznanja o evoluciji života na Zemlji. U tim organizmima su otkrili granule zelene boje koju su pripisali klorofilu. Uvedena je nova ideja o „životinjskom klorofilu“ na temelju koje je zaključeno da postoji poveznica između biljaka i životinja te da su one imale zajedničke pretke koji su svrstani u novo carstvo, Protista. Uskoro je otkriveno da se zelene granule, za razliku od kloroplasta kod biljaka, nakon što se izoliraju iz životinje sposobne nastaviti samostalno živjeti te da se radi o simbiotskim algama (Sapp, 1994). Uslijedilo je otkriće bakterijskih simbionata u izraštajima na korijenju mahunarki te je pokusima postalo jasno da oni vrše fiksaciju dušika iz atmosfere koji biljke koriste za rast (Wilson i Fred, 1935). Funkcija izraštaja na korijenju mahunarki uskoro je povezana s funkcijom gljiva u korijenju viših biljaka, gdje su one isprva smatrane parazitima. Albert Bernhard Frank je dokazao da se radi o mutualističkom odnosu te je za korijenje koje sadrži mikosimbionta uveo termin mikoriza. Dokazao je generalnu prisutnost mikorize na raznim vrstama drveća, istaknuo razliku između ektotrofne i endotrofne mikorize i otkrio da biljke privlače mikosimbionta lučenjem određenih tvari korijenom. Tvrdio je da, kao i mesojedne biljke koje privlače kukce da bi došle do dušika koji im nedostaje, zbog istog razloga „fungivorne“ biljke privlače gljive u mikorizu. Mikoriza koja je privukla najveću pažnju bila je ona kod sjemenki orhideje, potrebna da bi potaknula njihovo klijanje. Tokom 19. stoljeća izvršene su velike investicije u uzgoj orhideja iz sjemenki koji je sve do otkrića orhidejske mikorize bio bezuspješan (Sapp, 1994).

Početkom 20. stoljeća evolucijskim biolozima Darwinova teorija evolucije više nije bila dovoljna za objašnjenje procesa specijacije. Po Darwinu je evolucija razvoj nasljednih linija od zajedničkog pretka uz promjene. Evolucijski ekolozi su bili uvjereni da se evolucijski procesi ne mogu potpuno razumjeti bez da se sagledaju bliski odnosi između organizama te da su simbioza i koevolucija jednako važni faktori u evoluciji kao i prirodna selekcija. Ruski

biolog Konstantin Mereschkovsky uveo je izraz simbiogeneza za proces u kojemu nove vrste nastaju kao rezultat simbioze različitih organizama. 1965. godine Paul Ehrlich i Peter Raven su prezentirali koncept koevolucije u članku *Butterflies and plants: A study of coevolution*. Koevolucija je vrsta evolucijske „utrke“ između različitih organizama koji žive u bliskim zajednicama. Osobine vrste A se razvijaju kao odgovor na vrstu B, čije se osobine razvijaju pod utjecajem vrste A. Takva recipročna razmjena genetičkog materijala često se odvija istovremeno i baza je koevolucije. Na primjer, u odnosu parazita i njegovog domaćina odvija se mikroevolucijska utrka u kojoj nakon nekog vremena napad parazita i obrana domaćina stvaraju cikluse koadaptacije. I evolucija eukariotske stanice se sastojala od takve serije genskih interakcija prokariota. Nakon otkrića mitohondrija, Mereschovsky je pretpostavio njihovo prokariotsko porijeklo. Njegova se ideja nastavila nadograđivati, a 1970. godine je američka znanstvenica Lynn Margulis ujedinila informacije iz stanične i molekularne biologije i razvila serijsku endosimbiotsku teoriju o porijeklu eukariotske stanice. Prema njoj su stanični organeli, mitohondriji i kloroplasti, nastali kroz asocijacije s prokariotskim organizmima od kojih su eukarioti stekli metabolički aparat za stanično disanje i fotosintezu (Paracer i Ahmadjian, 2000). Simbiotske interakcije funkcioniraju i na molekularnom nivou pa geni, kao i organizmi, mogu međudjelovati ako imaju korist od tog odnosa. Na primjer, „sebična DNA“ je poznata kao ultimativni parazit. Predstavio ju je 1976. Godine Richard Dawkins u svojoj knjizi *The Selfish Gene* i pomoću nje objasnio iznenađujuću količinu novootkrivenog nekodirajućeg genetičkog materijala kod eukariota. DNA sekvenca se pomoću transpozona širi po genomu bez uzrokovanja ozbiljne štete za organizam (Kunze et al., 1997).

Prije 20-ak godina Maynard Smith i Szathmáry su predložili koncept po kojemu su ključni koraci u evoluciji potaknuti malim brojem „glavnih evolucijskih tranzicija“ (Maynard Smith i Szathmáry, 1995). U takvim se tranzicijama nezavisne jedinke grupiraju, međudjeluju i formiraju novu, kompleksniju životnu formu (jedinku). Na primjer, geni su međudjelovali i formirali genome, arheje i eubakterije su formirale eukariotsku stanicu, a stanice su se udružile u višestanične organizme. Pritom dolazi do promjene načina čuvanja i prenošenja nasljedne informacije. Proučavajući različite tranzicije, znanstvenici su došli do ključnog pitanja: Kako su se nadišli sebični interesi pojedinaca da bi se formirale međusobno ovisne kooperativne grupe? Naime, iz evolucijske perspektive, simbiotski odnos je teško postignuta ravnoteža, kompromis između različitih interesa domaćinskog i simbiotskog genoma (Werren i Beukeboom, 1998). Glavna svojstva tranzicije su ta da se jedinke koje su se mogle samostalno replicirati prije nje sada mogu replicirati samo kao dio veće jedinke te da je izbjegnut sukob unutar grupe pa se ona može smatrati jedinkom povećane sposobnosti.

