Microsymbionts of plants as the models of evolutionary genetics

Provorov N.A., Kimeklis A.K., Chirak E.R., Onishchuk O.P., Kurchak O.N., Andronov E.E.

All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology, Saint-Petersburg, Russia

E-mail: provorovnik@yandex.ru

Key message. Nodule bacteria are presented as models for developing the major problems of evolutionary genetics – analysis of the trade-off between macro- and microevolution, progressive and adaptive evolution, individual and cooperative adaptations.

Keywords: Microbial-plant symbioses, nodule bacteria, macro- and microevolution, progressive (genomic) and adaptive evolution, individual and cooperative adaptations

Microbial-plant symbioses in which bacteria implement nutritional, defensive or regulatory functions are convenient models for developing the basic problems of evolutionary genetics, including trade-off between: a) progressive (genomic) and adaptive evolution; b) macroevolution, speciation and microevolution; c) individual and cooperative adaptations. Using the model systems composed of fast-growing nodule bacteria (*Rhizobiaceae*) and leguminous plants from the galeoid complex (tribes *Fabeae*, *Trifolieae*, *Galegae*), we show that microevolution (emergence of biotypes and symbiotypes during intraspecific sympatric or allopatric divergence) is associated with the disruptive, frequency-dependent and group modes of host-induced natural selection for symbiotic characters encoded by the accessory genome parts. However, speciation and macroevolution are mostly dependent on the sympatric divergence of core genome parts (housekeeping genes). An increased efficiency of cooperative adaptations is, as a rule, associated with a decreased *ex planta* viability of rhizobia, which evolution is based on the “gain-and-loss of genes” strategy. At the early stages of symbiosis evolution, formation of *sym* gene system (*nod* genes for the nodule development; *nif/fix* genes for synthesis of nitrogenase system) was associated with the transition of bacteria from autotrophy to symbiotrophy (transformation of free-living phototrophic N₂ fixers *Rhodospseudomonas* into the primary rhizobia, *Bradyrhizobium*). At the late stages of evolution, bacteria lost the negative symbiotic regulators – genes which restrict the symbiotic activity, but are essential for adaptation to soil niches resulting in formation of secondary rhizobia (e.g., the *Rhizobiaceae*) based on the *sym* gene transfer to various soil and plant-associated bacteria. These processes led to a partial reduction of the bacterial autonomy (formation of the interspecies altruism systems), which can be considered as the first step of their transformation into ammonioplasts, N₂-fixing organelles of plant cells.

Supported by RSF, grant 19-16-00081.

Микросимбионты растений как модели эволюционной генетики

Проворов Н.А., Кимеклис А.К., Чирак Е.Р., Онищук О.П., Курчак О.Н., Андронов Е.Е.

ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии, Санкт-Петербург, Россия

Аннотация. Клубеньковые бактерии представлены как модели для разработки ключевых проблем эволюционной генетики – соотношения макро- и микроэволюции, прогрессивной и адаптивной эволюции, индивидуальных и кооперативных адаптаций.

Ключевые слова: микробно-растительные симбиозы, клубеньковые бактерии, макро- и микроэволюция, прогрессивная (геномная) и адаптивная эволюция, индивидуальные и кооперативные адаптации

Микробно-растительные симбиозы, в которых бактерии выполняют трофические, защитные или регуляторные функции – удобные модели для разработки ключевых проблем эволюционной генетики, включая анализ соотношений: а) прогрессивной (геномной) и адаптивной эволюции; б) макроэволюции, видообразования и микроэволюции; в) индивидуальных и кооперативных адаптаций. С использованием модельных систем, состоящих из различных видов быстрорастущих клубеньковых бактерий (сем. *Rhizobiaceae*) и бобовых растений галеоидного комплекса (трибы *Fabeae*, *Trifolieae*, *Galegae*) показано, что микроэволюция (возникновение биотипов и симбиотипов в ходе симпатрической, либо аллопатрической внутривидовой дивергенции) связано с вызываемым хозяевами дизруптивным, частотно-зависимым и групповым отбором по симбиотическим признакам, кодируемым акцессорной частью генома. Однако видообразование и макроэволюция определяются дивергенцией коровой части генома (генов “домашнего хозяйства”), которая часто носит симпатрический характер. Повышение эффективности кооперативных адаптаций, как правило, сопряжено со снижением жизнеспособности ризобий вне хозяина, в связи с чем их эволюция следует стратегии “приобретения-утраты генов”. На ранних этапах этой эволюции у ризобий произошло становление системы *sym*-генов (*nod*-гены, кодирующие развитие клубеньков; *nif/fix*-гены, кодирующие образование нитрогеназного комплекса), связанное с переходом бактерий от автотрофии к симбиотрофии (образование первичных ризобий, *Bradyrhizobium* на основе свободноживущих N₂-фиксаторов *Rhodospseudomonas*). На поздних стадиях эволюции в результате переноса *sym*-генов в различные почвенные бактерии возникли вторичные ризобии (например, сем. *Rhizobiaceae*). Для них характерна утрата негативных регуляторов симбиоза – генов, ограничивающих проявление симбиотического потенциала, но важных для адаптации бактерий к почвенным нишам. Эти процессы привели к частичному отказу ризобий от автономного существования (становление систем межвидового альтруизма, связанного с формированием нежизнеспособных бактериоидов), который можно рассматривать как первый этап их трансформации в N₂-фиксирующие органеллы растительной клетки –аммониопласты.

Работа поддержана РФФ, грант 19-16-00081.