

STRESZCZENIE


Białka ABC, do których należą transportery ABCG, tworzą jedną z najliczniejszych rodzin białkowych, występujących we wszystkich grupach systematycznych. Ich funkcja związana jest z aktywnym transportem szeregu niepowiązanych ze sobą strukturalnie i funkcjonalnie związków przez błony komórkowe. Posiadają specyficzny domenowy typ budowy, których ilość oraz usytuowanie względem siebie warunkuje ich podział i klasyfikację. Postuluje się, iż u roślin aktywność białek ABCG warunkuje ich prawidłowy wzrost i rozwój, odpowiedź na stres abiotyczny, odporność na patogeny oraz interakcje ze środowiskiem. Poznanie roli jaką mogą pełnić transportery ABCG w modulacji oddziaływań symbiotycznych, szczególnie w odniesieniu do roślin bobowatych oraz symbiozy z bakteriami wiążącymi azot atmosferyczny, charakteryzującej się wysoką specyficznością gatunkową, jest jednym z interesujących aspektów badań nad tą grupą białek roślinnych.

BUDOWA I KLASYFIKACJA ROŚLINNYCH BIAŁEK ABC

Białka ABC (ang. *ATP-Binding Cassette*) tworzą jedną z najliczniejszych rodzin wielogenowych, występujących we wszystkich, dotychczas zbadanych, organizmach żywych, zarówno prokariotycznych jak i eukariotycznych. Szczególnie bogaty rezerwuuar genów kodujących transportery ABC stanowią genomy roślinne. U *Arabidopsis thaliana* oraz *Oryza sativa* zidentyfikowano odpowiednio 130 oraz 133 geny kodujące transportery ABC. Dla porównania genom człowieka zawiera ich 49 [1].


Większość białek ABC funkcjonuje jako transportery pierwotne (ang. *primary transporters*), wykorzystując energię pochodzącą z hydrolizy adenozyno-5'-trifosforanu (ATP) do przemieszczania szeregu niepowiązanych ze sobą strukturalnie i funkcjonalnie molekuł przez błony komórkowe [2]. Prokariotyczne białka ABC są umiejscowione w błonie komórkowej. Podczas gdy u eukariotów, zostały zlokalizowane również w błonach organelli. Wiązanie i hydroliza ATP zachodzi po stronie cytoplazmatycznej, z wyjątkiem transporterów mitochondrialnych i chloroplastowych, gdzie ma to miejsce po stronie macierzy mitochondrialnej lub stromy chloroplastu. Strona, po której dochodzi do hydrolizy wiązań fosforanowych nazywana jest stroną *cis*, natomiast strona przeciwna – stroną *trans*. W zależności od kierunku translokacji molekuł, transportery ABC mogą zostać podzielone na eksportery (od *cis* do *trans*) oraz importery (od *trans* do *cis*) [3].

Cechą charakterystyczną białek ABC jest obecność cytozolowej kasety wiążącej ATP, zwanej również domeną NBD (ang. *Nucleotide-Binding Domain*), zawierającej silnie zachowawcze motywy aminokwasowe: Walker A (GXXGXG-K(S/T)), Walker B (hhhhDE, h – aminokwas hydrofobowy), sygnaturę ABC (LSGGQ), pętlę A (reszta aromatyczna), H (reszta histydyny), D (SALD) oraz Q (ok. 8 reszt aminokwasowych z resztą glutaminową na N-końcu) (Ryc. 1a) [3-5]. Błonowe białka ABC posiadają również domenę transbłonową TMD (ang. *Transmembrane Domain*), zbudowaną z 5-6 hydrofobowych α -helis [2]. W porównaniu do silnie konserwatywnych domen NBD, domeny TMD, nie wykazują podobnej zachowawczości na poziomie sekwencji aminokwasowych. Ich zróżnicowanie jest jednym z czynników determinującym specyficzność substratową transporterów ABC [2,6,7]. Funkcjonalny transporter ABC składa się z czterech domen: dwóch NBD oraz dwóch TMD (Ryc. 1b). Oddziaływujące ze sobą domeny NBD są zaangażowane w wiązanie i hydrolizę ATP, zapewniając tym samym energię niezbędną do translokacji. Domeny TMD są odpowiedzialne za rozpoznanie, wiązanie i translokację molekuł, stanowiąc swoistą ścieżkę ich transportu przez dwuwarstwą lipidową [6]. Wzajemne usytuowanie poszczególnych domen względem siebie pozwala wyróżnić białka o orientacji: (i) wprost (ang. *forward*) z domeną transbłonową na N-końcu białka oraz (ii) odwróconej (ang. *reverse*), kiedy na N-końcu białka znajduje się domena wiążąca nukleotyd (Ryc. 1c) [2]. U prokariotów poszczególne domeny kodowane są przez odrębne geny, często