Nastanak tranzicije se može podijeliti u dva koraka (Sl. 1): prvi je formacija kooperativne grupe, a drugi transformacija te grupe u povezanu, integriranu jedinku (organizam) koja je kompleksnija od jedinki koje su ušle u tranziciju. Drugi korak formiranja tranzicije uglavnom uključuje neka od sljedećih svojstava: između jedinki dolazi do podjele rada, podjela rada se toliko specijalizira da jedinke postaju međuovisne jedna o drugoj te se razvija komunikacija kojom se koordinira suradnja na razini cijele grupe (West et al., 2015).



Slika 1. Glavna evolucijska tranzicija odvija se u dva koraka: nastajanje kooperativne grupe i prijelaz grupe na novu razinu organizma sa podjelom rada, međuovisnosti i koordinacijom unutar nje. Preuzeto i prilagođeno sa West et al., 2015.

Koncept glavnih evolucijskih tranzicija još je u razradi, ali se smatra da su na taj način nastala udruženja poput eukariotske stanice, višestaničnih organizama, obligatnih endosimbionata i socijalnih kukaca poput termita, mrava i pčela (West et al., 2015).

3. Primjeri simbioze

3.1. Fotosintentska udruženja praživotinja i beskralježnjaka

Mnoge praživotinje i morski beskralježnjaci poput vlasulja, koralja i plošnjaka formiraju mutualistička udruženja s fotosintetskim mikroorganizmima, fotobiontima, koji ih opskrbljuju nutrijentima te im omogućuju naseljavanje nedostupnih staništa s vrlo ograničenim izvorima hrane (Saffo, 1992; Trench, 1993). Najčešći fotobionti mogu se svrstati u dvije skupine algi - zoochlorellae i zooxanthellae. Zoochlorellae su većinom slatkovodne jednostanične alge roda Chlorella. Česti su simbionti trepetljikaša, ameba, hidra, spužvi i školjkaša (Smith, 1991). Zooxanthellae su dinoflagelati koji koloniziraju mnoge morske organizme. Obojeni su žuto-zeleno jer njihovi kloroplasti sadrže klorofil a, klorofil c i velike količine ksantofila koji zajedno stvaraju iznimno efikasne komplekse za iskorištavanje svjetlosti. Broj stanica algi po domaćinu varira, a svaka se od njih nalazi unutar mjehurića simbiosoma. Alge su smještene u dijelovima životinje koji su prozirni i najizloženiji kako bi mogle što bolje iskoristiti sunčevu svjetlost za fotosintezu. Još nije potpuno razjašnjen mehanizam prepoznavanja kompatibilnosti između alge i životinje koje se događa nakon što je alga unesena fagocitozom. Alge koje su kompatibilne ne budu probavljene fagocitozom jer na neki način izbjegnu probavne enzime domaćina ili su na njih otporne (Paracer i Ahmadjian, 2000).

Česti simbiont morskih beskralježnaka je dinoflagelat *Symbiodinium microadriaticum*. Slobodnoživuća jedinka mora proći velike morfološke i fiziološke promjene da bi postala simbiont u životinjskim stanicama. Počinje se dijeliti isključivo binarnom diobom. Stanična stijenka joj se stanjuje, gubi nabore i bičeve, što joj omogućava bliži kontakt s citoplazmom domaćina. U simbiozi dinoflagelati počinju izlučivati velike količine glicerola koji njihovu domaćinu služi za sintezu lipida i proteina. Osim glicerola, sintetiziraju i izlučuju i ostale nutrijente - glukozu, alanin i organske kiseline (Paracer i Ahmadjian, 2000). Utvrđeno je da im je za izlučivanje nutrijenata potreban okidač, određena tvar koju sadrže tkiva njihovog domaćina. Zooxanthellae koje su izolirane iz domaćina i uzgojene u kulturi prestaju s izlučivanjem nutrijenata, no ako ih se izloži homogenatu tkiva domaćina, ponovo počinju lučiti nutrijente. Još uvijek nije otkrivena tvar koja djeluje kao okidač, ali je dokazano da je zajednička svim životinjama koje sadrže alge kao simbionte te da ima efekt na sve simbiotske zooxanthellae (Smith i Douglas, 1987).

Krednjaci (lat. Foraminifera) i zrakaši (lat. Radiolaria) su ameboidni protisti koje grade kućice od kalcijevog karbonata. Njihovi najčešći fotobionti su dinoflagelati. Osim što

im osiguravaju organske spojeve, krednjacima fotobionti povećavaju stopu kalcifikacije tako što im kontinuirano uklanjaju višak CO_2 iz stanice. Zauzvrat fotobionti dobivaju dušik, fosfor i vitamine od domaćina (Lee, 1995). Zrakaši osim od simbiotske fotosinteze dio nutrijenata dobivaju hvatajući plijen. Nakon razgradnje plijena, štetne produkte poput amonijaka i CO_2 njihovi fotobionti asimiliraju i iskoriste u fotosintezi. Na taj način zrakaši štede energiju koju bi izgubili na izlučivanje organskih ostataka. Zbog ovog su simbiotskog odnosa zrakaši izuzetno uspješni u vodama siromašnim nutrijentima poput Sargaškog mora (Paracer i Ahmadjian, 2000).

