

RYSZARD J. CHRÓST

Zakład Mikrobiologii Środowisk
Uniwersytet Warszawski
Warszawa

O niektórych współzależnościach pomiędzy glonami i bakteriami w środowiskach wodnych Some interdependences and relationships between algae and bacteria in aquatic environments

1. Wstęp

Poznawanie wzajemnych powiązań i oddziaływań pomiędzy glonami i bakteriami jest obecnie jednym z głównych i dominujących problemów współczesnej ekologii wód. Wyjaśnienie tych zależności jest szczególnie ważne w dobie współczesnej, gdyż staramy się poznać mechanizmy, niekiedy bardzo subtelne, rządzące ekosystemem wodnym coraz częściej w różnym stopniu zdegradowanym biologicznie.

Od pewnego czasu rozumiano, że schematyczna relacja „glon-producent, bakteria-reducent” jest ogromnym uproszczeniem skomplikowanych wzajemnych powiązań pomiędzy tymi głównymi komponentami planktonu. Sformułowanie natury tych zależności nie jest obecnie proste ze względu na już poznaną dużą różnorodność mechanizmów i zjawisk. Podjęte w ostatnich latach liczne badania i dyskusje na ten temat nie przyniosły jednoznacznego osądu formułującego wzajemne oddziaływanie pomiędzy mikroorganizmami zasiedlającymi wody (Echlin i Morris 1965).

W niniejszym opracowaniu podjęto próbę zwrócenia uwagi i dyskusji na niektóre tylko współzależności pomiędzy glonami i bakteriami, które zdaniem autora są szczególnie ważne w ogólnym zagadnieniu. Dotychczas opracowano kilka schematów zestawiających współzależności biologiczne różnego typu pomiędzy glonami a bakteriami. Żaden z nich nie może być obecnie przyjęty bez zastrzeżeń. Wszystkie mają wspólną wadę — mniej lub bardziej rozgraniczają od siebie pewne typy współzależności występujące w wodach, aczkolwiek wyróżnienie i odrębne rozpatrywanie poszczególnych relacji ma wartość i jest przydatne przy opisywaniu składowych części całości. Zawsze jednak trzeba zdawać sobie sprawę o kompleksowym występowaniu tych wzajemnych powiązań, szczególnie, że wiele z nich może działać na glony lub bakterie równocześnie.

Wzajemne interakcje pomiędzy glonami i bakteriami w wodach można podzielić na dwie zasadnicze grupy: (1) interakcje dodatnie — komensalizm i protokooperacja, symbioza, (2) interakcje ujemne — pasożytnictwo, antybioza, konkurencja.

2. Komensalizm i protokooperacja

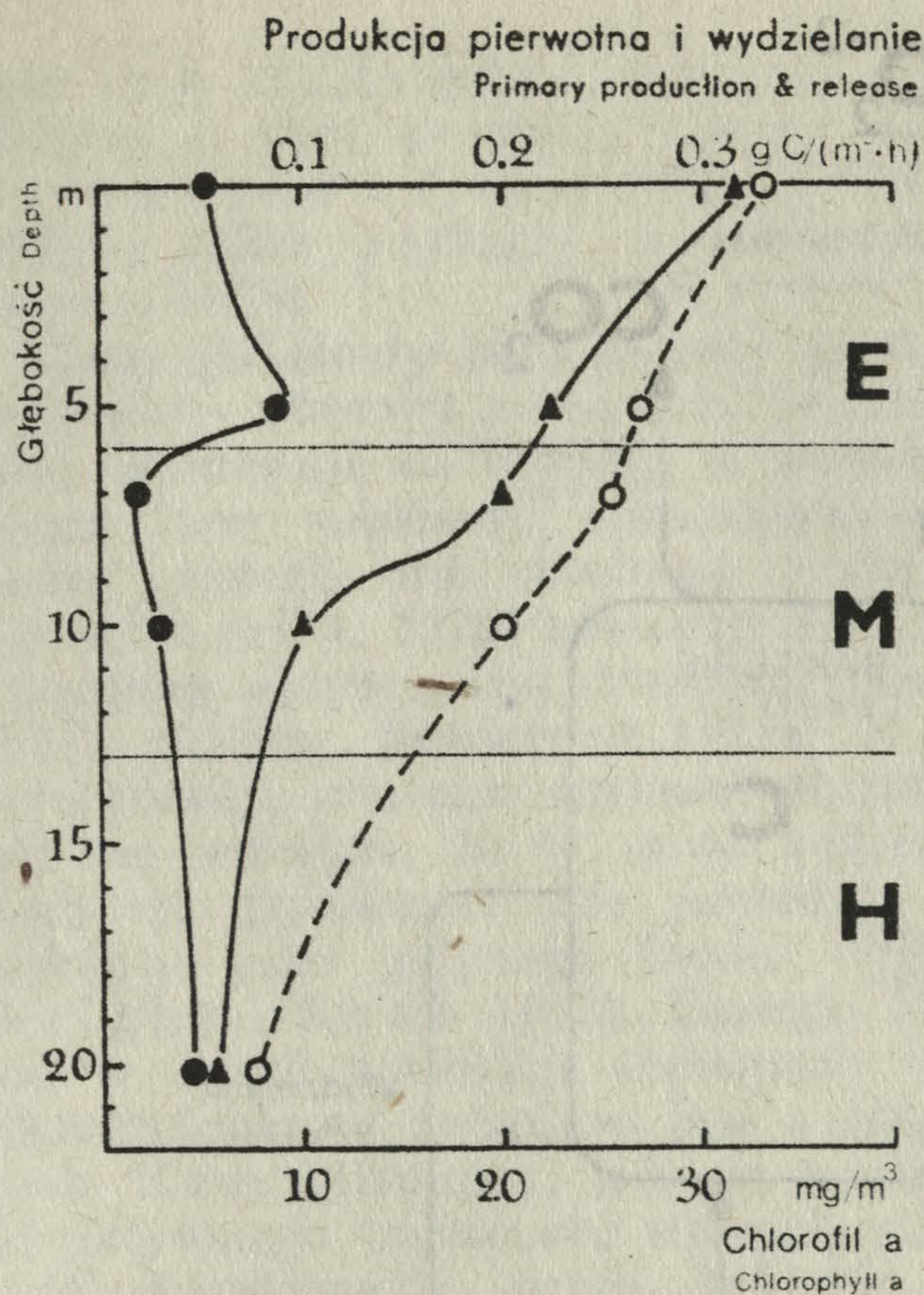
Wydzielanie organicznych produktów fotosyntezy przez fitoplankton do środowiska opisane zostało po raz pierwszy przez Fogg (1952). Późniejsze badania (Tolbert i Zill 1956, Fogg i Nalewajko 1964, Fogg, Nalewajko i Watt 1965 i in.) wskazały na wpływ różnych czynników fizycznych, chemicznych i biologicznych regulujących ilość wydzielanych przez glony produktów.

Nasilenie wydzielania zależy od intensywności światła. Obserwowano zwiększone tempo wydzielania zarówno na skutek ograniczenia dostępu światła (intensywność mniejsza od 1000 lx) jak i dużej jego intensywności, szczególnie w strefie powierzchniowej wód. CO₂ jako substrat procesu fotosyntezy wpływa także na ilość i tempo wydzielania produktów fotosyntezy fitoplanktonu. Nalewajko (1966) wykazała, że w warunkach niskiego stężenia tego gazu w wodzie obserwuje się zwiększone tempo wydzielania. Również gęstość populacji glonów i różnice gatunkowe wpływają na ten proces w sposób zasadniczy.