dr inż. Karolina Jarzyniak 

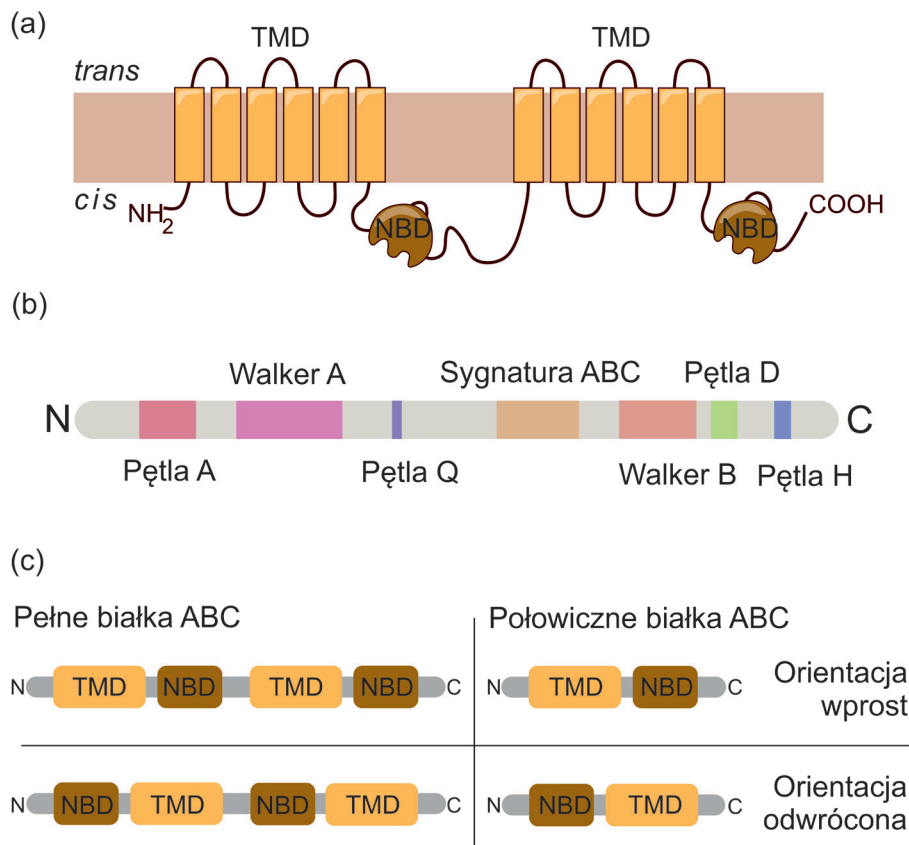
Katedra Biochemii i Biotechnologii, Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu, ul. Dojazd 11, 60-632 Poznań

https://doi.org/10.18388/pb.2020_349

 autor korespondujący: karolina.jarzyniak@up.poznan.pl

Słowa kluczowe: Roślinne transportery ABC, podrodzina G; diazotrofia; arbuskularna mikoryza; *Medicago truncatula*

