

SYLWIA ŚLIWIŃSKA-WILCZEWSKA, ADAM LATAŁA

Pracownia Ekofizjologii Roślin Morskich  
Instytut Oceanografii  
Uniwersytet Gdański  
Al. M. Piłsudskiego 46, 81-378 Gdynia  
E-mail: ocessl@ug.edu.pl

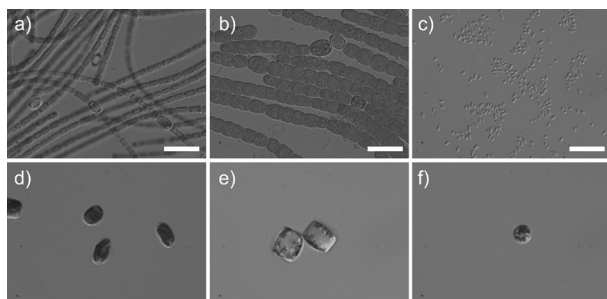
## CZYNNIKI WARUNKUJĄCE ZJAWISKO ALLELOPATII U SINIC I MIKROGLONÓW W EKOSYSTEMACH WODNYCH

### UWARUNKOWANIA ZJAWISKA ALLELOPATII W ŚRODOWISKU WODNYM

Allelopatia jest to zjawisko oddziaływania jednych gatunków na inne poprzez produkowane i wydzielane różne wtórne metabolity, nazwane związkami allelopatycznymi. Występują dobrze udokumentowane doniesienia literaturowe o możliwości wytwarzania związków allelopatycznych nie tylko przez rośliny lądowe, lecz także przez drobne organizmy, takie jak sinice i mikroglony (np. FISTAROL i współaut. 2003, SUIKKANEN i współaut. 2004, ŻAK i KOSAKOWSKA 2015, ŚLIWIŃSKA-WILCZEWSKA i współaut. 2016) (Ryc. 1).

Zarówno badania terenowe, jak i doświadczenia laboratoryjne wykazały, że allelopatia może występować we wszystkich

środowiskach wodnych, a producenci pierwotni są zdolni do wytwarzania związków allelopatycznych, wpływających na funkcjonowanie całego ekosystemu (GROSS 2003). Na ich wydzielanie mogą wpływać różne czynniki środowiskowe, jednak prace dokumentujące wpływ czynników biotycznych lub abiotycznych na występowanie oddziaływania allelopatycznego są wciąż nieliczne. Nie jest to zaskoczeniem, skoro większość związków allelopatycznych nie została jeszcze dobrze rozpoznana, oznaczona i scharakteryzowana. Zjawisko allelopatii może być formą oddziaływań konkurencyjnych i można nim wyjaśniać dominację niektórych gatunków sinic i mikroglonów nad pozostałymi organizmami planktonowymi. Stąd uważa się, że czynniki, które powodują wzrost oddziaływań allelopatycznych, mogą również istotnie modyfikować proporcje pomiędzy współwystępującymi sinicami i mikroglonami w środowisku wodnym (GRANÉLI i HANSEN 2006).



Rys. 1 Przykłady bałtyckich gatunków sinic i mikroglonów o stwierdzonych zdolnościach oddziaływania allelopatycznego:

a) *Anabaena* sp., b) *Nodularia spumigena*, c) *Synechococcus* sp., d) *Prymnesium parvum*, e) *Thalassiosira* sp. oraz f) *Prorocentrum minimum*. Skala = 10  $\mu$ m.

### WPLYW CZYNNIKÓW BIOTYCZNYCH NA WYSTĘPOWANIE ZJAWISKA ALLELOPATII

Czynniki biotyczne mogą mieć istotne znaczenie dla występowania oddziaływania allelopatycznego. Ważnym czynnikiem warunkującym występowanie zjawiska allelopatii jest specyfika badanych organizmów, ich rozmiar i zagęszczenie komórek. Również faza wzrostu organizmów oraz ilość dodawanego przesączu komórkowego może mieć duże znaczenie. Przedstawimy także najbardziej interesujące informacje o wpływie wy-

**Słowa kluczowe:** czynniki środowiskowe, mikroglony, oddziaływanie allelopatyczne, sinice, związki allelopatyczne

branych czynników biotycznych, które mają wpływ na oddziaływanie allelopatyczne sinic i mikroglonów w ekosystemach wodnych.