Koraljni grebeni su iznimno bitni u tropskim ekosustavima jer čine osnovu za naseljavanje velikih zajednica različitih organizama. Polipi koralja oko sebe grade ljušturicu od kalcijevog karbonata. Kako ugibaju, njihove se ljušturice ne razgrade, nego novi polipi rastu preko njih, što nakon dugo vremena dovodi do formiranja koraljnih grebena. Svi koralji koji grade grebene sadrže simbiotske zooxanthellae i mogu biti vrlo fleksibilni pri izboru simbionata. Alge opskrbljuju svog domaćina kisikom i ugljikohidratima i stimuliraju rast karbonatnih ljušturica fotosintetskom fiksacijom CO_2 pri kojoj se on uklanja iz stanice i povećava brzinu reakcija kalcifikacije. Koralji se hrane i filtracijom čime si priskrbljuju vitamine, elemente u tragovima i ostale esencijalne spojeve. Životinjski otpadni produkti su pomoću algi prevedeni u aminokiseline koje su ponovo prebačene u domaćina. Proces recikliranja dušika je ključno svojstvo koje je koraljima omogućilo nastanjivanje plitkih tropskih voda, staništa siromašnih nutrijentima. Osim nutritivne uloge, alge domaćinu pružaju zaštitu od štetnih efekata UV zračenja. U današnje vrijeme sve je prisutnija pojava izbjeljivanja koralja uzrokovana gubitkom simbiotskih algi. Izbjeljivanje može biti posljedica okolišnog stresa - globalnog zagrijavanja i pojačane UV radijacije (Paracer i Ahmadjian, 2000). Povišena temperatura mora pogoduje razvijanju patogena koji izlučuju endotoksine i proteaze i razgrađuju sluz oko koralja (Bigger, 1988). Time je potaknuta nekroza tkiva koralja (Richardson, 1998), što na kraju rezultira izbjeljivanjem. U evolucijskom smislu izbjeljivanje bi mogla biti prilika koraljima da formiraju simbiozu s drugim organizmima koji bi bili otporniji na okolišni stres od zooxanthella (Paracer i Ahmadjian, 2000).

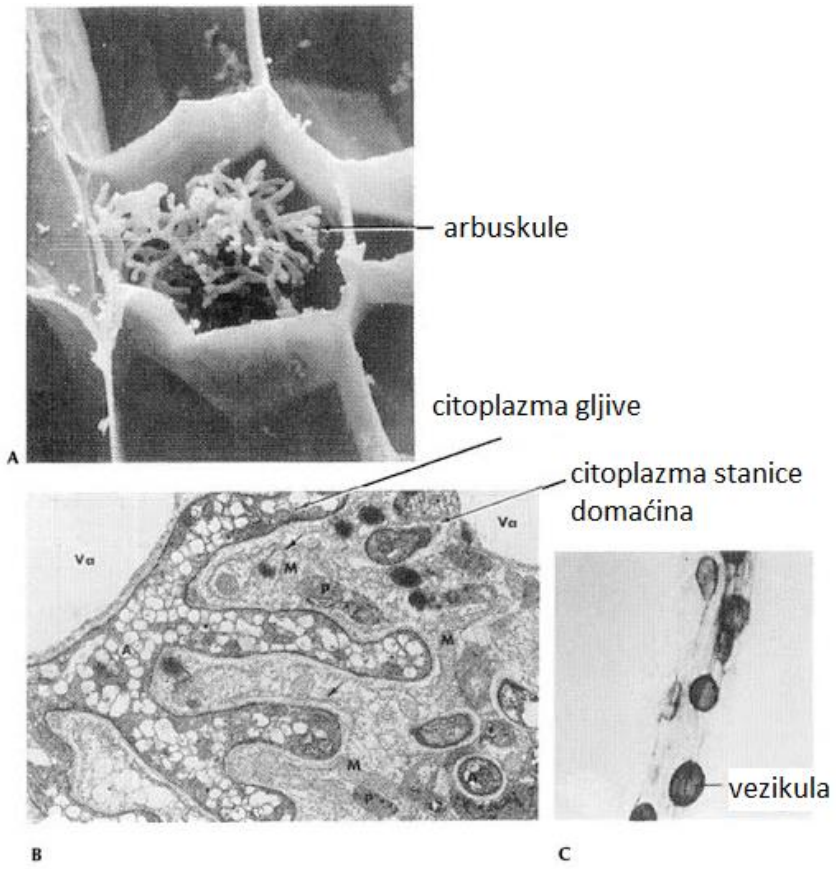
3.2. Mutualistički odnosi gljiva i fototrofa

Dominacija biljaka na kopnu započela je u Ordoviciju, prije više od 400 milijuna godina. Ipak, puno prije pojave biljaka, kopnena staništa su kolonizirale gljive (Blair, 2009; Taylor et al., 2014). Gljive koje su danas mutualisti većine kopnenih biljaka potječu od starih, rano odvojenih evolucijskih linija (Field et al. 2015). Simbioza s gljivama bila je jedna od taktika koja je fototrofnim organizmima omogućila nastanjivanje kopna. Najranijim fototrofima, nevaskularnim biljkama bez razvijenog korijenskog sustava, simbiotske gljive su osigurale dovoljno veliku površinu za pronalaženje i unos vode i nutrijenata. Rezultat simbioze fototrofa i gljiva su današnja trajna udruženja poput lišajeva, mikofikobioza, mikoriza i endofita trava (Atsatt, 1988, 1991; Selosse i LeTacon, 1998).

Mikofikobioza je obligatna simbioza između morske alge, koja je domaćin, i nitaste morske gljive, simbionta (Kohlmeyer i Kohlmeyer, 1979). Gljiva raste između stanica talusa alge, ali ih nikada ne probija niti oštećuje. Moguća funkcija gljive u ovom udruženju je da štiti algu od isušivanja u vrijeme oseke, a može sudjelovati i u nekom od stadija razvoja alge. Mlade alge vrste *Ascophyllum nodosum* ne mogu razviti talus ako nisu inficirane gljivom (Paracer i Ahmadjian, 2000).