Wykaz skrótów: ABC – Białka błonowe z kasetą wiążącą ATP (ang. *ATP-Binding Cassette*); ABCG – Białka błonowe z kasetą wiążącą ATP z podrodziny G (ang. *ATP-Binding Cassette, subfamily G*); HUGO – Organizacja Genomu Ludzkiego (ang. *Human Genome Organisation*); NBD – Domena wiążąca nukleotydy (ang. *Nucleotide-Binding Domain*); PDR – białka pleiotropowej oporności (ang. *Pleiotropic Drug Resistance*); TMD – domena transbłonowa (ang. *Transmembrane Domain*)



Rycina 1. Schematyczne przedstawienie budowy białek ABC. (a) przewidywana topologia funkcjonalnego transportera ABC o orientacji wprost; (b) schematyczne umiejscowienie konserwatywnych motywów aminokwasowych w obrębie domeny NBD; (c) podział białek ABC ze względu na liczbę oraz ułożenie względem siebie domen NBD oraz TMD.

będące elementem wspólnego operonu. W przypadku organizmów eukariotycznych funkcjonalne białka ABC mogą występować zarówno w postaci: (i) pełnych transporterów (ang. *full-size*), kodowanych przez pojedynczy gen lub (ii) połowicznych (ang. *half-size*), zawierających po jednej domenie NBD oraz TMD, wymagających homo lub heterodimeryzacji do osiągnięcia funkcjonalnej aktywności (Ryc. 1c) [6]. Wśród transporterów ABC wyróżnić można również rozpuszczalne białka cytoplazmatyczne, złożone wyłącznie z dwóch domen NBD, które pomimo, iż klasyfikowane są do rodziny transporterów, nie posiadają zdolności do translokacji molekuł [5].















Obecność i usytuowanie domen transbłonowych, jak również pokrewieństwo filogenetyczne i podobieństwo aminokwasowe transporterów ABC warunkuje ich podział i klasyfikację na podrodziny [6]. Pierwszą próbę systematycznej klasyfikacji roślinnych białek ABC podjęto dla *Arabidopsis thaliana*, wyróżniając 12 podrodzin, których nazwy nawiązywały do ludzkich lub drożdżowych ortologów oraz fenomenu tzw. wielorakiej oporności (Tab. 1) [8]. Ujednolicony i obecnie najczęściej stosowany system klasyfikacji roślinnych transporterów ABC zakłada zaadoptowanie nazewnictwa przyjętego przez HUGO (ang. *Human Genome Organisation*) dla ssaczych białek ABC, przypisując podrodzinom kolejne litery alfabetu [6]. Roślinne białka ABC należą do ośmiu podrodzin od ABCA do ABCI [5]. Przedstawiciele dziewiętej podrodziny – ABCH, nie zostali zidentyfikowani u roślin [6].

ROŚLINNE TRANSPORTERY ABCG

Najliczniejszą grupę roślinnych transporterów ABC stanowią białka ABCG, z 43, 50 oraz 60 przedstawicielami zidentyfikowanymi odpowiednio u *Arabidopsis thaliana*, *Oryza sativa* i *Medicago truncatula* [1,10]. Ekspansja transporterów ABCG w roślinach jest najprawdopodobniej skorelowana z nabywaniem gatunkowo-specyficznych funkcji oraz adaptacją roślin do zmieniających się warunków środowiskowych [10]. Podrodzina G obejmuje zarówno połowiczne, jak i pełne transportery ABC, o odwróconej orientacji domen. Szczególną grupę stanowią pełne białka ABCG (dawniej znane jako białka plejotropowej oporności – PDR, ang. *Pleiotropic Drug Resistance*), ze względu na fakt, iż ich przedstawiciele występują wyłącznie u roślin, grzybów oraz protistów [9]. Co więcej, charakteryzują się wysokim, ponad 50%, stopniem podobieństwa sekwencji aminokwasowych oraz obecnością powtarzalnych motywów, tzw. sygnatur PDR [11].