#### SPECYFIKA ORGANIZMÓW

Obecnie znanych jest około 40 gatunków fitoplanktonu wykazujących właściwości allelopatyczne (GRANELI i współaut. 2008a). Zakres oddziaływania allelopatycznego zależy zarówno od organizmu donorowego, czyli tego, który zdolny jest do produkcji związków allelopatycznych, jak i organizmu docelowego, który jest na nie narażony. Zazwyczaj organizmy donorowe oddziałują wyraźnie tylko na niektóre organizmy. SCHAGERL i współaut. (2002) wykazali, że ekstrakt pochodzący z sinicy *Anabaena torulosa* hamował wzrost tylko kilku gatunków sinic. W przedstawionych badaniach sinice *Pseudocapsa* sp. i *Nostoc* sp. były najbardziej wrażliwymi gatunkami, a ich wzrost był całkowicie hamowany. Natomiast zieleńca *Klebsormidium* sp. była niewrażliwa na związki allelopatyczne wydzielane przez *A. tortulosa*. Także w wielu innych badaniach zanotowano, że intensywność efektu allelopatycznego różniła się w zależności od organizmu docelowego. *Prymnesium parvum* jest gatunkiem, który produkuje związki allelopatyczne zdolne do oddziaływania na zbiorowiska fitoplanktonu. Przetrzymanywanie hodowli naturalnego zespołu fitoplanktonu w obecności przesączu komórkowego uzyskanego z *P. parvum* w kontrolowanych warunkach laboratoryjnych wykazało, że niektóre grupy planktonu, takie jak okrzemki, wiciowce i orzęski były wyraźnie bardziej podatne na takie oddziaływanie niż bruzdnice i sinice (FISTAROL i współaut. 2003). Dane literaturowe wskazują, że efekt allelopatyczny może być zależny od specyfiki danej grupy glonów docelowych (oddziaływanie specyficzne) oraz, że organizmy donorowe mogą produkować różne substancje o różnych właściwościach. Wykazano również, że wpływ oddziaływania allelopatycznego może być dla danego gatunku odmienny, w zależności od analizowanego szczepu. Badania przeprowadzone przez FISTAROL i współaut. (2004) wykazały, że dwa różne szczepy *Chrysochromulina polylepis* (CCMP 289 i K-0259) oddziaływały allelopatycznie różnorako na bruzdnicę *Scripsiella trochoidea*. W porównaniu do hodowli kontrolnej, przesącz uzyskany ze szczepu CCMP 289 powodował wyraźnie większą śmiertelność hodowli *S. trochoidea* niż szczep K-0259, który z kolei powodował tworzenie się większej liczby cyst przetrwalnikowych u tej bruzdnicy. W swoich badaniach ŚLIWIŃSKA i współaut. (2011) również udowodnili, że trzy szczepy pikoplanktonowej (poniżej 2µm) sinicy *Synechococcus* sp.

(BA-120, BA-124 i BA-132) powodowały hamowanie wzrostu zieleńcy *Chlorella vulgaris* w sposób zróżnicowany. Szczep *Synechococcus* sp. BA-124 wywoływał największe hamowanie wzrostu *C. vulgaris* spośród innych analizowanych szczepów tego gatunku. Różny wpływ oddziaływania allelopatycznego w zależności od badanego szczepu był także wykazany dla sinicy *Cylindrospermopsis raciborskii*. Szczepy LS118 i LS124 silnie hamowały aktywność fotosystemu II (PSII) u zieleńcy *Coelastrum sphaericum*, natomiast szczep LS117 nie wywierał takiego efektu (FIGUEREDO i współaut. 2007). Autorzy sugerują, że różna aktywność allelopatyczna badanych szczepów może być związana z różną charakterystyką i tempem metabolizmu analizowanych organizmów.