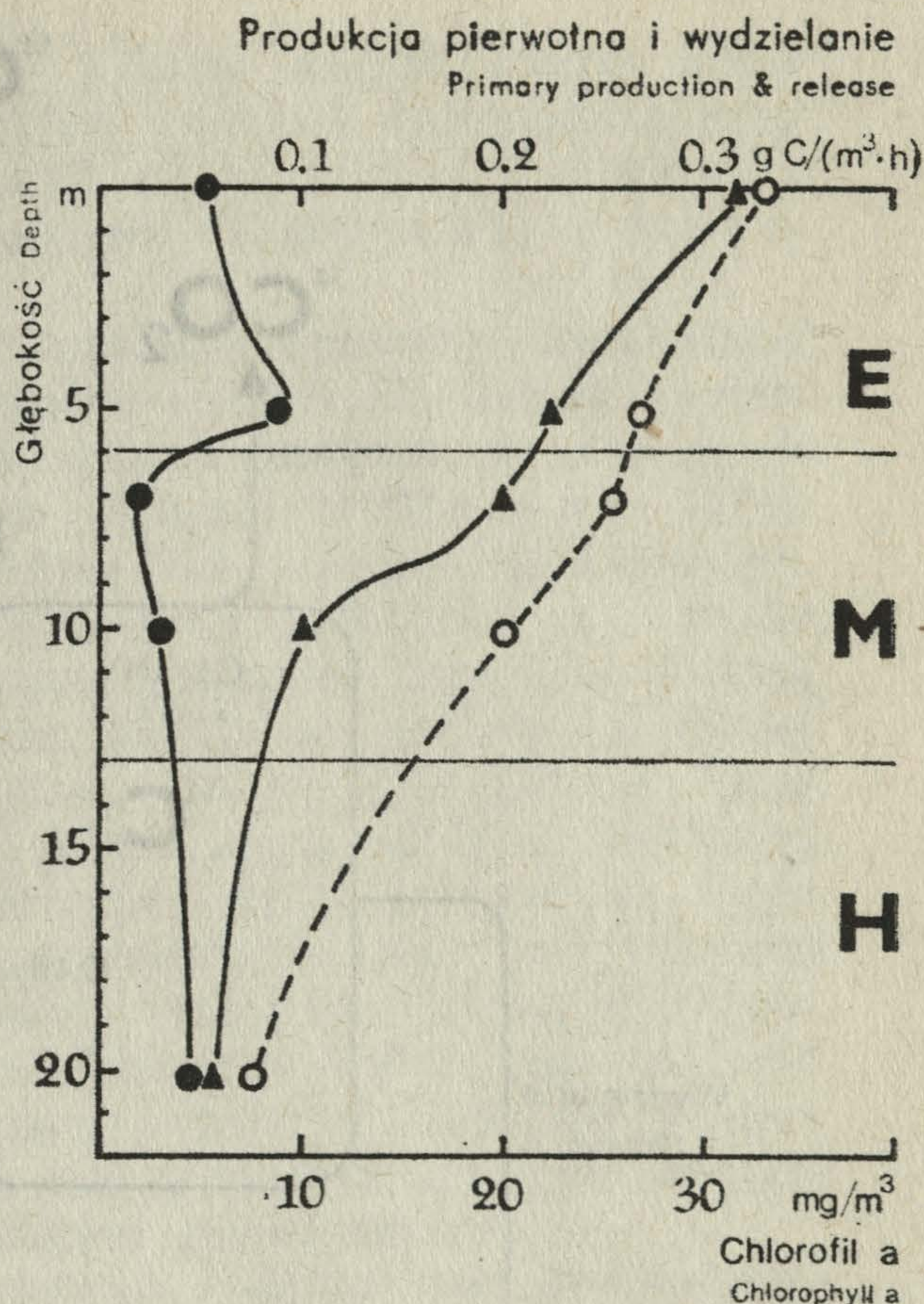
Nalewajko i Schindler (1976) badając produkcję pierwotną i wydzielanie pozakomórkowe zespołów fitoplanktonu różnych troficznie jezior stwierdzili, że tempo jak i ilość uwalnianych pozakomórkowo produktów fotosyntezy zależy od typu troficznego zbiornika, wielkości biomasy glonów oraz intensywności światła. W jeziorach eutroficznych, w strefie powierzchniowej, gdzie zachodzi ograniczanie dopływu światła, uwalniane do środowiska organiczne produkty fotosyntezy stanowiły 1–4% całkowitej ilości węgla ¹⁴C włączonej do komórki przy wysokiej biomasy glonów oraz 7–15% w przypadku niskich wartości biomasy. Uwolnione pozakomórkowo produkty fotosyntezy fitoplanktonu jezior oligotroficznych stanowiły 20% i więcej całkowitej ilości materii organicznej wytworzonej w fotosyntezie.

Publikowane ostatnio badania nad pomiarem ilości wydzielanych pozakomórkowo produktów metabolizmu fitoplanktonu niejednoznacznie określają jego ilość, np. Al-Hasani in. (1975) podają dla wód morskich (zatoka) wartości 10–80%. Badania własne na jeziorach eutroficznych i mezotroficznych wykazały, że wydzielanie stanowi 5–80% (średnio 25%) produkcji pierwotnej (rys. 1, 2).

Analizy chemiczne wydzielanych przez glony produktów wykazały dużą różnorodność i aktywność biologiczną (Lefevre 1964, Hellebust 1974). Według Fogg (1971) wszystkie wydzielane pozakomórkowo przez glony substancje można podzielić na dwa typy. Do typu pierwszego zaliczane są związki proste, niskocząsteczkowe (aminokwasy, cukry proste, kwasy organiczne) będące produktami przemian pośrednich metabolizmu. Charakteryzują się one przede wszystkim pozostawaniem w stanie dynamicznej równowagi stężeń wewnątrz komórki i w środowisku. Oznacza to, że w zależności od warunków i potrzeb komórki mogą być uwalniane do środowiska lub ponownie z niego resorbowane. Przykładem takiego związku pośredniego u glonów, wydzielanego jako główny produkt fotosyntezy (stanowiący do 90% wszystkich



Rys. 1



Rys. 2

Rys. 1. Produkcja pierwotna i wydzielanie pozakomórkowe fitoplanktonu w eutroficznym jeziorze Bełdany

Krzywa z czarnymi kółeczkami — wydzielanie pozakomórkowe, krzywa z białymi kółeczkami — produkcja pierwotna, krzywa z trójkątami — chlorofil a, E — epilimnion, M — metalimnion, H — hypolimnion

Primary production and extracellular release of phytoplankton in eutrophic Bełdany Lake

Curve with black circles — extracellular release, curve with open circles — primary production, curve with triangles — chlorophyll a, E — epilimnion, M — metalimnion, H — hypolimnion

Rys. 2. Produkcja pierwotna i wydzielanie pozakomórkowe fitoplanktonu w mezotroficznym Jeziorze Ryńskim

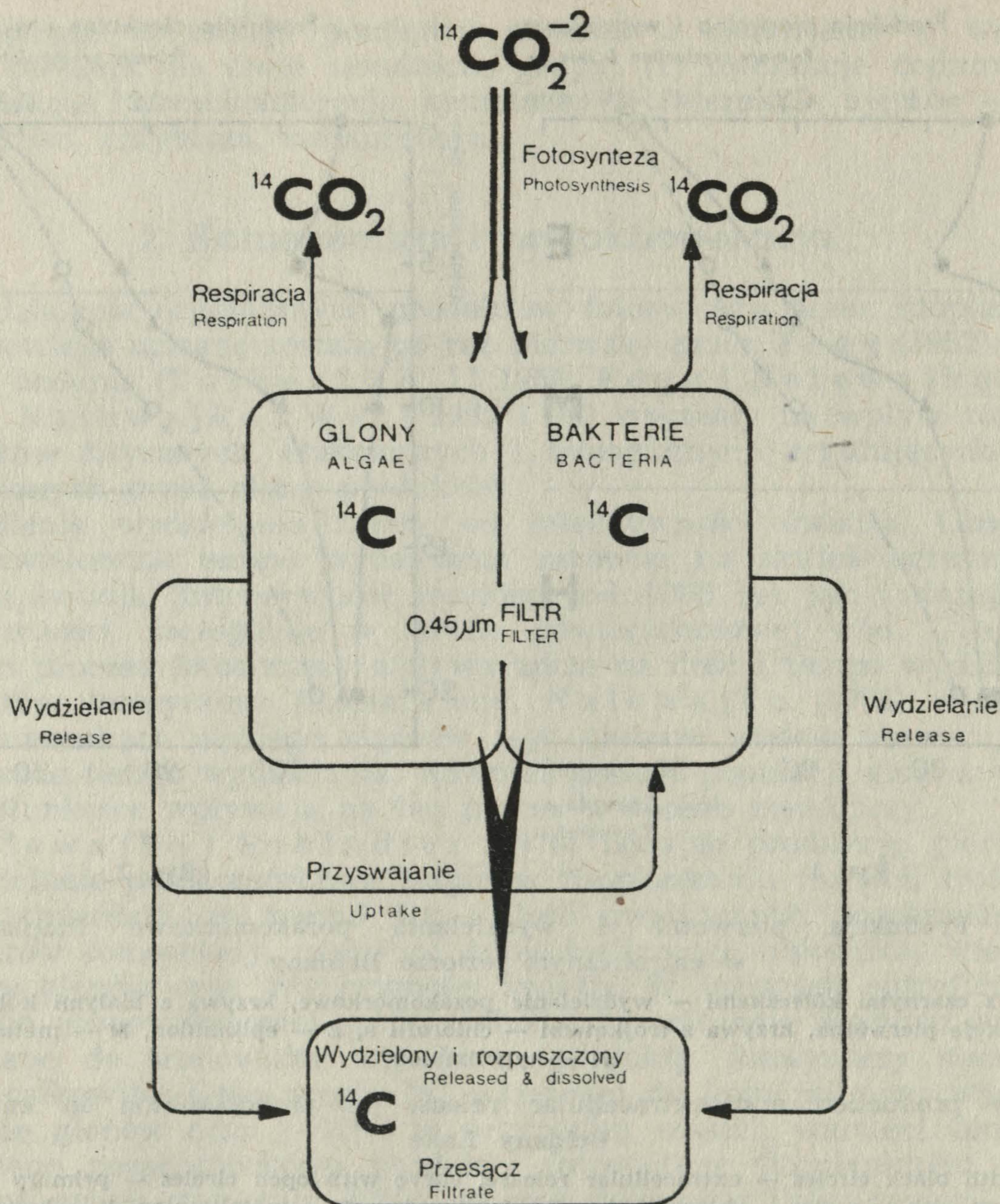
Krzywa z czarnymi kółeczkami — wydzielanie pozakomórkowe, krzywa z białymi kółeczkami — produkcja pierwotna, krzywa z trójkątami — chlorofil a, E — epilimnion, M — metalimnion, H — hypolimnion