Istnieje szereg przesłanek, iż aktywność białek ABCG warunkuje prawidłowy wzrost i rozwój roślin, odpowiedź na stres abiotyczny, oporność na patogeny oraz interakcje ze środowiskiem. Udział w odmiennych procesach fizjologicznych możliwy jest dzięki translokacji zróżnicowanych grup związków, m.in. (i) fitohormonów (np. kwasu abscysynowego oraz jasmonowego, auksyn, cytokinin), (ii) metabolitów wtórnych o charakterze obronnym (np. kumaryn, sklareolu, prekursorów medikarpiny), (iii) prekursorów kutyn, wosków, suberyn oraz lignin, jak również (iv) związków

Tabela 1. Zestawienie dwóch systemów klasyfikacji roślinnych białek ABC wraz z zaznaczeniem organizacji domen oraz grup systematycznych (wg. [6,9])

HUGO Sanchez-Fernandez		Organizacja domen		Grupa systematyczna
ABCA	AOH homologi ABC1	(TMD-NBD) ²	N  C	eukariota (bez drożdży)
	ATH homologi ABC2	TMD-NBD	N  C	eukariota
ABCB	MDR białka odpowiedzialne za zjawisko oporności	(TMD-NBD) ²	N  C	prokariota eukariota
	TAP transportery biorące udział w odpowiedzi immunologicznej	TMD-NBD	N  C	eukariota
	ATM mitochondrialne białka ABC	TMD-NBD	N  C	eukariota
ABCC	MRP białka związane ze zjawiskiem oporności wielolekowej	TMD-(TMD-NBD) ²	N  C	eukariota
ABCD	PMP białka peroksysomów	TMD-NBD	N  C	bakterie eukariota
ABCE	RLI inhibitor RNazyL	NBD-NBD	N  C	archaea eukariota
ABCF	GCN20 homologi białka GCN20 drożdży	NBD-NBD	N  C	bakterie eukariota
ABCG	WBC homologi białek ABC u <i>Drosophila</i> , których aktywność wpływa na kolor oczu	NBD-TMD	N  C	bakterie eukariota
	PDR białka plejotropowej oporności	(NBD-TMD) ²	N  C	rośliny grzyby łęgnowce śluzowce brunatnice
ABCH	-----	NBD-TMD	N  C	prokariota śluzowce szkarłupnie owady ryby
ABCI	-----	TMD	N  C	rośliny
	-----	NBD	N  C	

ków sygnałowych, niezbędnych w relacjach symbiotycznych [9,12-16].

ROLA ROŚLINNYCH TRANSPORTERÓW ABCG W MODULACJI ODDZIAŁYWAŃ SYMBIOTYCZNYCH

Niedobór azotu jest jednym z istotnych czynników limitujących wzrost i rozwój roślin. Pomimo, iż azot cząsteczkowy jest głównym składnikiem atmosfery, nie może być on bezpośrednio asymilowany przez rośliny [17]. Na drodze ewolucji rośliny wykształciły mechanizmy, umożliwiające przetrwanie w środowiskach o ograniczonej dostępności azotu. Jednym z najlepiej poznanych mechanizmów adaptacji jest symbioza roślin z bakteriami zdolnymi do tzw. diazotrofii. Bakterie te, określane wspólnym mianem rizo-biów, prowadzą proces konwersji azotu cząsteczkowego do amonowej formy tego pierwiastka, który może być dalej metabolizowany w komórkach roślinnych. Biologiczne wiązanie azotu zachodzi w brodawkach – powstających na korzeniach lub lodygach organach symbiotycznych [17].

Wiedza na temat roli aktywnych systemów transportu w modulacji oddziaływań symbiotycznych roślin bobowatych z bakteriami wiążącymi azot jest w wysokim stopniu ograniczona. Jak dotąd nie zidentyfikowano żadnego roślinnego transportera zarówno pierwotnego jak i wtórnego, który byłby zaangażowany w inicjację oraz rozwój diazotrofii. Jednakże, przeprowadzone analizy biochemiczne w modelu roślinnym jakim jest soja wykazały, iż translokacja flawonoidów, pełniących rolę chemoatraktantów bakterii symbiotycznych może być zależna od błonowych białek ABC. Wykorzystując pęcherzyki błonowe, wyizolowane z korzeni soi, udowodniono, iż eksport genisteiny oraz daidzeiny jest zależny od ATP. Co więcej, zastosowanie inhibitorów specyficznych dla podrodziny białek ABCG, sugeruje, iż jej przedstawiciele mogą brać udział w początkowych etapach nawiązywania symbiozy [18,19].