#### WIELKOŚĆ ORGANIZMÓW

Stwierdzono również, że rozmiar gatunków docelowych może mieć istotne znaczenie dla podatności na oddziaływanie związków allelopatycznych. Badania SCHMIDTA i HANSENA (2001) wykazały, że wielkość testowanych glonów odgrywała rolę w ich wrażliwości na związki allelopatyczne produkowane przez *C. polylepis*. Zaobserwowano bowiem, że małe organizmy były bardziej podatne niż organizmy większe. Powszechnie przyjmuje się, że tempo wzrostu jest odwrotnie proporcjonalne do rozmiaru komórki, dlatego większe komórki charakteryzują się wolniejszym metabolizmem (AMATO i współaut. 2005). Ponadto, małe komórki szybciej pobierają składniki pokarmowe, co związane jest z ich dużą powierzchnią w stosunku do małej objętości. Dlatego też różniące się wielkością komórki okrzemki *Thalassiosira* cf. *gravidia* wykazywały różną odpowiedź na przesącz uzyskany z *Alexandrium fundyense* (LYCZKOWSKI i KARP-BOSS 2014). Autorzy sugerują, że im większa objętość komórki, tym większa ilość związków allelopatycznych jest potrzebna, aby mogły one wywołać uszkodzenia badanego organizmu. Z drugiej jednak strony, związki allelopatyczne mogą uszkadzać zewnętrzne błony komórkowe (MA i współaut. 2011), co wskazuje, że duża powierzchnia do małej objętości komórek docelowych może mieć również istotne znaczenie dla takiego oddziaływania.

#### ZAGĘSZCZENIE KOMÓREK

Ponieważ oddziaływanie allelopatyczne jest skutkiem uwalniania związków chemicznych do otoczenia, jej efekt powinien być zależny także od koncentracji zarówno komórek donorowych, jak i docelowych. Wysoka liczebność komórek organizmów donorowych skutkuje wydzielaniem większej ilości związków, stąd komórki wrażliwe na nie są

wtedy w większym stopniu narażone na ich szkodliwe działanie (SCHMIDT i HANSEN 2001, TILLMANN 2003). Wzrost oddziaływania allelopatycznego związany ze wzrostem koncentracji komórek donorowych był wykazany dla różnych grup fitoplanktonu, takich jak np. prymnesiofity i bruzdnice (SCHMIDT i HANSEN 2001). Inne badania wykazały z kolei, że efekt allelopatyczny glonów *Prymnesium parvum* i *Alexandrium* sp. spadał wraz ze wzrostem ich koncentracji (TILLMANN 2003). Natomiast ANTUNES i współaut. (2012) zanotowali, że obserwowany wpływ allelopatyczny sinicy *Cylindrospermopsis raciborskii* na zielenicę *Ankistrodesmus falcatus* był zależny od czasu ekspozycji na dodane do hodowli związki allelopatyczne, natomiast gęstość początkowa komórek sinicy *C. raciborskii* nie miała istotnego znaczenia. Podsumowując, aktywność allelopatyczną obserwuje się zarówno w wysokich, jak i niskich zagęszczeniach komórek badanych organizmów. Autorzy zasugerowali, że brak korelacji pomiędzy aktywnością allelopatyczną a gęstością komórek może świadczyć o tym, że niektóre organizmy posiadają pewną kontrolę nad produkowaniem związków allelopatycznych (ANTUNES i współaut. 2012). Przyszłe badania powinny skupić się na porównaniu oddziaływania allelopatycznego sinic i mikroglonów, w zależności od koncentracji komórek w hodowlach. Wykazanie, że niektóre gatunki mogą mieć kontrolę nad wydzielaniem związków allelopatycznych jest intrygującą koncepcją, jednakże potrzebnych jest więcej badań, aby ją dokładnie zweryfikować.

#### FAZA WZROSTU ORGANIZMÓW DONOROWYCH

Ważnym czynnikiem w oddziaływaniach allelopatycznych jest stan fizjologiczny organizmu donorowego. Zarówno kultury mikroorganizmów wodnych w fazie wzrostu, jak i hodowle w fazie stacjonarnej mogą wykazywać oddziaływania allelopatyczne. Niektórzy badacze wykazali, że związki allelopatyczne mogą być uwalniane jedynie przez organizmy będące w fazie ekspotencjalnego wzrostu. Takie obserwacje zostały opublikowane przez SUIKKANEN i współaut. (2004), którzy stwierdzili, że przesącz uzyskany z kultury *Nodularia spumigena* będącej w fazie ekspotencjalnego wzrostu miał negatywny wpływ na rozwój *Thalassiosira weissflogii* i *Rhodomonas* sp., podczas gdy przesącz z kultur będących w fazie stacjonarnej nie wywoływał takiego efektu. Również KUBANEK i współaut. (2005) zanotowali, że przesącz pozyskany z kultur *Karenia brevis* będących w fazie logarytmicznego wzrostu hamował znacząco wzrost *Asterionellopsis glacialis*, natomiast przesącz z fazy stacjonarnej wzrostu nie powodował istotnych zmian w liczebno-