Primary production and extracellular release of phytoplankton in mesotrophic Ryńskie Lake

Curve with black circles — extracellular release, curve with open circles — primary production, curve with triangles — chlorophyll a, E — epilimnion, M — metalimnion, H — hypolimnion

produktów fotosyntezy uwalnianych do środowiska) jest kwas glikolowy (Shah i Fogg 1973, Wright 1975, Wright i Shah 1975).

Do typu drugiego wydzielanych przez glony produktów metabolizmu należą substancje wielkocząsteczkowe, często w formie cyklicznej, o ciężarze cząsteczkowym powyżej 1500, takie jak: polisacharydy, peptydy i in. (Wang i Tischer 1973). Związki te są metabolitami wtórnymi, które wydzielane są poza komórkę bez możliwości ich ponownej resorpcji ze środowiska.



Rys. 3. Schemat pomiaru produkcji pierwotnej i wydzielania pozakomórkowego fitoplanktonu metodą ^{14}C

Diagram of measure of primary production and extracellular release of phytoplankton in ^{14}C — method

Zdolność bakterii do utylizacji produktów wydzielanych przez glony wykazano w wielu eksperymentach laboratoryjnych (Gocke 1970, Fogg 1971, Nalewajko i Schindler 1976) oraz w warunkach naturalnych (Derenbach i Williams 1974, Berman 1975, 1976, Wright i Shah 1975, Wright 1973, 1974, Smith i Wiebe 1976, Williams i Yentsch 1976). Stwierdzono, że bakterie w pierwszej kolejności wykorzystują proste, niskocząsteczkowe produkty metabolizmu glonów. Crawford, Hobbie i Webb (1974) oraz Williams i Yentsch (1976) określili, że 10–20% uwalnianych pozakomórkowo produktów fotosyntezy fitoplanktonu jest jednocześnie reasymilowane przez bakterie. Stąd też mierzone różne wartości wydzielania u glonów, zależnie od aktywności bakterii heterotroficznych, są niższe aniżeli w rzeczywistości. Jak wynika z rysunku 3, w praktyce mierzymy tylko

część tych metabolitów, które nie zostały jeszcze zasymilowane przez bakterie, a więc produkty odporne na szybki rozkład mikrobiologiczny (Nalewajko i Lean 1972, Nalewajko, Dunstall i Shear 1976), a także produkty metabolizmu bakterii (Dunstall i Nalewajko 1975).

Kwas glikolowy jako główny produkt niskocząsteczkowy wydzielany przez glony stanowi potencjalne ważne źródło energii dla bakterii wodnych. Występuje on bowiem w wodach w znacznie wyższych stężeniach aniżeli inne substraty niskocząsteczkowe (Shah i Wright 1974). Wiele bakterii ma zdolność wykorzystywania kwasu glikolowego. Wright (1974, 1975) zaobserwował, że glikolany pobierane są z wody z podobną aktywnością (tempem) jak octan, jednakże znacznie wyższą aniżeli glukoza. Stwierdził także, że kwas glikolowy podlega szybkiej mineralizacji, znacznie szybszej aniżeli octan, glukoza czy glicyna. Okazało się jednakże, że te same bakterie, które mają zdolność szybkiej respiracji glikolanów nie posiadają zdolności wykorzystywania tego substratu jako jedyne źródła węgla potrzebnego im do wzrostu (Wright i Shah 1975). Dlatego też kwas glikolowy może występować w dosyć wysokich stężeniach w wodzie, ponieważ jego zużycie mikrobiologiczne związane jest z obecnością innych substratów węglowych. Kwas glikolowy, jak się wydaje, jest głównym źródłem energii dla aktywnego transportu różnych substratów przez bakterie.

Wychwytywanie przez bakterie prostych, łatwo przyswajanych, związków organicznych w wodzie związane jest z ich ponownym wydzieleniem w postaci wielkocząsteczkowej. Nalewajko i Lean (1972) oraz Lean i Nalewajko (1976) sugerują, że zużywanie prostych, niskocząsteczkowych produktów metabolizmu glonów i skutkiem tego wydzielanie przez bakterie do środowiska związków wielkocząsteczkowych jest powodem dominacji tych substancji w wodach. Związki złożone, wielkocząsteczkowe tworzą kompleksy w wodzie dając koloidalną oraz cząsteczkową frakcję materii organicznej.

Przedstawione powyżej wzajemne relacje pomiędzy glonami i bakteriami w wodach są przykładem powszechnie występującego zjawiska komensalizmu. Współzależność komensalna pomiędzy tymi mikroorganizmami nie ogranicza się wyłącznie do roli glonów jako producenta organicznych substratów energetycznych lub pokarmowych dla bakterii wodnych. W wielu zbiornikach wodnych nie tylko ilość organicznych związków węgla jest nie wystarczająca do zaspokojenia heterotrofów, lecz również azot, fosfor, substancje wzrostowe oraz witaminy.

Wiele gatunków glonów, szczególnie sinic, odznacza się wyjątkową zdolnością predysponującą je do związków komensalnych. Mając właściwość wiązania wolnego azotu, uwalniają one do środowiska wiele metabolitów azotowych, które stanowią 5–60% zasymilowanego azotu. Część tego azotu stwierdzono w formie peptydów, a część jako wolne aminokwasy (Carr i Whitton 1973, Stewart 1974).

Wykazano silną zależność pomiędzy wydzielaniem przez fitoplankton wolnych aminokwasów a aktywnością heterotroficzną bakterii w wodach (Williams, Berman i Holm-Hansen 1976).

Podobnie jak w przypadku związków azotowych stwierdzono zależności komensalne bakterii i glonów w stosunku do innego podstawowego pierwiastka — fosforu. Harrison, Pacha i Morita (1972) stwierdzili dużą aktywność bakterii w transformacji nierozpuszczalnych form fosforu w związki przyswajalne przez glony. Jak wiadomo, bakterie ma-

ją zdolność wytwarzania szeregu kwasów organicznych jako czynników chelatujących, które uwalniają wolne jony fosforu. Zjawisko to występuje powszechnie w warunkach beztlenowych, jednakże wykazano też je w warunkach tlenowych.

W tym przypadku mamy więc przykład „poddawania sobie” pewnych związków, które bez udziału jednego organizmu nie byłyby przyswajalne przez komensala (glony). Mikroorganizm niezdolny do wykorzystywania określonego substratu wstępuje więc w związki komensalne, aby otrzymać przyswajalne dla niego substancje tworzone przez zespoły heterotrofów podczas rozkładu tego substratu. Wymienione współdziałanie występuje przy przemianach węgla, azotu, fosforu, siarki i innych pierwiastków.

Wiadomo także, że glony i bakterie regularnie uczestniczą w dwustronnych związkach wymagających równoczesnej współpracy obu zespołów. Zależność taka określana jest mianem protokooperacji — glony i bakterie niejako uzupełniają się, gdyż każdy jest istotnym składnikiem bezpośredniego otoczenia drugiego. W różnych przypadkach protokooperacji jeden partner, albo fotosyntetyzujący, albo heterotroficzny, zaopatruje w źródło energii, substancje wzrostowe, witaminy itp. drugiego partnera dostarczającego mu z kolei innego składnika pokarmowego.

Jako przykład podać można zespoły mające zdolność wiązania wolnego azotu. *Azotobacter* czy inne bakterie wiążące azot zdolne są do wzrostu wyłącznie na prostych związkach organicznych dostarczanych im przez glony, które nie mają zdolności wiązania N_2 , chociaż jest on podstawowym pierwiastkiem biogennym limitującym ich rozwój (Lucas 1961, Biggins, Kelly i Postgate 1971, Carr i Whitton 1973, Quispell 1974).