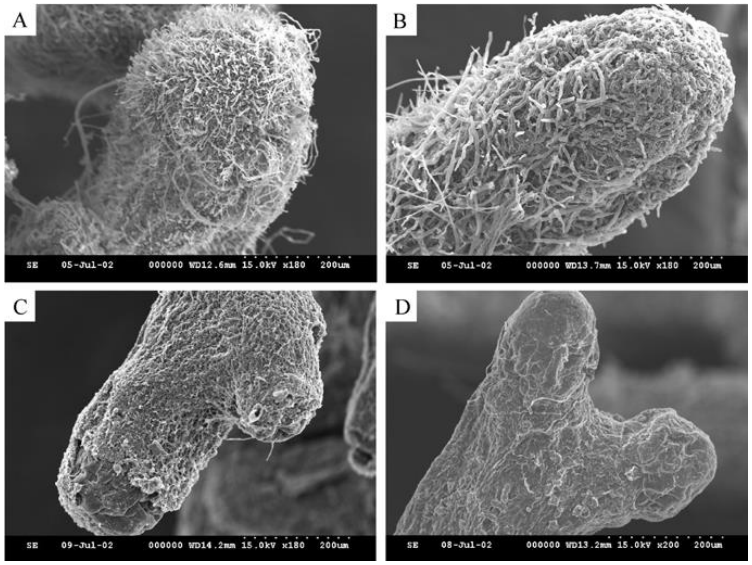
Mikorize su simbiotske asocijacije između gljiva i korijenja kopnenih biljaka (Ruehle i Marx, 1979). U njima gljiva dobavlja mineralne nutrijente biljci iz područja tla nedostupnih njezinom korijenju. Biljka ih asimilira i zauzvrat opskrbljuje gljivu ugljikohidratima dobivenim iz atmosferskog CO_2 procesom fotosinteze (Smith i Read, 2008). Postoji sedam vrsta mikoriza od kojih su najčešće vezikularno-arbuskularna mikoriza, ektomikoriza, orhidejska mikoriza i erikoidna mikoriza. U svakom tipu mikorize hife rastu kroz tlo oko korijena te tako povećavaju površinu za apsorpciju nutrijenata (Paracer i Ahmadjian, 2000). Višestanične hife gljiva tanje su i duže od jednostaničnih rizoida i korijenovih dlačica te se mogu granati i tvoriti složene podzemne mreže kojima mogu doprijeti do minerala skrivenih duboko u tlu (Field et al. 2015). Mikorize se pojavljuju kod gotovo svih kopnenih biljaka i pridonose njihovoj dobrobiti, posebno kod biljaka koje žive na nutrijentima siromašnim tlima (Allen, 1991; Varma i Hock, 1995; S. E. Smith i Read, 1997). Biljke u mikorizi sposobnije su izdržati sušu, bolesti, nametnike, visoke temperature tla, toksične metale i transplataciju od biljaka koje žive samostalno (Paracer i Ahmadjian, 2000).

Vezikularno-arbuskularna mikoriza, najčešći tip mikorize, pojavljuje se u većini porodica kritosjemenjača, kod svih golosjemenjača osim porodice Pinaceae te kod paprati i jetrenjarki. Gljive koje sudjeluju u ovoj vrsti mikorize spadaju u red Glomales. Prisutne su u tlu i obližnjem korijenju te inficiraju korijen u razvoju. Teško je prepoznati ovakav tip mikorize jer nisu vidljive nikakve strukturne promjene, ne stvara se vanjski ovoj oko korijena, vidljive su jedino hife koje iz korijena izlaze u tlo. Gljiva raste između stanica kore korijena te ulazi u njih formirajući posebne strukture, arbuskule i vezikule. Arbuskule (Sl. 2. A i B) su jako razgranati haustoriji okruženi membranom biljne stanice i funkcija im je prolazak nutrijenata između gljive i biljne stanice. Vezikule (Sl. 2. C) su mjehurići u biljnoj stanici i oko nje koji služe kao skladište lipida. Inficirane mogu biti samo mlade, žive stanice u području direktno iza zone produžnog rasta korijena, dok starije stanice korijena nisu podložne infekciji izvana. Gljive koje formiraju vezikularno-arbuskularnu mikorizu su obligatni simbionti, ne mogu živjeti nezavisno i dobivaju jednostavne organske spojeve od biljke domaćina jer im nedostaju enzimi poput celulaze i pektinaze koju su nužni za razgradnju kompleksnih organskih spojeva. Najranije vaskularne biljke kao što su *Rhynia* i *Asteroxylon* sadržavale su vezikularno-arbuskularnu mikorizu, što se podudara s teorijom da je mikoriza imala važnu ulogu pri naseljavanju biljaka na kopnena staništa. Vezikularno-arbuskularna mikoriza je posebno česta u tropskim šumama gdje su izrazito niske koncentracije fosfata u tlu. Ovom se mikorizom često povezuju i različite biljke te međusobno prenose nutrijente (Paracer i Ahmadjian, 2000).