Biorąc pod uwagę fakt, iż powstanie brodawek korzeniowych, jak również zachodząca w nich redukcja azotu cząsteczkowego, stanowią kosztowne energetycznie procesy, liczba formowanych organów symbiotycznych jest ściśle kontrolowana [20]. Co więcej, proces morfogenezy brodawki jest powiązany z kondycją rośliny i jej odpowiedzią na zmienne warunki środowiskowe takie jak susza. Jednym z kluczowych fitohormonów, biorących udział w odpowiedzi rośliny na niedobór wody jest kwas abscysynowy (ABA) [21]. Bierze on udział m.in. w zamykaniu aparatów szparkowych, prowadząc tym samym do ograniczenia transpiracji, jak również wpływa na zmianę architektury korzeni [21,22]. Jednocześnie, u roślin bobowatych, kwas abscysynowy, stanowi negatywny regulator procesu infekcji korzeni przez mikrosymbionta oraz formowania zawiązka brodawki korzeniowej [23]. W regulacji procesów reorganizacji architektury korzenia (powstawanie korzeni bocznych/hamowanie morfogenezy brodawek), w warunkach niedoboru wody, bierze udział przedstawiciel połowicznych transporterów ABCG, białko MtABCG20 [12]. Wykazano, iż ekspresja genu go kodującego jest indukowana pod wpływem egzogennej aplikacji ABA oraz symulującego stres suszy glikolu polietylenowego (PEG). Analiza aktywności promotora genu *MtABCG20* ujawniła, iż jest on ekspre-

mowany głównie w obrębie wiązki przewodzącej korzeni, miejscu biosyntezy kwasu abscysynowego. Co więcej, udowodniono, iż MtABCG20 jest białkiem błony komórkowej, w której tworzy homodimery i aktywnie uczestniczy w eksporcie ABA. W warunkach niedoboru wody, fenotypowym przejawem braku transportera *MtABCG20* jest zmniejszenie liczby powstających korzeni bocznych przy jednoczesnym zwiększeniu liczby brodawek [12].

W przeciwieństwie do układów diazotroficznych, w przypadku symbiozy roślin z grzybami mikorytycznymi aktywność białek ABCG w tym procesie została lepiej poznana. Zidentyfikowano kilku przedstawicieli transporterów ABC biorących w niej udział. Ponadto, określono molekuły potencjalnie transportowane przez te białka [14,15,24]. Arbuskularna mikoryza stanowi najbardziej powszechny typ endosymbiozy, zachodzącej pomiędzy korzeniami 80% roślin lądowych a grzybami z gromady Glomeromycota. W zamian za dostęp do związków organicznych, wytwarzanych w procesie fotosyntezy, rośliny zaopatrywane są przez strzępki grzyba w związki mineralne, głównie azot i fosfor oraz wodę [25].