3. Symbioza

Wspomniana wyżej protokooperacja jest luźnym związkiem pomiędzy bakteriami i glonami, w wyniku którego obydwie zespoły odnoszą wzajemne korzyści. W relacjach pomiędzy glonami i bakteriami można doszukać się także związków obligatoryjnych pozytywnych, gdy rozwój i bytowanie różnych gatunków jest ściśle związane ze sobą. Zjawisko symbiozy jest do tej pory najmniej opisane i poznane u omawianych zespołów mikroorganizmów wodnych w warunkach naturalnych. Znane są przykłady ścisłych powiązań pomiędzy sinicami a bakteriami żyjącymi w ich otoczkach śluzowych. Badania Langego (1967, 1970, 1971) wykazały, że rozwój wielu gatunków glonów, w szczególności sinic, uzależniony jest od obecności bakterii, które udostępniają glonom szereg substancji wzrostowych niezbędnych do ich rozwoju. Wiele gatunków jednokomórkowych glonów wymaga do swego rozwoju witamin, głównie witaminy B_{12} . Według Gillespiego i Mority (1972) sezonowe występowanie glonów w jeziorach eutroficznych często jest uzależnione od obecności witamin w wodzie. Zdolnością do produkcji witaminy B_{12} w zbiornikach wodnych obdarzonych jest wiele bakterii: *Alcaligenes* sp., *Flavobacterium* sp., *Pseudomonas* sp., *Enterobacteriaceae*, które stanowią do 50% izolowanej z jezior mikroflory bakteryjnej.

Vance (1966) zaobserwował, że *Microcystis aeruginosa* Kütz. nie mógł rozwijać się bez obecności stale towarzyszących mu bakterii symbiotycznych. Ścisłą zależność wzrostu i wiązania N_2 przez *Nostoc* sp. od obecności przytwierdzonych do niego *Caulobacter* sp. opisał Bunt (1961).

Przytoczone przykłady wskazują na silną więź pewnych gatunków glonów i bakterii w środowiskach wodnych. Jak się wydaje, są to zależności wzajemnego podawania sobie związków pokarmowych, wzrostowych lub regulacji procesów metabolicznych, tj. zjawisk, które nie mogą zachodzić w nieobecności współpartnera.

Stwierdzono także bardzo silne powiązanie symbiotyczne na poziomie genowym u *Chlamydomonas reinhardtii* i bakterii *Corynebacter*. Żyjące w obrębie cytoplazmy komórki glonowej bakterie wywołują zjawisko ekspresji genowej u *Chlamydomonas*. Wyraża się ona pojawieniem zdolności do syntezy nowego białka w komórce glonowej (Stegeman i Hooper 1975).

Symbioza pomiędzy glonami i bakteriami obejmuje więc nie tylko wzajemne wspomaganie się, ale także może indukować pewien nowy sposób przejawiania się genów jednego z partnerów. Stosunki symbiotyczne wśród glonów i bakterii są bardzo zróżnicowane. Każdy symbiont może korzystać z przestrzeni, powierzchni, metabolitów i tworów strukturalnych drugiego i chociaż końcowy efekt może być wzajemnie korzystny, wydaje się, że pewien stopień pasożytnictwa stanowi treść niektórych tego typu stosunków.

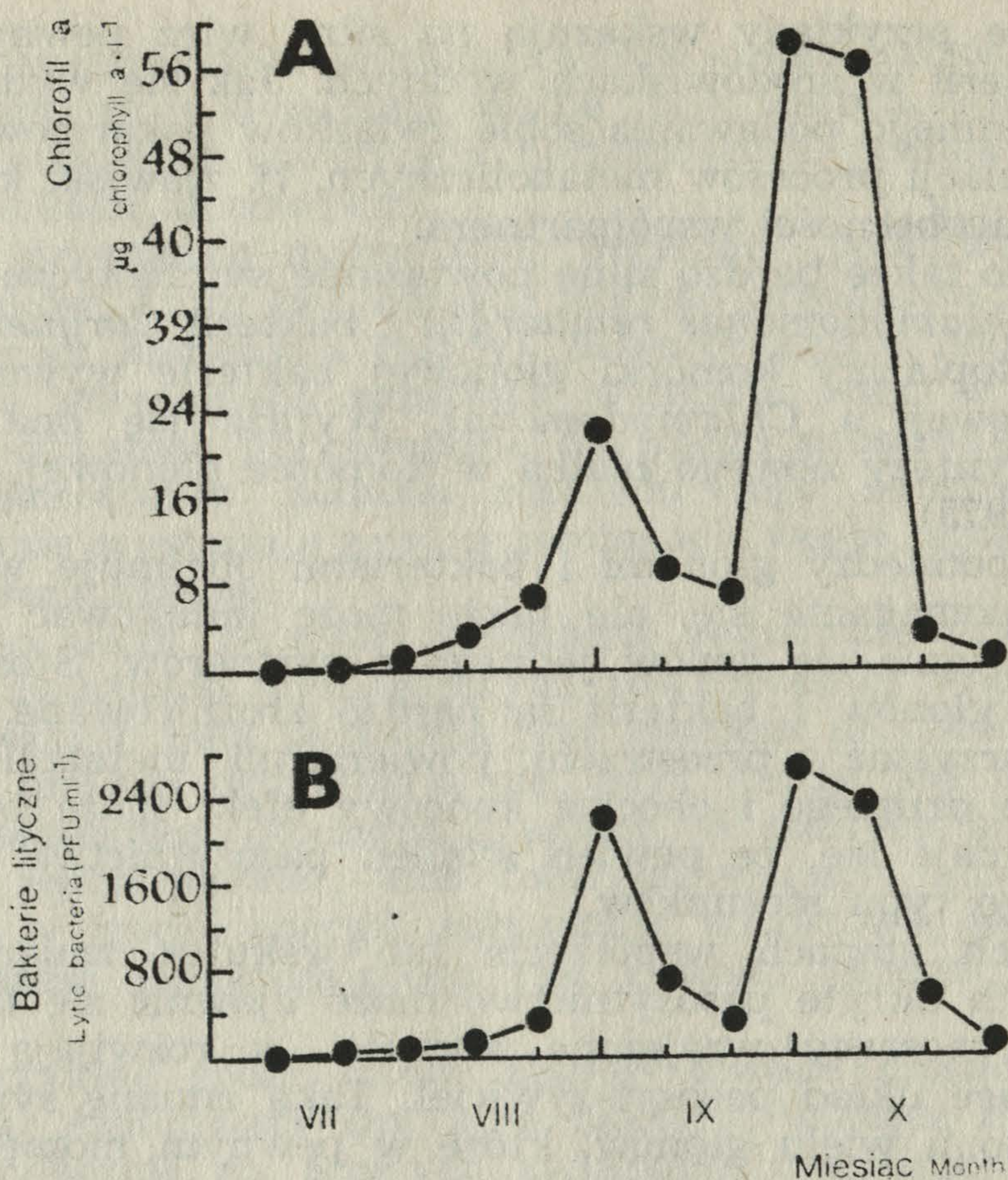
Na pewnych etapach współżycia lub wskutek zmiany warunków środowiskowych ukryte pasożytnictwo może ujawnić się tak, że kończy się układ przynoszący wzajemne korzyści, a rozwijają się stosunki charakteryzujące układ pasożyt-żywiciel. Taką zmianę symbiozy obserwuje się często u wielu glonów, które w pewnym momencie stają się żywicielem pasożytujących na nich bakterii, będących w innych warunkach ich symbiontami.

4. Pasożytnictwo

Liczne bakterie zamieszkujące ekosystemy wodne są zdolne do atakowania glonów. Stwierdzono, że w przypadku glonów, które tylko sporadycznie stają się dominantami, jest prawie regułą atakowanie ich przez pasożytnicze bakterie namnażające się niemal równocześnie z nimi (Alexander 1975).

Rozpatrując współzależności pasożytnicze w przypadku glonów wśród bakterii można wyróżnić pasożyty wewnętrzne i zewnętrzne. Znacznie więcej informacji mamy na temat pasożytów zewnętrznych glonów. Zdolność bakterii wodnych do rozkładu enzymatycznego (lizy) komórek glonowych opisał wielu autorów (Shilo 1970, 1971, Daft i Stewart 1971, Granhall i Berg 1972, Daft, McCord i Stewart 1975). Badania te wskazały zarówno na specyfikę tylko niektórych bakterii w stosunku do określonych gatunków glonów, np. *Flexibacterium* w stosunku do *Microcystis*, *Cellvibrio* — do sinic *Anabaena* sp., *Myxobacter* sp. — do *Lyngbya* sp., jak i zdolność niespecyficznej lizy komórek różnych glonów przez wiele bakterii z rodzaju *Myxobacteriae* (*Myxococcus*, *Sorangium*) czy bakterii właściwych (*Aeromonas*, *Pseudomonas*, *Flavobacterium*).