Slika 2. Vezikularno-arbuskularna mikoriza. (A) Arbuskule vrste *Glomus mosseae* u stanicama korijena vrste *Liriodendron tulipifera*, slikano skenirajućim elektronskim mikroskopom. (B) Dio vakuolizirane arbuskule vrste *Glomus mosseae* u stanicama korijena žute topole. (C) Vezikule vrste *Glomus fasciatus* u obojenom korijenu soje. (Preuzeto i prilagođeno iz Paracer i Ahmadjian, 2000)

Drugi najčešći tip mikorize je ektomikoriza, prisutna kod oko 3% poznatih golosjemenjača i kritosjemenjača. Kod ektomikorize gljive formiraju ovoj tkiva koji potpuno prekriva korijen te iz njega hife ulaze u tlo i u koru korijena (Sl. 3). Hife prolaze kroz središnju lamelu stanica kore korijena i formiraju tzv. Hartigovu mrežu. Ne ulaze u stanice kore niti u srž korijena s provodnim sustavom. Kod ektomikorize dolazi do strukturalnih promjena u korijenu i inhibira se rast korijenovih dlačica. U mikorizi sudjeluju najvećim dijelom gljive iz koljena Basidiomycota, ali i nekoliko vrsta iz Zygomycota i Ascomycota. Česte su u šumama umjerenog područja i tropskim šumama. Dodatna funkcija ektomikoriza je zaštita korijena od parazitskih organizama jer hife gljiva stvaraju neprobojan ovoj oko korijena, a neke izlučuju i antibiotike koji inhibiraju razvoj potencijalnih patogena. Stanice kore korijena kao odgovor na mikorizu izlučuju mikotoksine koji također inhibiraju razvoj patogena (Paracer i Ahmadjian, 2000).



Slika 3. Ektomikoriza na vanjskoj površini epiderme korijena vrste *Pinus rigida* u razvoju. Slike A-D pokazuju postepeni razvoj micelija gljive u ektomikorizi, od okruživanja korijena hifama do njihovog stapanja i formiranja pseudoparenhima koji izgleda poput biljnog tkiva. Na kraju se vršak korijena dihotomski grana. (Preuzeto i prilagođeno iz Hung-Chae et. al., 2003)

Glavni okidač za razvoj ektomikorize su uvjeti suboptimalne razine glavnih nutrijenata za biljku, poput fosfata, nitrata i kalija. Cijela površina korijena prekrivena je hifama gljive pa hranjive tvari prvo moraju proći kroz njih da bi došle do biljke. Tako gljiva kontrolira količinu nutrijenata koja će ući u korijen. Najbitnija tvar koju gljiva osigurava biljci je fosfor i njegov protok kroz hife je puno brži nego kroz tlo. Sloj hifa koji okružuje korijen služi kao skladište ugljikovih spojeva i minerala koje oba simbionta mogu koristiti. Ako su glavni nutrijenti prisutni u tlu u velikim količinama, prekida se razvoj mikorize pa oba simbionta prelaze u svoj nesimbiotski stadij, što znači da je ektomikoriza fakultativna (Paracer i Ahmadjian, 2000). Da bi mutualističke interakcije biljaka i gljiva opstale kroz dug evolucijski period, potrebna im je stabilnost koju postižu obostranim nagrađivanjem. Naime, 'velikodušni' biljni partneri bivaju nagrađeni većim priljevom nutrijenata od svojih simbionata gljiva zauzvrat za to što su u njih pojačano ulagali ugljikove spojeve proizvedene fotosintezom (Kiers et al.). Pretpostavlja se da su i biljke i gljive sposobne odmjeriti razlike u količini međusobno izmijenjenog ugljika, odnosno fosfora i dušika te tako prilagoditi njihovu raspodjelu. Na primjer, jedinke u mutualizmu su sposobne zadržati nutrijente za sebe dokle god nije postignuta maksimalna 'nagrada' za njihov 'ulog' (Field et al. 2015). Ipak, kod nekih je mutualista razvijena i strategija 'varanja', gdje jedinka koja prestane uzvraćati resurse svom partneru postaje parazitska. Na primjer, usko specijalizirane nefotosintetske kritosjemenjače potpuno su ovisne o tvarima koje dobivaju iz vezikularno-arbuskularne mikorize u koju one zauzvrat ništa ne ulažu (Waterman et al. 2013).

3.3. Bioraznolikost hidrotermalnih izvora

Otkriće velike bioraznolikosti oko dubokomorskih hidrotermalnih izvora, u morskim sedimenatima i u ostalim staništima s anaerobnim uvjetima i velikim količinama sumporovodika unaprijedilo je razumijevanje važnosti simbioze u evoluciji. Znanstvenicima se nametnulo pitanje gdje se organizmima na takvim ekstremnim staništima nalazi izvor hrane. Uskoro je otkriveno da su oni u simbiozi sa sumpor-oksidirajućim kemoautotrofnim bakterijama (Cavanaugh, 1994) koje sumporovodik procesom oksidativne fosforilacije prevode do ATP-a (Doeller, 1995). Uz njih su česti endosimbionti metanotrofne i metanogene bakterije. Metanotrofne bakterije koriste metan kao izvor ugljika i energije, a metanogene bakterije proizvode metan iz CO_2 i vodika. Metanogene bakterije su simbionti anaerobnih trepetljikaša koji proizvode vodik u hidrogenosomima. Te bakterije koriste svoje domaćine kao stalan izvor vodika. Općenito, sve anaerobne praživotinje održavaju svoj energetski metabolizam u simbiozi s bakterijama koje za svoje stanične procese koriste vodik (Paracer i Ahmadjian, 2000).