ści tego gatunku. Również w doświadczeniach przeprowadzonych przez SCHMIDTA i HANSENA (2001) wykazano, że starzejące się kultury *Chrysochromulina polylepis* nie wpływały na zmianę tempa wzrostu *Heterocapsa triquetra*. Autorzy zaobserwowali, że kultury *C. polylepis*, które straciły swoje właściwości allelopatyczne w fazie stacjonarnej wzrostu, nie odzyskały jej po wznowieniu wzrostu poprzez dodanie świeżej pożywki. Wskazuje to, że kultury, które utraciły swoją aktywność wymagają pewnego okresu wzrostu w optymalnych warunkach, aby uzyskać ponownie właściwości allelopatyczne. Co prawda, nie zawsze tak jest. Inne badania wykazały bowiem, że możliwa jest aktywność organizmów donorowych w fazie stacjonarnej wzrostu. ISSA (1999) zaobserwował, że maksymalna aktywność allelopatyczna sinic *Oscillatoria* sp. i *Calothrix* sp. była notowana we wczesnej fazie wzrostu stacjonarnej. Również ARZUL i współaut. (1999) zanotowali, że dodanie przesączu pochodzącego z hodowli *Alexandrium* sp. w fazie ekspotencjalnego wzrostu nie miało wpływu na organizmy docelowe, natomiast całkowite hamowanie wzrostu okrzemek było obserwowane po dodaniu przesączu pochodzącego z hodowli fazy stacjonarnej. Autorzy sugerują, że wzrost oddziaływania allelopatycznego podczas fazy stacjonarnej wzrostu, może wskazywać na obecność specyficznych związków zaliczanych do grupy toksyn, uwalnianych podczas rozpadu komórki. Z kolei w doświadczeniach, w których większy efekt był obserwowany w kulturach będących w stanie ekspotencjalnego wzrostu uważa się, że aktywność allelopatyczna związana jest bardziej z produkowaniem kompleksu różnych aktywnych związków chemicznych, niż specyficznych, pojedynczych substancji np. o charakterze toksyn (ARZUL i współaut. 1999).

#### SKUTKI KRÓTKO- I DŁUGOOKRESOWEJ EKSPOZYCJI NA DZIAŁANIE ZWIĄZKÓW ALLELOPATYCZNYCH

Użycie przesączu komórkowego do określenia oddziaływania allelopatycznego jest metodą wykluczającą bezpośredni kontakt komórek, gdzie badane organizmy mogłyby konkurować o dostępne składniki pokarmowe (SUIKKANEN i współaut. 2005). W środowisku naturalnym, komórki fitoplanktonu są stale wystawiane na związki allelopatyczne wydzielane przez różne organizmy. Dlatego też większa ilość dodawanych związków allelopatycznych zawartych w przesączu powinna skutkować silniejszym wpływem na eksponowane organizmy. SUIKKANEN i współaut. (2004) wykazali, że codzienne dodawanie przesączu komórkowego powodowało silniejsze oddziaływanie allelopatyczne na

badane organizmy. Efekt wielokrotnego dodania przesączu z hodowli *Aphanizomenon flos-aquae* był też bardziej widoczny przy badaniu odpowiedzi komórek *Thalassiosira weissflogii* (SUIKKANEN i współaut. 2004). Po jednorazowym dodaniu przesączu, liczba komórek *T. weissflogii* zmniejszyła się na początku eksperymentu, lecz wzrastała ponownie do stanu wyjściowego po dwóch dniach. Jednakże przy wielokrotnym dodawaniu przesączu, liczebność komórek *T. weissflogii* spadała przez cały czas trwania eksperymentu. Także badania przeprowadzone przez FISTAROL i współaut. (2005) wykazały, że wielokrotne dodawanie przesączu, uzyskanego tym razem z *Prymnesium parvum*, powodowało większy wpływ allelopatyczny na *T. weissflogii* niż jednokrotne jego dodanie. Autorzy twierdzą, że w eksperymentach z jednorazowym dodaniem przesączu, związki allelopatyczne mogą ulec degradacji w trakcie trwania doświadczeń z powodu obecności np. heterotroficznych bakterii. Przyjmuje się, że związki allelopatyczne w środowisku naturalnym są wydzielane do otoczenia w czasie dłuższym niż przeprowadzane eksperymenty, dlatego uważa się, że doświadczenia z wielokrotnie dodawanym przesączem lepiej oddają sytuację, mającą miejsce w naturalnych ekosystemach wodnych (FISTAROL i współaut. 2005). Istnieją jednak dane doświadczone wskazujące na podobny efekt działania związków allelopatycznych, niezależnie od ilości i częstotliwości dodawanego przesączu. W przeprowadzonych badaniach SUIKKANEN i współaut. (2004) zanotowali, że odpowiedź najbardziej i najmniej wrażliwego gatunku (odpowiednio *Rhodomonas* sp. i wspomnianego już wcześniej haptofita *P. parvum*) na przesącz pochodzący z kultur sinic: *N. spumigena*, *Anabena lemmermannii* i *A. flos-aquae*, była w przybliżeniu podobna, niezależnie od ilości dodawanego przesączu. Zbliżony efekt działania związków allelopatycznych przy jedno- i wielokrotnym dodaniu przesączu u testowanych organizmów może być spowodowany wytwarzaniem mechanizmów ochronnych na zadane związki allelopatyczne lub umiejętnością aktywnego wykorzystania tych substancji, co było sugerowane przez WINDUST i współaut. (1997).