Liza komórek zachodzi na skutek wydzielania do środowiska przez bakterie enzymów uszkadzających bądź wręcz rozkładających ścianę komórkową glonów. Uwolniona w ten sposób treść cytoplazmatyczna komórki wylewa się do środowiska i staje się substratem pokarmowym dla bakterii.



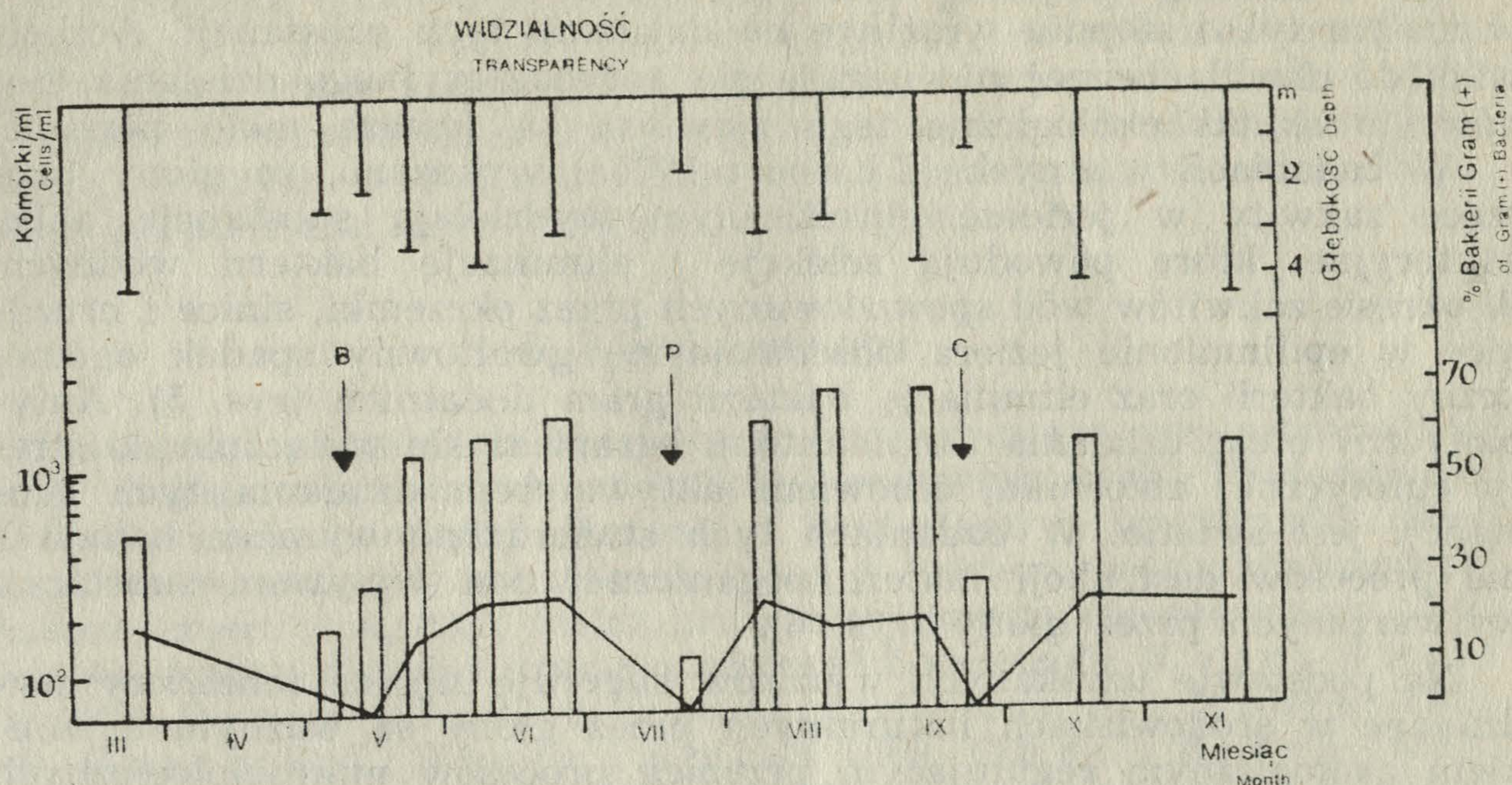
Rys. 4. Liczebność glonów (A) i bakterii litycznych (B) w Monikie Reservoir (wg Daft, McCord i Stewart 1975)

The abundance of algae (A) and lytic bacteria (B) at Monikie Reservoir (after Daft, McCord and Stewart 1975)

Bakteriom mającym zdolność rozkładu żywych komórek glonowych przypisuje się dużą rolę w likwidowaniu zakwitów glonów w wodach. Daft, McCord i Stewart (1975) wykazali, że w eutroficznych jeziorach Szkocji bakterie powodują szybki rozkład sinic tworzących zakwity w tych zbiornikach. Liczebność i aktywność tych bakterii była silnie uzależniona od liczebności sinic (rys. 4). Wyizolowane bakterie zaliczono do jednego gatunku *Myxobacter* sp.

5. Antybioza

Stosunkowo dawno poznano zdolność wielu gatunków glonów do wytwarzania substancji antybiotycznych ograniczających lub hamujących rozwój bakterii (Pratt 1942). W licznych eksperymentach laboratoryjnych wykazano, że zielenice, okrzemki, sinice, bruzdnice i in. wydzielają do otaczającego je środowiska aktywne biologicznie substancje o charakterze inhibitorów wzrostu bakterii (Allen i Dawson 1960, Davidson 1961, Matusiak, Jaroszyńska i Krzywicka 1965, Sieburth 1968, Chróst 1972, 1975b, Ramamurthy 1970, 1973). Stwierdzono, że substancje antybiotyczne wytwarzane przez glony hamują przede wszystkim wzrost i rozwój bakterii gram dodatnich: ziarniaków i laseczek. Bakterie gram ujemne są odporne lub

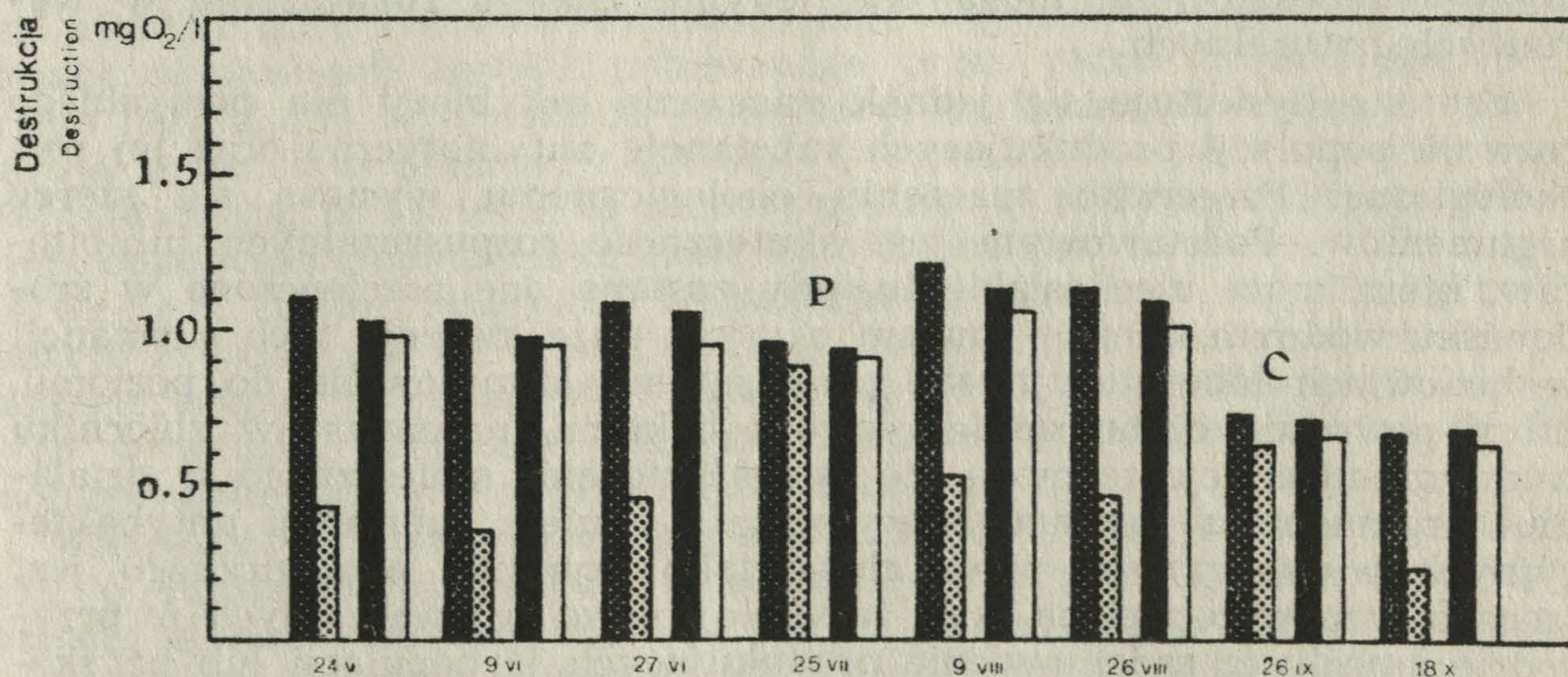


Rys. 5. Ogólna liczba bakterii w strefie powierzchniowej pelagialu Jeziora Mikołajskiego (wg Chrósta 1975a)