Jedan od najneobičnijih stanovnika hidrotermalnih izvora je mnogočetinaš cjevaš *Riftia pachyptila*. Guste kolonije ovih cjevaša dugih i do 3m pričvršćene su za stijene oko hidrotermalnog otvora. Ovoj vrsti potpuno nedostaju usta i probavni sustav, a u području trupa ima kompleksan organ, trofosom, u kojemu se nalaze endosimbionti (Cavanaugh et al. 1981). Ličinački stadij je slobodnoživući i ima probavni sustav koji se izgubi tokom razvoja u odraslu jedinku. Endosimbionti ove vrste su γ-proteobakterije, kemoautotrofi koji dobivaju energiju oksidacijom sulfida. Primarna fiksacija ugljika odvija se u endosimbiontima u trofosomu, ugradnjom CO_2 u ugljikohidrate kroz Calvin-Bensonov ciklus. Fiksaciju prati oslobađanje velike količine ugljikohidrata iz endosimbionata i prijenos iz trofosoma u metabolički aktivna tkiva domaćina. Domaćin je brzorastuća životinja koja zahtijeva dostatnu, stabilnu opskrbu respiratornim plinovima i spojevima esencijalnim za rast i reprodukciju. Malo je vjerojatno da tako velika životinja može živjeti isključivo od tvari koje su selektivno izlučile bakterije jer i one same koriste velik dio nutrijenata koje su proizvele za svoje stanične procese. Istraživanje je pokazalo da domaćin dio svojih simbionata može i probaviti, što mu osigurava nutrijente koje simbionti ne bi sami selektivno izlučili. Oba mehanizma dobavljanja nutrijenata vrste *Riftia pachyptila*, translokacija tvari koje su proizveli endosimbionti i digestija samih endosimbionata, bitni su za njeno preživljavanje. Ipak, pretpostavlja se da, s obzirom da prehrana domaćinu treba osigurati samo esencijalne elemente, translokacija uvelike premašuje digestiju u važnosti i količini ugljikovih spojeva pribavljenih domaćinu (Bright et al, 2000).

4. Prednosti simbioze

U simbiozi različiti organizmi međusobno djeluju osiguravajući jedan drugome stanište ili ekološku nišu, izvor nutrijenata i reprodukciju (npr. u slučaju oprašivanja), ostvaruju metaboličke funkcije, morfološka svojstva i biheviоralne osobine za koje niti jedan od njih ne bi bio sposoban sam za sebe. Domaćin i simbiont često razviju nova svojstva, a ponekad formiraju nove jedinke s karakteristikama drugačijim od onih s kojima su ušli u simbiozu (Margulis 1991, 1998).

Utjecaj simbioze na evoluciju organizama koji se u njoj nalaze najbolje se vidi na primjeru koevolucije. Bitan dio koevolucije su kospecijacija i koadaptacija. Dugotrajan bliski kontakt različitih organizama i njihov međusoban utjecaj često rezultiraju nastajanjem novih vrsta. Izuzetan primjer kospecijacije i koadaptacije u prirodi je simbioza kukaca oprašivača i biljaka cvjetnjača. Oko 70% cvjetnjača koristi kukce za oprašivanje (Kearns i Inouye, 1997). Kukci prenose pelud s jedne biljke na drugu, a biljke im osiguravaju izvor hrane. Biljke su razvile raspon izuzetno uspješnih mehanizama izbjegavanja samooplodnje, što je rezultiralo pojačanom hibridizacijom i velikim brojem varijacija s kojima prirodna selekcija može raspolagati. Biljke cvjetnjače i kukci su u stalnoj evolucijskoj utrci radi ispunjenja svojih vrlo različitih interesa. Naime, biljke kukce trebaju isključivo zbog prenošenja peludi na drugi cvijet, dok je kukcima primarni razlog dolaska na cvijet hranjenje. Za biljku je proizvodnja velike količine peludi kojom se kukac hrani energetski zahtjevna pa se tokom evolucije okrenula i drugim mehanizmima privlačenja i prevara – proizvodnji energetski isplativijeg nektara, privlačenju mirisom i bojom te oponašanju spolnih partnera kukaca oprašivača. Rezultat je golema varijabilnost morfoloških oblika cvjetova. Kukci su se također prilagodili raznim oblicima i funkcijama kako bi uz što manji utrošak energije došli do hrane, a rezultat je razvoj velikog broja vrsta kukaca gdje je svaki prilagođen određenoj vrsti biljke od koje dobiva zadovoljavajuću količinu hrane. Njihova koevolucija duga 200 milijuna godina rezultirala je odnosima koji su utjecali na razvoj obje skupine organizama i jedan je od glavnih razloga njihove brojnosti i rasprostranjenost na Zemlji danas (Paracer i Ahmadjian, 2000). Naime, biljke cvjetnjače evolucijski su najodvedenija i najuspješnija skupina kopnenih biljaka koje s oko 260 000 poznatih vrsta čine 95% vrsta kopnene flore (Nikolić, 2013). Prilagodile su se svim naseljivim područjima Zemlje i dominiraju kopnenim staništima. Kukci su najbrojnija skupina današnje epohe s ~ 1 000 000 poznatih vrsta, što čini više od ¾ Metazoa (Habdija et al., 2011).

Evolucijsku prednost koju daje simbiotski odnos možemo vidjeti i na primjeru algi i beskralježnjaka. Alge opskrbljuju životinju proizvodima fotosinteze, organskim spojevima koje ona koristi za dobivanje energije, dok životinje algama osiguravaju dušikove spojeve i CO_2 koji su njihovi otpadni produkti, a alge ih nužno trebaju za fotosintezu. Ovakva izrazita komplementarnost partnera i podjela rada potiče evolucijski uspjeh mutualističkog udruženja. Inkorporacija alge u životinju je evolucijska adaptacija kojom ta životinja dobiva prednost nad jedinkama bez simbionta te je uspješnija u osvajanju novih, drugim organizmima nedostupnih staništa (Paracer i Ahmadjian, 2000).

Osvajanje staništa koja bi zasebnim jedinkama bila nedostupna prednost je simbioze u svim primjerima navedenim u ovom radu. Simbiotske alge su koraljima, filtratorima koji se hrane organskim česticama iz okolne vode, omogućile život u toplim tropskim morima izrazito siromašnim nutrijentima. Nadalje, mikoriza je omogućila biljkama naseljavanje kopnenih staništa koja su tada bila nepogodna za njihov rast, sa hranjivim tvarima skrivenim duboko u mineralnim stijenama do kojih su mogle doći samo simbiotske gljive i osigurati ih biljci. Također, život životinja u blizini hidrotermalnih izvora na više od 3 km ispod površine mora bi bio nemoguć da nije razvijena simbioza sa kemoautotrofnim bakterijama. U simbiozi sudjeluju veoma različiti organizmi, a u njihovom udruženju je bitna podjela rada. To znači da jedan partner obavlja uslugu koju drugi ne može izvršiti pa međusobno vrlo različita svojstva mogu djelovati zajedno.