W nawiązaniu relacji symbiotycznych pomiędzy rośliną a grzybem mikorytycznym bierze udział pełne białko ABCG. Transporter PDR1 z petunii (*Petunia hybrida*, *P. axillaris*) został opisany jako eksporter strigolaktonu, fitohormonu odpowiedzialnego za stymulację rozgałęziania strzępek grzybowych oraz inhibicję rozwoju pędów bocznych [26,27]. Pokazano, iż pod wpływem egzogennej aplikacji syntetycznego strigolaktonu oraz w warunkach niedoboru fosforu, w których strigolakton uwalniany jest do ryzosfery, dochodzi do indukcji ekspresji genu *PhPDR1*. Analiza aktywności jego promotora wykazała, iż ulega on ekspresji w komórkach hypodermy (warstwy, leżącej bezpośrednio pod ryzodermą) korzenia, kolonizowanego przez grzyby mikorytyczne oraz wiązkach przewodzących pędu. Wzór ekspresji genu *PhPDR1* ma szczególne znaczenie, biorąc pod uwagę fakt, iż eksport strigolaktonu do ryzosfery zachodzi przez komórki przepustowe (ang. *hypodermal passage cells*), znajdujące się w zsuberyniczowanej hypodermie. Dysfunkcja transportera PhPDR1 skutkowałą ograniczonym rozwojem mikoryzy oraz zwiększonym rozgałęzieniem części nadziemnych. Dodatkowo, jego nadekspresja prowadziła do zwiększonej tolerancji *Arabidopsis thaliana* na wysokie stężenie syntetycznego strigolaktonu, tłumaczonej wydajniejszym jego uwalnianiem z korzeni [26].

Ostatnie badania prowadzone na modelu jakim jest *M. truncatula* pozwoliły na identyfikację bliskiego homologa białka PhPDR1, korzeniowo-specyficznego transportera MtABCG59 [14]. Podobnie jak w przypadku homologa z petunii, mRNA genu *MtABCG59* jest akumulowany pod wpływem syntetycznego strigolaktonu oraz niedoboru fosforu [14,26]. Aktywność promotora analizowanego genu została zaobserwowana w komórkach kory pierwotnej korzenia, jego wierzchołku oraz w strefie merystatycznej brodawki. Jak przewidywano, dysrupcja transportera MtABCG59 skutkowałą obniżonym poziomem kolonizacji korzeni przez grzyba mikorytycznego, co może sugerować zahamowanie eksportu strigolaktonu w przypadku braku jego potencjalnego transportera. Potwierdzeniem uzyska-

nego wyniku jest obserwacja, iż eksudaty korzeniowe roślin z mutacją w obrębie genu *MtABCG59* charakteryzują zmniejszonym, w porównaniu do roślin typu dzikiego, efektem stymulującym kiełkowanie nasion zarazy gałęzistej (*Phelipanche ramosa* L.). Wiadomo bowiem, iż warunkiem niezbędnym do kiełkowania nasion wspomnianej rośliny pasożytniczej jest wydzielanie strigolaktyn przez korzenie rośliny żywicielskiej [28]. Uzyskane wyniki, pozwalające na identyfikację nowego transportera strigolaktynu, są szczególnie interesujące ze względu na fakt, iż w przeciwieństwie do petunii, należącej do rodziny psiankowatych (*Solanaceae* Juss.), *M. truncatula*, podobnie jak większość roślin bobowatych, nie posiada zsuberynizowanej hypodermis oraz zlokalizowanych w jej obrębie komórek przepustowych [14].

Dwa połowiczne transportery ABCG odgrywają ważną rolę na późniejszych etapach symbiozy. Białka STR1 oraz STR2 zostały scharakteryzowane jako niezbędne podczas formowania tzw. arbuskul u *Medicago truncatula* oraz *Oryza sativa* [29,30]. Arbuskule stanowią drzewiasto (ang. *trellike*) rozgałęzione struktury strzępek (łac. *hyphae*) grzybni, wnikać do wewnętrznych komórek kory korzenia. Wspomniane struktury otoczone są błoną pochodzenia roślinnego, tj. błoną peri-arbuskularną, przez którą następuje wymiana składników odżywczych i molekuł sygnałowych pomiędzy partnerami symbiotycznymi. Białka STR1 oraz STR2 są blisko spokrewnione z eksporterami lipidowych prekursorów kutyn oraz suberyn. Postuluje się, iż rola zlokalizowanych w błonie peri-arbuskularnej połowicznych białek ABCG może polegać na sekrecji lipidów (np. 2-monooacylogliceroli), reprezentujących źródło składników odżywczych dla grzyba mikorytycznego [24].