Białe słupki — ogólna liczba bakterii, krzywa — procent bakterii gram(+), B — zakwit *Bacillariophyceae*, P — zakwit *Pyrrophyta*, C — zakwit *Cyanophyta*

Total number of bacteria in surface water of the pelagial layer of Mikołajskie Lake (after Chróst 1975a)

White bars — total number of bacteria, curve — percentage of Gram(+) bacteria, B — *Bacillariophyceae* bloom, P — *Pyrrophyta* bloom, C — *Cyanophyta* bloom



Rys. 6. Wpływ ekstraktu z zakwitów *Bacillariophyceae* na destrukcję substancji organicznych w Jeziorze Mikołajskim (wg Chrósta 1975b)

Czarne słupki z białymi kropkami — kontrola z epilimnionu (2 m), białe słupki z czarnymi kropkami — badania z epilimnionu (2 m), czarne słupki — kontrola z profundalu (15 m), białe słupki — badana z profundalu (15 m), P — zakwit *Pyrrophyta*, C — zakwit *Cyanophyta*

The influence of an extract of *Bacillariophyceae* bloom on destruction of organic matter in Mikołajskie Lake (after Chróst 1975b)

Black bars with white spots — control of epilimnion (2 m), white bars with black spots — sample of epilimnion (2 m), black bars — control of profundal (15 m), white bars — sample of profundal (15 m), P — *Pyrrophyta* bloom, C — *Cyanophyta* bloom

w małym tylko stopniu wrażliwe na działanie tych substancji. Aczkolwiek do chwili obecnej nie neguje się antybakteryjnego działania glonów, to skutki ekologiczne tego zjawiska są jeszcze mało poznane.

W badaniach własnych (Chróst 1975a) wykazano, że glony tworzące zakwity w jeziorze eutroficznym wydzielają substancje antybakteryjne, które powodują selekcję i eliminację bakterii wodnych. W okresie zakwitów wód spowodowanych przez okrzemki, sinice i bruzdnice w epilimnionie jeziora obserwuje się gwałtowny spadek ogólnej liczby bakterii oraz eliminację bakterii gram dodatnich (rys. 5). Antibiotyczny efekt działania fitoplanktonu ogranicza się wyłącznie do strefy eufotycznej zbiornika, albowiem aktywatorem działania tych substancji jest światło. W badaniach tych stwierdzono wyraźne hamowanie procesów destrukcji materii organicznej pod wpływem substancji wytwarzanych przez glony (rys. 6).

Na podstawie uzyskanych wyników sugeruje się, że inhibitory wydzielane w środowiskach naturalnych przez glony są ważnym czynnikiem ekologicznym regulującym przebieg procesów mikrobiologicznych w wodach w okresach zakwitów fitoplanktonu. Czynnikiem ten powoduje zarówno przebudowę składu populacji bakterii wodnych, jak i wpływa na aktywność bakterii w procesach mineralizacji materii organicznej. Wyniki własne nad zależnością rozwoju bakterii i glonów zostały później potwierdzone przez Rieper (1976).

Pomimo znajomości zjawisk antybiozy obserwowanych w modelowych układach laboratoryjnych mało jest bezpośrednich dowodów ich znaczenia w warunkach naturalnych. Problemów dotyczących ekologicznej roli antybiozy pomiędzy glonami i bakteriami nie można rozstrzygnąć za pomocą dwugatunkowych lub czystych kultur prowadzonych w laboratorium, mogą one jedynie znaleźć rozwiązanie w warunkach naturalnych.

Szeroko dyskutuje się jednak znaczenie antybiozy dla pomyślnego rozwoju populacji produkujących substancje antybiotyczne oraz jej rolę ekologiczną. Przeciwno znaczeniu ekologicznemu wysuwa się szereg argumentów. Podstawowym jest skuteczność rozpuszczalnych inhibitorów, która może ulec osłabieniu, gdy zostaną one rozcieńczone w środowisku wodnym. Można bowiem uzyskać duże stężenie tych substancji w hodowlach laboratoryjnych, gdzie są one kumulowane do poziomu, który powoduje ograniczenie rozwoju bakterii, natomiast w zbiorniku wodnym substancje te mogą nie osiągać stężenia skutecznego w działaniu. Argumentami przemawiającymi za uznaniem substancji antybakteryjnych wytwarzanych przez glony jako czynnika ekologicznego jest szeroko rozpowszechniona teza, że wiele toksyn wytwarzalnych w przyrodzie umożliwia zadomowienie produkujących je populacji lub uzyskanie przez nie przewagi nad innymi.

Niektórzy badacze uważają, że inhibitory przyczyniają się do sukcesji związanej ze zmianą pór roku oraz do typowego następstwa przy zmianach populacyjnych prowadzących do ukształtowania się biocenozy klimaksowej. Waksman (1961) i Park (1967) twierdzą, że następujące po sobie kolejno w sukcesji gatunki nie utrzymałyby się, jeżeli byłyby wrażliwe na pozostające w środowisku metabolity swoich poprzedników. Lefevre (1964) substancjom antybakteryjnym produkowanym przez glony przyznaje przewodnią rolę w sukcesjach sezonowych glonów w zbiornikach wodnych.

W przypadku omawianej wyżej antybiozy pomiędzy glonami i bakteriami można także zaryzykować twierdzenie, że zjawisko to broni niejako glony przed nadmiernym rozwojem w wodach bakterii, które, jak wykazano wcześniej, są ich pasożytami, bądź też konkurują w środowisku wodnym o związki pokarmowe, wzrostowe, witaminy, itp., będące substancjami auksotroficznymi dla glonów.

6. Konkurencja

W wodach naturalnych obserwować można często niewystarczające zasoby biologiczne ważnych czynników środowiskowych. Następstwem jest konkurencja pomiędzy glonami a bakteriami o te czynniki. Wykazano, że w pewnych warunkach glony i bakterie mogą konkurować o materię organiczną, azot, fosfor, witaminy i substancje wzrostowe. Jak wiadomo, wiele gatunków sinic ma zdolność heterotrofii (Carr i Whitton 1973, Droop 1974, D. S. Hoare, S. L. Hoare i Moore 1967, D. S. Hoare, S. L. Hoare i Smith 1969, Ohki i Katch 1975). Badania Wrighta i Hobbiego (1966) oraz Pearce'a i Carra (1969) wykazały, że bakterie konkurują skutecznie z glonami o substraty organiczne.

W środowiskach o wystarczającej zasobności pokarmowej w substraty organiczne może nabierać znaczenia współzawodnictwo o azot. Często deficyt azotu w wodach jest wywoływany lub potęgowany przez zwiększenie zasobów węgla. Bakterie rozwijające się kosztem dodatkowej ilości węgla zużywają jednocześnie znaczne ilości mineralnego azotu, którego zawartość w wodzie spada do poziomu, o jaki zaczynają konkurować glony (Khoja i Whitton 1975).

W pewnych wodach większe znaczenie ma niedostatek fosforu aniżeli azotu. Fuhs i Canelli (1970) oraz Taft (1974) wykazali duże różnice w ilościach fosforu pobieranego przez różne gatunki glonów. Lean (1973a, 1973b) donosi, że bakterie w środowiskach wodnych konkurują o fosfor z glonami, natomiast Correll, Faust i Severn (1975) uważają, iż bakterie są główną populacją mikroorganizmów wodnych odpowiedzialną za asymilację ortofosforanów w wodach. Faust i Correll (1976) stwierdzili, że bakterie, a nie glony, są główną populacją asymilującą fosforany w ciągu roku. W okresie sierpień—maj bakterie asymilują ponad 90% całkowitej ilości fosforanów przyswojonych w wodzie. Jedynie w okresie czerwiec—lipiec fitoplankton miał zdolność asymilacji większych ilości fosforu, 9—42%.