#### WPLYW CZYNNIKÓW ABIOTYCZNYCH NA WYSTĘPOWANIE ODDZIAŁYWANIA ALLELOPATYCZNEGO

Różne czynniki abiotyczne mogą wpływać na oddziaływanie allelopatyczne sinic i mikrogolonów. Na podstawie dotychczas przeprowadzonych badań można stwierdzić, że takimi istotnymi czynnikami środowiskowymi są: natężenie światła, temperatura i do-

stępność soli odżywczych (szczególnie azotanów i fosforanów).

#### WPLYW NATĘŻENIA ŚWIATŁA NA AKTYWNOŚĆ ALLELOPATYCZNA

Przeprowadzone dotychczas badania wykazały, że natężenie światła jest ważnym czynnikiem, który może znacząco modyfikować oddziaływanie allelopatyczne sinic. ANTUNES i współaut. (2012) zanotowali, że przesącz uzyskany ze wspomnianej sinicy *C. raciborskii*, rosnącej w warunkach intensywnego oświetlenia, silniej hamował wzrost zielenicy *Ankistrodesmus falcatus*. Autorzy zasugerowali, że taka odpowiedź *A. falcatus* może być efektem działania związków allelopatycznych aktywniej produkowanych w wysokim oświetleniu. Podobne zależności dla pikoplanktonowej sinicy *Synechococcus* sp. zanotowali ŚLIWIŃSKA-WILCZEWSKA i współaut. (2016). Autorzy wykazali, że hamowanie wzrostu okrzemki *Navicula perminuta* przez pikoplanktonową sinicę było największe przy oświetleniu wynoszącym 190  $\mu\text{mol fotonów m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , a wpływ ten nie był związany z osiągnięciem przez tę sinicę najwyższej biomasy. Także CHETSUMON i współaut. (1994) zanotowali, że w warunkach silnego oświetlenia 200  $\mu\text{mol fotonów m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  produkcja związków allelopatycznych przez sinicę *Scytonema* sp. wzrosła prawie 2-krotnie w porównaniu ze słabszym oświetleniem wynoszącym 90  $\mu\text{mol fotonów m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Uzyskane wyniki wskazują, że niektóre organizmy zdolne są do najwyższej produkcji związków allelopatycznych w optymalnych warunkach świetlnych. Zdolności adaptacji organizmów do różnego natężenia oświetlenia mają duże znaczenie dla konkurencji między organizmami, a tym samym wpływają na kształtowanie biocenoz zbiorników wodnych.

#### WPLYW TEMPERATURY NA AKTYWNOŚĆ ALLELOPATYCZNA

Wiedza o tym, jak zmiany temperatury wpływają na wydzielanie związków allelopatycznych przez sinice i mikrogłony jest w dalszym ciągu niewielka. W zaledwie kilku pracach wykazano, że produkcja związków allelopatycznych przez dany organizm może również zależeć od temperatury. Wzrost aktywności allelopatycznej kultur sinic *C. raciborskii* w odpowiedzi na wzrostu temperatury opisali ANTUNES i współaut. (2012). Na podstawie uzyskanych wyników autorzy stwierdzili, że przesącz uzyskany z kultur rozwijających się w temperaturze 30°C, wykazywał najsilniejszy efekt allelopatyczny. Autorzy uważają, że można tym wyjaśnić ekologiczną dominację *C. raciborskii* w takich zbiornikach wodnych, gdzie tempera-