PODSUMOWANIE

W obliczu stale rosnącego zapotrzebowania na żywność, jednym z głównych wyzwań jest zwiększenie produkcji rolnej, przy jednoczesnym zredukowaniu negatywnego wpływu sztucznego nawożenia na środowisko naturalne. Dokładne poznanie molekularnych mechanizmów umożliwiających roślinom efektywną adaptację do warunków środowiskowych, w tym niedoboru składników pokarmowych, jest warunkiem niezbędnym do ulepszenia cech użytkowych roślin. Określenie roli jaką pełnią aktywne systemy transportu w oddziaływaniach symbiotycznych z bakteriami wiążącymi azot atmosferyczny oraz grzybami mikorytycznymi, może przyczynić się do wskazania genów, o potencjalnie innowacyjnym zastosowaniu. Jednakże głównym przesłaniem płynącym z badań podstawowych jest to, iż wiele mechanizmów transportu, wpływających na nawiązywanie oraz efektywność symbiozy, wciąż czeka na odkrycie. Ich zrozumienie będzie głównym wyzwaniem w nadchodzących latach.

PIŚMIENNICTWO

- Hwang JU, WY Song, D Hong, D Ko, Y Yamaoka, i in. (2016) Plant ABC Transporters Enable Many Unique Aspects of a Terrestrial Plant's Lifestyle. *Mol Plant* 9: 338-355
- Shoji T (2014) ATP-binding cassette and multidrug and toxic compound extrusion transporters in plants: a common theme among diverse detoxification mechanisms. *Int Rev Cell Mol Biol* 309: 303-346