Wielce prawdopodobna wydaje się także konkurencja glonów i bakterii o substancje wzrostowe i witaminy z grupy B, niezbędne do wzrostu glonów i bakterii. Ze względu na śladowe ilości tych związków w wodach trudne jest określenie ich stężenia i zapotrzebowania na nie w zbiorniku przez konkurujące ze sobą grupy.

7. Uwagi końcowe

Przedstawione w niniejszym opracowaniu relacje i wzajemne stosunki pomiędzy glonami i bakteriami w wodach wskazują na potrzebę dalszych wszechstronnych badań w tym zakresie. Dotyczy to w szczególności badań *in situ*, gdyż tylko one mogą dostarczyć pełniejszych

informacji ekologicznych, aczkolwiek często są bardzo trudne i pracochłonne. W badaniach tych zachodzi potrzeba bardzo kompleksowego rozpatrywania różnych czynników środowiskowych, biotycznych i abiotycznych, regulujących wzajemne powiązania glonów i bakterii.

Omówiona z konieczności w dużym skrócie problematyka ma na celu zwrócenie uwagi czytelnika na różnorodność rozpatrywanych interakcji, będących w ostatnich latach przedmiotem badań wielu autorów. Dlatego też ograniczono się jedynie do cytowania najnowszej literatury z ostatnich kilku lat, świadomie odrzucając prace publikowane dawniej.

W dotychczasowym piśmiennictwie polskim i zagranicznym brakuje do tej pory kompleksowego opisu i dyskusji przedstawionych tu zagadnień. W wielu współczesnych podręcznikach ekologii wód problematyka wzajemnych interakcji pomiędzy glonami a bakteriami jest przedstawiana bardzo ogólnie i w olbrzymim uproszczeniu. Wydaje się, że ze względu na ogromną rolę, jaką spełniają glony i bakterie w ekosystemach wodnych, zagadnienie wzajemnych relacji i powiązań między nimi zasługuje na większą uwagę.

Piśmiennictwo

- Aleksander M. 1975 — Ekologia mikroorganizmów — PWN, Warszawa, ss. 638.
- Al-Hasan R. H., Coughlan S. J., Aditipant A., Fogg G. E. 1975 — Seasonal variations in phytoplankton and glycollate concentrations in the Menai Straits, Anglesey — J. mar. biol. Ass. U.K. 55: 557—565.
- Allen M. B., Dawson E. Y. 1960 — Production of antibacterial substances by benthic tropical marine algae — J. Bact. 79: 459—465.
- Berman T. 1975 — Size fractionation of natural aquatic populations associated with autotrophic and heterotrophic carbon uptake — Mar. Biol. 33: 215—220.
- Berman T. 1976 — Release of dissolved organic matter by photosynthesizing algae in Lake Kinneret Israel — Freshwat. Biol. 6: 13—18.
- Biggins D. R., Kelly M., Postagata J. R. 1971 — Resolution of nitrogenase of *Mycobacterium flavum* 301 into two components and cross reaction with nitrogenase components from other bacteria — Eur. J. Biochem. 20: 140—143.
- Bunt J. S. 1961 — Nitrogen-fixing blue-green algae in Australian rice soils — Nature, 192: 479—480.
- Carr N. G., Whitton B. A. 1973 — The biology of blue-green algae — Univ. California Press, Berkeley, Los Angeles, ss. 676.
- Chróst R. J. 1972 — Growth of bacteria in *Chlorella vulgaris* cultures — Acta microbiol. pol. B, 4: 171—174.
- Chróst R. J. 1975a — Inhibitors produced by algae as an ecological factor affecting bacteria in water. I. Dependence between development of phytoplankton and bacteria — Acta microbiol. pol. B, 2: 125—133.
- Chróst R. J. 1975b — Inhibitors produced by algae as an ecological factor affecting bacteria in water. II. Antibacterial activity of water bloom — Acta microbiol. pol. B, 4: 231—239.
- Correll D. L., Faust M. A., Severn D. F. 1975 — Phosphorus flux and cycling in estuaries (W: Estuarine research: chemistry and biology. Red. L. E. Cronin) — Acad. Press, New York, 108—136.
- Crawford C. C., Hobbie J. E., Webb K. L. 1974 — The utilization of

- dissolved free amino acids by estuarine microorganisms — *Ecology*, 55: 651–563.
- Daft M. J., McCord S. B., Stewart W. D. P. 1975 — Ecological studies on algal-lysing bacteria in fresh waters — *Freshwat. Biol.* 5: 577–596.
- Daft M. J., Stewart W. D. P. 1971 — Bacterial pathogens of freshwater blue-green algae — *New Phytol.* 70: 819–829.
- Davidson F. F. 1961 — Antibacterial activity of *Oscillatoria formosa* extract — *Am. J. Bot.* 48: 542–545.
- Derenbach J. B., Williams P. J. Le B. 1974 — Autotrophic and bacterial production, fractionation of plankton populations by differential filtration of samples from the English Channel — *Mar. Biol.* 25: 263–269.
- Dropp M. R. 1974 — Heterotrophy of carbon (W: Algal physiology and biochemistry. Red. W. D. P. Stewart) — Blackwell Sc. Publ., Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 530–560.
- Dunstall T. G., Nalewajko C. 1975 — Extracellular release in planktonic bacteria — *Verh. int. Verein. Limnol.* 19: 2643–2649.
- Echlin P., Morris J. 1965 — The relationship between blue-green algae and bacteria — *Biol. Rev.* 40: 143–187.
- Faust M. A., Correll D. L. 1976 — Comparison of bacterial and algal utilization of orthophosphate in an estuarine environments — *Mar. Biol.* 34: 152–162.
- Fogg G. E. 1952 — The production of extracellular substances by a blue-green algae — *Proc. R. Soc. B*, 139: 372–397.
- Fogg G. E., Nalewajko C., 1964 — Glycollic acid as an extracellular product of phytoplankton — *Verh. int. Verein. Limnol.* 15: 806–810.
- Fogg G. E., Nalewajko C., Watt W. D. 1965 — Extracellular products of phytoplankton photosynthesis — *Proc. R. Soc. B*, 162: 517–534.
- Fogg G. E. 1971 — Extracellular products of algae in freshwater — *Arch. Hydrobiol. Beih.* 5: 1–25.
- Fuhs G. W., Canelli E. 1970 — Phosphorus-33 autoradiography used to measure phosphate uptake by individual algae — *Limnol. Oceanogr.* 15: 962–966.
- Gillespie P. A., Morita R. Y. 1972 — Vitamin B₁₂ production and depletion in a naturally occurring eutrophic lake — *Appl. Microbiol.* 23: 341–348.
- Gocke K. 1970 — Untersuchungen über Abgabe und Aufnahme von Aminosäuren und Polypeptiden durch Planktonorganismen — *Arch. Hydrobiol.* 67: 285–367.
- Granhall U., Berg B. 1972 — Antimicrobial effects of *Cellvibrio* on blue-green algae — *Arch. Mikrobiol.* 84: 234–242.
- Harrison M. J., Pacha R. E., Morita R. Y. 1972 — Solubilization of inorganic phosphates by bacteria isolated from upper Klamath Lake sediment — *Limnol. Oceanogr.* 17: 50–57.
- Hellebust J. A. 1974 — Extracellular products (W: Algal physiology and biochemistry. Red. Stewart W. D. P.) — Blackwell Sc. Publ., Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 838–864.
- Hoare D. S., Hoare S. L., Moore R. B. 1967 — The photoassimilation of organic compounds by autotrophic blue-green algae — *J. gen. Microbiol.* 49: 351–370.
- Hoare D. S., Hoare S. L., Smith A. J. 1969 — Assimilation of organic compounds by blue-green algae and photosynthetic bacteria — *Prog. Photosynth. Res.* 3: 1570–1573.
- Khoja T. M., Whitton A. B. 1975 — Heterotrophic growth of filamentous blue-green algae — *Br. Phycol. J.* 10: 139–148.