tura wody osiąga 30°C. Również VAN RIJSEL i współaut. (2007) opisali podwyższenie aktywności allelopatycznej *Phaeocystis pouchetii*, wywołane wzrostem temperatury z 4°C do 15°C. Na podstawie badań NOAMAN i współaut. (2004) wiadomo także, że *Synechococcus leopoliensis* wykazywał wpływ allelopatyczny na bakterie *Staphylococcus aureus* w zależności od zadanej temperatury. U *S. leopoliensis* stwierdzono największy wzrost i co za tym idzie, wzmożoną produkcję związków antymikrobiologicznych w temperaturze 35°C. Wzrost temperatury powoduje przyspieszenie procesów zachodzących w komórkach, zatem wyższa temperatura może stymulować również produkcję związków allelopatycznych. Jednak jak dotąd nie jest wiadome, czy jest to efekt konieczności uwalniania nadmiaru produktów, których nie są w stanie spożytkować, czy raczej jest to ich strategia „obronna”. Ponadto niektórzy badacze zwracają uwagę na fakt, że przewidywany wzrost temperatury spowodowany globalnymi zmianami klimatu może sprzyjać powstawaniu masowych, monogatunkowych zakwitów sinic i mikroglonów również dzięki wzrostowi produkowanych przez nie związków allelopatycznych (GRANELI i współaut. 2008b).

#### WPŁYW DOSTĘPNOŚCI SOLI ODŻYWCZYCH NA AKTYWNOŚĆ ALLELOPATYCZNĄ

Eutrofizacja będąca efektem wzrostu zawartości soli pokarmowych, głównie azotu i fosforu jest zjawiskiem światowym. Eutrofizacja skutkuje zmianą składu gatunkowego fitoplanktonu i tworzeniem się szkodliwych zakwitów niektórych gatunków sinic lub mikroglonów (GRANELI i współaut. 2008b). Jednak wydaje się, że zjawisko zakwitów fitoplanktonu nie może być wytłumaczone jedynie samymi czynnikami abiotycznymi, stąd udział oddziaływania allelopatycznego pomiędzy organizmami powinien być również brany pod uwagę i szczegółowo pod tym kątem badany. Wykazano, że konkurencja o zasoby soli pokarmowych, takich jak azot i fosfor, może również wpływać na aktywność allelopatyczną. VON ELERT i JÜTTNER (1997) badali uwalnianie związków allelopatycznych w warunkach niedoboru i nadmiaru fosforu w hodowlach *Anabaena variabilis*. Autorzy stwierdzili, że kultury *Trichormus doliolum* w warunkach niedoboru fosforu wydzielały około 200-krotnie więcej związków allelopatycznych na jednostkę biomasy, niż w kulturach zawierających nadwyżkę fosforu. Autorzy sądzą, że zwiększone wydzielanie związków allelopatycznych pod wpływem ograniczonych zasobów składników pokarmowych może powodować przewagę *T. doliolum* nad innymi gatunka-

mi fitoplanktonu w konkurencji o ograniczone zasoby (VON ELERT i JÜTTNER 1997). BLOOR i ENGLAND (1991) zaobserwowali podobną tendencję u sinicy *Nostoc muscorum*, której wysoką aktywność allelopatyczną notowano przy niedoborze fosforu nieorganicznego. Również niedobory azotu powodowały wzrost aktywności allelopatycznej badanych organizmów donorowych. GRANÉLI i JOHANSSON (2003) zaobserwowali, że *T. weissflogii*, *Prorocentrum minimum* i *Rhodomonas* cf. *baltica* wykazywały spadek wzrostu, kiedy były wystawione na działanie przesączu kultur *P. parvum* hodowanych w warunkach niedoboru soli pokarmowych. Z kolei takiego efektu nie obserwowano w przypadku przesączu pochodzącego z kultur hodowanych w nadmiarze azotanów i fosforanów. To dowodzi, że *P. parvum* oddziałuje allelopatycznie na różne gatunki glonów, a siła tego oddziaływania zależna jest od dostępności składników pokarmowych. Niedobory azotu i fosforu w pożywce również stymulowały produkcję związków allelopatycznych u *Nostoc* sp. (KURMAYER 2011) i *Microcystis aeruginosa* (KRÜGER i współaut. 2012). Nie zawsze jednak niedobór składników odżywczych jest przyczyną wzmożonego oddziaływania allelopatycznego. Istnieją również nieliczne prace, w których opisano wzrost produkcji związków allelopatycznych przy nadmiarze azotanów i fosforanów. Z badań BOYER i współaut. (1987) wynika, że bruzdnice *Protogonyaulax tamarensis* wykazywały największe oddziaływanie allelopatyczne w warunkach nadmiaru składników pokarmowych. W przyszłości należałoby rozważyć możliwości niedoborów innych substancji w eksperymentach z nadmiarem azotanów i fosforanów, jednak takie badania są w dalszym ciągu niewystarczające.