- ter Beek J, A Guskov, DJ Slotboom (2014) Structural diversity of ABC transporters. *J General Physiol* 143: 419-435
- Lopez-Marques RL, LR Poulsen, A Bailly, M Geisler, TG Pomorski, i in. (2015) Structure and mechanism of ATP-dependent phospholipid transporters. *Biochim Biophys Acta* 1850: 461-475
- Lane TS, CS Remppe, J Davitt, ME Staton, Y Peng, i in. (2016) Diversity of ABC transporter genes across the plant kingdom and their potential utility in biotechnology. *BMC Biotechnol* 16: 47
- Verrier PJ, D Bird, B Burla, E Dassa, C Forestier, i in. (2008) Plant ABC proteins - a unified nomenclature and updated inventory. *Trends Plant Sci* 13: 151-159
- Lefevre F, A Bajot, M Boutry (2015) Plant ABC transporters: time for biochemistry? *Biochem Soc Trans* 43: 931-936
- Sanchez-Fernandez R, TG Davies, JO Coleman, PA Rea (2001) The Arabidopsis thaliana ABC protein superfamily, a complete inventory. *J Biol Chem* 276: 30231-30244
- Kang J, J Park, H Choi, B Burla, T Kretschmar, i in. (2011) Plant ABC Transporters. *Arabidopsis Book* 9: e0153
- Banasiak J, M Jasiński (2014) M Geisler Defence, Symbiosis and ABCG Transporters, W: Plant ABC Transporters, M Geisler (red). Springer International Publishing, str. 163-184
- van den Brule S, CC Smart (2002) The plant PDR family of ABC transporters. *Planta* 216: 95-106
- Pawela A, J Banasiak, W Biala, E Martinoia, M Jasinski (2019) MtABCG20 is an ABA exporter influencing root morphology and seed germination of *Medicago truncatula*. *Plant J* 98: 511-523
- Biala W, J Banasiak, K Jarzyniak, A Pawela, M Jasinski (2017) *Medicago truncatula* ABCG10 is a transporter of 4-coumarate and liquiritigenin in the medicarpin biosynthetic pathway. *J Exp Bot* 68: 3231-3241
- Banasiak J, L Borghi, N Stec, E Martinoia, M Jasiński (2020) The Full-Size ABCG Transporter of *Medicago truncatula* Is Involved in Strigolactone Secretion, Affecting Arbuscular Mycorrhiza. *Front Plant Sci* 11 (18) eCollection 2020
- Do THT, E Martinoia, Y Lee (2018) Functions of ABC transporters in plant growth and development. *Curr Opin Plant Biol* 41: 32-38
- Ziegler J, S Schmidt, N Strehmel, D Scheel, S Abel (2017) Arabidopsis Transporter ABCG37/PDR9 contributes primarily highly oxygenated Coumarins to Root Exudation. *Sci Rep* 7: 3704
- Oldroyd GE, R Dixon (2014) Biotechnological solutions to the nitrogen problem. *Curr Opin Biotechnol* 26: 19-24
- Sugiyama A, N Shitan, K Yazaki (2007) Involvement of a soybean ATP-binding cassette-type transporter in the secretion of genistein, a signal flavonoid in legume-Rhizobium symbiosis. *Plant Physiol* 144: 2000-2008
- Sugiyama A, N Shitan, K Yazaki (2008) Signaling from soybean roots to rhizobium: An ATP-binding cassette-type transporter mediates genistein secretion. *Plant Signal Behav* 3: 38-40
- Mortier V, M Holsters, S Goormachtig (2012) Never too many? How legumes control nodule numbers. *Plant Cell Environ* 35: 245-258
- Jarzyniak KM, M Jasinski (2014) Membrane transporters and drought resistance - a complex issue. *Front Plant Sci* 5: 687 eCollection 2014
- Harris JM (2015) Abscisic Acid: Hidden Architect of Root System Structure. *Plants (Basel)* 4: 548-572
- Stec N, J Banasiak, M Jasinski (2016) Abscisic acid - an overlooked player in plant-microbe symbioses formation? *Acta Biochim Pol* 63: 53-58
- Rich MK, E Nouri, PE Courty, D Reinhardt (2017) Diet of Arbuscular Mycorrhizal Fungi: Bread and Butter? *Trends Plant Sci* 22: 652-660
- Schmitz AM, MJ Harrison (2014) Signaling events during initiation of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *J Integr Plant Biol* 56: 250-261
- Kretschmar T, W Kohlen, J Sasse, L Borghi, M Schlegel, i in. (2012) A petunia ABC protein controls strigolactone-dependent symbiotic signalling and branching. *Nature* 483: 341-344
- Sasse J, S Simon, C Gübeli, G-W Liu, X Cheng, i in. (2015) Asymmetric Localizations of the ABC Transporter PaPDR1 Trace Paths of Directional Strigolactone Transport. *Curr Biol* 25: 647-655

28. Yoneyama K, AA Awad, X Xie, K Yoneyama, Y Takeuchi (2010) Strigolactones as germination stimulants for root parasitic plants. *Plant Cell Physiol* 51: 1095-1103
29. Zhang Q, LA Blaylock, MJ Harrison (2010) Two *Medicago truncatula* half-ABC transporters are essential for arbuscule development in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Cell* 22: 1483-1497
30. Gutjahr C, D Radovanovic, J Geoffroy, Q Zhang, H Siegler, i in. (2012) The half-size ABC transporters STR1 and STR2 are indispensable for mycorrhizal arbuscule formation in rice. *Plant J* 69: 906-920

Role of ABCG transporters in modulation of symbiotic interactions

Karolina Jarzyniak✉

Department of Biochemistry and Biotechnology, Poznan University of Life Sciences, Poznań.

✉corresponding author:: karolina.jarzyniak@up.poznan.pl

Key words: Plant ABC transporters, G subfamily; diazotrophy; arbuscular mycorrhiza; *Medicago truncatula*

ABSTRACT

ABC proteins, which include ABCG transporters, form one of the largest and most evolutionarily conserved protein families found in all systematic groups. Their function is associated with the active transport of several structurally and functionally unrelated compounds across cell membranes. All members of this protein family have a characteristic domain organization, which quantity and orientation determine their division and classification into subfamilies. ABCGs are recognized as being crucial for plant development as well as interactions with the environment. However, researchers have only just begun to discover the role of ABCG transporters as important modulators of symbioses.