- Lange W. 1967 — Effect of carbohydrates on the symbiotic growth of planktonic blue-green algae with bacteria — *Nature*, 215: 1277–1278.
- Lange W. 1970 — *Cyanophyta*-bacteria systems: effect of carbon compounds or phosphate on algal growth at low nutrient concentrations — *J. Phycol.* 6: 230–234.
- Lange W. 1971 — Enhancement of algal growth in *Cyanophyta*-bacteria systems by carbonaceous compounds — *Can. J. Microbiol.* 17: 303–314.
- Lean D. R. S. 1973a — Phosphorus dynamic in lake water — *Science* 179: 678–680.
- Lean D. R. S. 1973b — Movements of phosphorus between its biologically important forms in lake water — *J. Fish. Res. Bd Can.* 30: 1525–1536.
- Lean D. R. S., Nalewajko C. 1976 — Phosphate exchange and organic phosphorus excretion by freshwater algae — *J. Fish. Res. Bd Can.* 6: 1312–1323.
- Lefevre M. 1964 — Extracellular products of algae (W: *Algae and man*. Red. D. F. Jackson) — Plenum Press, New York, 337–368.
- Lucas C. E. 1961 — Interrelationships between aquatic organisms mediated by external metabolites (W: *Oceanography*. Red. M. Sears) — *Am. Ass. Advanc. Sc.*, Washington, 557–643.
- Matusiak K., Jaroszyńska T., Krzywicka A. 1965 — Activity of antibacterial substance in *Chlorella vulgaris* and *Chlorella pyrenoidosa* at various stages of their development cycle and the influence of light on the process — *Bull. Acad. pol. Sci. B*, 13: 667–670.
- Nalewajko C. 1966 — Photosynthesis and excretion in various planktonic algae — *Limnol. Oceanogr.* 1: 1–10.
- Nalewajko C., Lean D. R. S. 1972 — Growth and excretion in planktonic algae and bacteria — *J. Phycol.* 8: 361–366.
- Nalewajko C., Dunstall T. G., Shear H. 1976 — Kinetics of extracellular release in axenic algae and in mixed algal-bacterial cultures: significance in estimation of total (gross) phytoplankton excretion rates — *J. Phycol.* 12: 1–5.
- Nalewajko C., Schindler D. W. 1976 — Primary production, extracellular release and heterotrophy in two lakes in ELA, Northwestern Ontario — *J. Fish. Res. Bd Can.* 2: 219–226.
- Ohki K., Katch T. 1975 — Photoorganotrophic growth of blue-green alga *Anabaena variabilis* — *Pl. Cell Physiol.* 16: 53–64.
- Park D. 1967 — The importance of antibiotics and inhibiting substances (W: *Soil biology*. Red. A. Gurges, F. Raw) — *Acad. Press*, New York, 435–447.
- Pearce J., Carr N. G. 1969 — The incorporation and metabolism of glucose by *Anabaena variabilis* — *J. gen. Microbiol.* 54: 451–462.
- Pratt R. 1942 — Studies on *Chlorella vulgaris* V. Some properties of the growth inhibitor formed by *Chlorella* cells — *Am. J. Bot.* 29: 142–148.
- Quispell S. 1974 — The biology of nitrogen fixation — North-Holland Publ., Amsterdam, ss. 769.
- Ramamurthy V. D. 1970 — Antibacterial activity of the marine blue-green alga *Trichodesmium erythraeum* in the gastrointestinal contents of the sea-gull *Larus brunicephalus* — *Mar. Biol.* 6: 74–76.
- Ramamurthy V. D. 1973 — Infra red spectral analysis of antibacterial substance isolated from *Trichodesmium erythraeum* (marine blue-green alga) — *Hydrobiologia*, 41: 247–250.
- Rieper M. 1976 — Investigations on the relationships between algal blooms and

- bacterial populations in the Schlei Fjord (western Baltic Sea) — *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 28: 1–18.
- Shah N. M., Fogg G. E. 1973 — The determination of glycolic acid in sea water — *J. mar. Biol. Ass. U. K.* 53: 321–324.
- Shah N. M., Wright R. T. 1974 — The occurrence of glycolic acid in coastal sea water — *Mar. Biol.* 24: 121–124.
- Shilo M. 1970 — Lysis of blue-green algae by *Myxobacter* — *J. Bact.* 104: 453–461.
- Shilo M. 1971 — Biological agents which cause lysis of blue-green algae — *Mit. int. Verein. Limnol.* 19: 206–213.
- Sieburth J. M. N. 1968 — The influence of algal antibiosis on the ecology of marine microorganisms (W: *Advances in microbiology of the sea*, Red. M. R. Droop, E. J. F. Wood) — *Acad. Press, London, New York*, 636–94.
- Smith D. F., Wiebe W. J. 1976 — Constant release of photosynthate from marine phytoplankton — *Appl. environ. Microbiol.* 32: 75–79.
- Stegeman W. J., Hooper J. K. 1975 — Induction of synthesis of bacterial protein by excretory products of the alga *Chlamydomonas reinhardtii* Y-1 — *Nature*, 257: 244–246.
- Stewart W. D. P. 1974 — *Algal physiology and biochemistry* — Blackwell Sc. Publ., Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, ss. 989.
- Taft J. L. 1974 — Phosphorus cycling in the plankton of Chesapeake Bay — *The Johns Hopkins Univ., Baltimore, Maryland*, ss. 193.
- Tolbert N. E., Zill L. P. 1956 — Excretion of glycolic acid by algae during photosynthesis — *J. biol. Chem.* 222: 895–906.
- Vance B. D. 1966 — Sensitivity of *Microcystis aeruginosa* and other blue-green algae and associated bacteria to selected antibiotics — *J. Phycol.* 2: 125–128.
- Waksman S. A. 1961 — The role of antibiotics in nature — *Persp. Biol. Med.* 4: 271–287.
- Wang W. S., Tischer R. G. 1973 — Study of the extracellular polysaccharides produced by a blue-green alga *Anabaena flos-aquae* A-37 — *Arch. Mikrobiol.* 91: 77–81.
- Williams P. J., Berman T., Holm-Hansen O. 1976 — Amino acid uptake and respiration by marine heterotrophs — *Mar. Biol.* 35: 41–47.
- Williams P. J. Le B., Yentsch C. S. 1976 — An examination of photosynthetic production, excretion of photosynthetic products and heterotrophic utilization of dissolved organic compounds with reference to results from a coastal subtropical sea — *Mar. Biol.* 35: 31–40.
- Wright R. T. 1973 — Some difficulties in using ^{14}C — organic solutes to measure heterotrophic bacterial activity (W: *Estuarine microbiol ecology*, Red. L. H. Stevenson, R. R. Colwell) — *Univ. South Carolinas*, 199–217.
- Wright R. T. 1974 — Mineralization of organic solutes by heterotrophic bacteria (W: *Effects of the ocean environment on microbial activity*, Red. R. R. Colwell, R. Y. Morita) — *Univ. Parc*, 546–565.
- Wright R. T. 1975 — Studies on glycolic acid metabolism by freshwater bacteria — *Limnol. Oceanogr.* 20: 626–633.
- Wright R. T., Hobbie J. E. 1966 — The use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems — *Ecology*, 47: 447–464.
- Wright R. T., Shah N. M. 1975 — The trophic role of glycolic acid in coastal seawater. I. Heterotrophic metabolism in seawater and bacterial cultures — *Mar. Biol.* 33: 175–183.

Summary

This paper presents selected problems of ecological relations between algae and bacteria in aquatic environments.

Section 2 discusses commensal and proto-operative relations between planktonic microorganisms in water. The role of algae as producers of a large part of the organic matter in the environment and the effect of physical and biological factors on the amount and rate of extracellular release of photosynthetic products into the water, are discussed.

Other parts of section 2 deal with the role of aquatic bacteria in the mineralization and transformation of products secreted by algae, with particular emphasis on the role of glycolic acid in this problem. Values obtained by the isotope methods used to monitor the extracellular release by phytoplankton were found to be subject to methodological error (Fig. 3).

Commensalism and proto-operation between algae and bacteria are discussed for the examples of transformation of carbon, phosphorus and nitrogen compounds in waters.

Section 3 discusses the symbiotic relationships between algae and bacteria. The examples cited indicate strong ties between certain species of bacteria and algae in aquatic environments. These dependencies consist of the mutual transfer of nutrients or growth factors, or the regulation of metabolic processes. A strong symbiotic relationship between *Chlamydomonas reinhardtii* and *Corynebacter* at the gene level is described. The bacteria, which live in the cytoplasm of the algal cells, induce gene expression in *Chlamydomonas*.

Section 4 considers the parasitic dependencies between the components of the plankton mentioned. The role of bacteria parasitizing algae (causing their lysis) as a factor eliminating phytoplanktonic blooms in eutrophic waters is discussed.

Section 5 discusses antibiosis between algae and bacteria as an ecological factor affecting bacteria in waters (Fig. 6). It has been found that during phytoplankton blooms algae produce antibacterial substances which effect the selection and elimination of bacteria.

Section 6 — in natural waters there are frequently insufficient resources of biologically significant ecological resources, as a consequence of which planktonic microorganisms compete for these resources. Algae and bacteria have been shown to compete in aquatic environments for organic matter, nitrogen, vitamins, and growth factors.

The role of bacteria and algae in the assimilation of different forms of phosphorus in waters is discussed.

In conclusion, section 7, the author stresses the need for further ecological studies on the role and mutual relations between algae and bacteria in waters.