Navedeni primjeri simbioze imali su jak utjecaj za evoluciju života na Zemlji jer su potaknuli velike promjene u okolišu. Posebno bih izdvojila važnost pojave biljaka na kopnenim staništima. Zbog jakog utjecaja na cikluse ugljika, nutrijenata i vode, biljke su potaknule velike promjene u biosferi Zemlje, formirajući litosferu i sastav atmosfere, što je dovelo do dalekosežnih posljedica na čitav živi svijet (Van Schöll et al., 2008). Izlazak biljaka na kopno uzrokovao je novu klimu i otvorio staništa koja su bila pogodnija za razvoj života na kopnu (Selosse et al., 2015; Clark i Clair, 2011), daljnju evoluciju životinja, njihov izlazak na kopno te razvoj bioraznolikosti kakvu danas poznajemo.

5. Literatura

Allen, M. F. (1991) „The Ecology of Mycorrhizae.“ New York: Cambridge University Press.

Atsatt, P. (1988) „Are vascular plants inside-out lichens?“ Ecology 69: 17-23.

Atsatt, P. (1991) „Fungi and the origin of land plants.“ In *Symbiosis as a source of Evolutionary Innovation: Speciation and Morphogenesis* Cambridge, MA: MIT Press.

Bigger, C. (1998) „Historecognition and immunocompetence in selected marine invertebrates.“ In *Invertebrate Historecognition* New York: Plenum Press, pp. 55-65.

Blair, J. E. (2009) „Fungi. In The TimeTree of Life“ New York: Oxford University Press, pp. 215–219

Bright, M., Keckeis, H., Fisher, C. R. (2000): „An autoradiographic examination of carbon fixation, transfer and utilization in the *Riftia pachyptila* symbiosis.“ Marine Biology 136: 621±632.

Cavanaugh, C. M., Gardiner, S. L., Jones, M. L. S., Jannasch, H. W., Waterbury, J. B. (1981) „Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila*: possible chemoautotrophic symbionts.“ Science 213: 340±342.

Cavanaugh, C. M. (1994) „Microbial symbiosis: patterns and diversity in marine environment.“ American Zoologist 34:79-89.

Clark, A. L. and Clair, S. B. S. (2011) „Mycorrhizas and secondary succession in aspen-conifer forests: light limitation differentially affects a dominant early and late successional species.“ Forest Ecol. Manag. 262, 203–207.

Crombie, J. M. (1886) „On the Algo-Lichen Hypothesis,“ Journal of the Linnaean Society 21: 259-282.

De Bary, A. (1879) „Die Erscheinung der Symbiose.“ Strasbourg: Verlag Von Karl J. Trubner.

Doeller, J. E. (1995) „Cellular energetics of animals from high sulfide environments.“ American Zoologist 35:154-165.

Douglas, A. E. (1995) „The ecology of symbiotic organisms.“ Advances in ecological research 26: 69-103.

Ehrlich, P. R. and Raven, P. (1965) „Butterflies and plants: a study of coevolution.“ Evolution 18: 596-604.

Field, K. J. et al. (2015) „From mycoheterotrophy to mutualism: mycorrhizal specificity and functioning in *Ophioglossum vulgatum* sporophytes.“ New Phytol. 205, 1492–1502.

Frank, A. B. (1877) „Uber die biologischen Verhaltnisse des Thallus eineger Krustenflechten“ Beitrage zur Biologic der Pflanzen 2: 123-200, 195.

Gadagkar, R. (1997) „Survival strategies: Cooperation and Conflict in Animal Societies.“ Cambridge, MA: Harvard University Press.

Habdija et al. (2011) „Protista – Protozoa; Metazoa – Invertebrata. Strukture i funkcije.“ Zagreb: Alfa.

Hung-Chae, C., Dong-Hun, K., Nam-Seok C. and Sang-Sun, L. (2003) „Observation and Distribution of Ectomycorrhizal Fungi in Pinus Roots“ The Korean Society of Mycology

Kearns, C. A. and Inouye, D. W. (1997) „Pollinators, flowering plants and conservation biology.“ BioScience 47: 297-307.

Kiers, E. T. et al. (2011) „Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis.“ Science 333, 880–882.

Kohlmeyer, J. and Kohlmeyer, E. (1979) „Submarine lichens and lichen-like associations.“ In *Marine Mycology: The Higher Fungi*, New York: Academic Press.

Kunze, R., Saedler, H. and Lonning, W. E. (1997) „Plant transposable elements.“ Advances in Botanical Research 27:331-470.

Lee, J. J. (1995) „Living sands.“ BioScience 45: 252-261.

Margulis, L. (1991) „Symbiogenesis and symbionticism“ In *Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation* Cambridge, MA: MIT Press, pp. 2-14.

Margulis, L. and Chapman, M. J. (1998) „Endosymbiosis: cyclical and permanent in evolution.“ Trends in Microbiology 6: 342-345.

Maynard Smith J, Szathmáry E (1995) „The Major Transitions in Evolution“ New York: Oxford Univ Press.

Nikolić, T. (2013) „Sistematska botanika. Raznolikost i evolucija biljnog svijeta.“ Zagreb: Alfa.

Nussbaumer, A. D., Fisher, C. R., Bright, M. (2006) „Horizontal endosymbiont transmission in hydrothermal vent tubeworms.“ Nature. 441, 345-348.

Paracer, S., Ahmadjian, V. (2000) „Symbiosis. An Introduction to Biological Associations.“ New York, Oxford University Press.

Reinke, J. (1873) „Zur Kenntniss des Rhizoms von Corallorhiza und Epipogon“ Flora 31: 145-209.

Richardson, L. L. (1998) „Coral diseases: what is really known?“ Trends in Ecology and Evolution 13: 438-443.

Ruehle, J. L. and Marx, D. H. (1979) „Fiber, food, fuel, and fungal symbionts.“ Science 206:419-422.

Saffo, M. B. (1992) „Invertebrates in endosymbiotic associations.“ American Zoologist 32: 557-565.

Sapp, J. (1994) „Evolution by Association“ New York: Oxford University Press.

Selosse, M. A. et al. (2015) „Plants, fungi and oomycetes: a 400-million year affair that shapes the biosphere.“ New Phytol. 206, 501–506.

Smith, D. C. and Douglas, A. E. (1987) „The Biology of Symbiosis.“ London: Edward Arnold.

Smith, D. C. (1991) „How do a few animals form endosymbiotic associations with photosynthetic microbes?“ Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 333:

225-230.

Smith, S. E. and Read, D. J. (2008) „Mycorrhizal Symbiosis.“ Academic Press.

Taylor, T. N. et al. (2014) „Fossil Fungi“ Academic Press.

Trench, R. K. (1993) „Microalgal-invertebrate symbioses: a review.“ Endocytobiosis and Cell

Research 135-175.

Van Beneden, P. J. (1873) „Un Mot sur la Vie Sociale des Animaux Inferieurs“ Bulletin de I'Academic Royale de Belgique, 2nd ser., 36: 779-96.

Van Schöll, L. et al. (2008) „Rock-eating mycorrhizas: their role in plant nutrition and

biogeochemical cycles.“ Plant Soil 303, 35–47.

Varma, A. and Hock, B. (1995) „Mycorrhiza: Structure, Function, Molecular Biology and

Biotechnology“ New York: Springer-Verlag.

Waterman, R. et al. (2013) „Species interactions in mycoheterotrophic plants: specialization and its potential consequences.“ In *Mycoheterotrophy: The Biology of Plants Living on Fungi* Springer, pp. 267–296.

Werren, J. H. and Beukeboom, L. W. (1998) „Sex determination, sex ratios, and genetic conflict.“ Annual Review of Ecology and Systematics 29: 233-261.

West, S. A., Fisher, R. M., Gardner, A. and Kiers, E. T. (2015) „Major evolutionary transitions in individuality.“ Proc. Natl. Acad. Sci. 112, 201421402.

Wilson, P. and Fred, E. B. (1935) „The Growth Curve of a Scientific Literature: Nitrogen Fixation by Plants“ Scientific Monthly 41: 240-50.

6. Sažetak

Simbioza je udruženje dvije ili više različitih vrsta organizama. S obzirom na utjecaj na organizme koje uključuje može se podijeliti u tri kategorije: mutualizam, komenzalizam i parazitizam. U prirodi su simbiotski odnosi česti i u njih ulaze organizmi svih domena (uključujući i viruse) - arheje, eubakterije i pripadnici svih carstava eukariota. Prve ideje o simbiozi predstavio je švicarski botaničar Simon Schwendener u drugoj polovici 19. stoljeća na temelju proučavanja lišajeva. Simbiozu je prvi definirao Heinrich Anton de Bary kao pojavu u kojoj različiti organizmi žive zajedno. Početkom 20. stoljeća razvila se svijest o važnosti simbioze u evoluciji te o utjecaju koevolucije različitih organizama na njihovu specijaciju i koadaptaciju. U simbiozi različiti organizmi međusobno djeluju osiguravajući jedan drugome stanište, ekološku nišu, izvor nutrijenata i reprodukciju te ostvaruju nove metaboličke funkcije, morfološka svojstva i bihevioralne osobine. Rezultati toga su evolucijski napreci koje samostalne jedinke ne bi mogle postići. Tako je mikoriza, simbioza gljiva s korijenjem biljaka, omogućila izlazak biljnih organizama na kopno, ključan za razvoj života kakav danas poznajemo. U simbiozi osobine jedne jedinke često nadomještaju nedostatke one druge. Najbolji primjer za to je da je život neobičnog dubokomorskog cjevaša, s potpunim nedostatkom probavnog sustava, omogućen u ekstremnim uvjetima dubokomorskih hidrotermalnih izvora zbog simbioze sa sumpor-oksidirajućim kemosintetskim bakterijama.

7. Summary

Symbiosis is an association of two or more different species. Considering the impact on the organisms it includes, symbiosis can be divided into three categories: mutualism, commensalism and parasitism. Symbiotic relationships are common and they cover all domains of organisms (including viruses) - archaea, eubacteria and all kingdoms of eukaryotes. The first idea of symbiosis was presented by the Swiss botanist Simon Schwendener in the second half of the 19th century, based on the study of lichens. Symbiosis was first defined by Heinrich Anton de Bary as a phenomenon of different organisms living together. At the beginning of the 20th century, scientists became aware of the importance of symbiosis in evolution and the influence coevolution had on speciation and coadaptation of different organisms. In symbiosis, different organisms provide each other habitat, ecological niche, nutrients or reproduction and they generate new metabolic functions, morphological characteristics and behavioral traits. The result is evolutionary progress that independent individuals could not achieve. In such a way, mycorrhiza, a symbiosis of fungi with plant roots, enabled the colonization of terrestrial habitat by plants, which is essential for life as we know it. In symbiosis, the features of one species often cover the deficiencies of the other. The best example for that is the life of an unusual tubeworm, which lacks a digestive system, that was enabled in extreme habitat of deep-sea hydrothermal vents due to its symbiosis with sulfur-oxidizing chemosynthetic bacteria.