#### PODSUMOWANIE

Z omówionych powyżej przykładów wynika, że wydzielanie związków allelopatycznych przez gatunki sinic i mikroglonów jest zróżnicowane i zależne od różnych czynników biotycznych i abiotycznych. Chcąc lepiej ocenić znaczenie zjawiska allelopatii oraz jej wpływ na interakcje międzygatunkowe i formowanie struktury zgrupowań planktonu w zbiornikach wodnych, potrzebne są dalsze szczegółowe badania czynników środowiskowych. Dostarczanie nowych informacji na temat sposobu i zakresu oddziaływania allelopatycznego sinic i mikroglonów może mieć bardzo ważne znaczenie dla pełniejszego zrozumienia nasilającego się zjawiska pojawiania się masowych zakwitów tych organizmów w wielu ekosystemach wodnych, w tym również w Morzu Bałtyckim.

## Streszczenie

Allelopatia w środowisku wodnym może być narzędziem walki o zasoby pomiędzy organizmami wodnymi. Badania terenowe i prace laboratoryjne wykazały, że allelopatia może występować zarówno w ekosystemach morskich, brakicznych, jak i słodkowodnych. Związki allelopatyczne mogą negatywnie oddziaływać zarówno na wodnych producentów pierwotnych, jak i na skorupiaki, małże, ryby, ssaki, a nawet organizm człowieka. Jednakże stosunkowo niewiele czynników środowiskowych było dokładnie badanych pod kątem ich wpływu na produkcję związków allelopatycznych, dlatego rozpoznanie takie jest niedostateczne. Obecnie występują nieliczne prace, w których udokumentowano wpływ czynników biotycznych lub abiotycznych na występowanie oddziaływania allelopatycznego. Do najczęściej opisywanych czynników biotycznych, wpływających na oddziaływanie allelopatyczne, zalicza się samą specyfikę badanych organizmów, ich rozmiar, zagęszczenie początkowe komórek, fazę wzrostu organizmów donorowych i docelowych oraz ilość i częstotliwość dodawania przesączu komórkowego. Natomiast czynnikami abiotycznymi, które mogą mieć wpływ na zjawisko allelopatii u sinic i mikroglonów są intensywność napromieniowania, temperatura oraz dostępność składników pokarmowych. Chcąc lepiej ocenić znaczenie zjawiska allelopatii w zbiornikach wodnych, potrzebne są dalsze badania czynników środowiskowych, które wpływają na produkowanie i wydzielanie aktywnych związków allelopatycznych. Zrozumienie wpływu czynników środowiskowych na produkowanie i wydzielanie związków allelopatycznych przez sinice i mikroglony oraz ich roli w ekosystemach wodnych powinno stać się ważnym zadaniem przyszłych badań.

## LITERATURA

- AMATO A., ORSINI L., D'ALELIO D., MONTRESOR M., 2005. *Life cycle, size reduction patterns, and ultrastructure of the pinnate planktonic diatom Pseudo-nitzschia delicatissima (Bacillariophyceae)*. J. Phycol. 41, 542-556.
- ANTUNES J. T., LEÃO P. N., VASCONCELOS V. M., 2012. *Influence of biotic and abiotic factors on the allelopathic activity of the cyanobacterium Cyindrospermopsis raciborskii Strain LEGE 99043*. Microb. Ecol. 64, 584-592.
- ARZUL G., SEGUEL M., GUZMAN L., DENN E. E., 1999. *Comparison of allelopathic properties in three toxic Alexandrium species*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 232, 285-295.
- BLOOR S., ENGLAND R. R., 1991. *Elucidation and optimization of the medium constituents controlling antibiotic production by the cyanobacterium Nostoc muscorum*. Enz. Microb. Technol. 13, 76-81.
- BOYER G. L., SULLIVAN J. J., ANDERSEN R. J., HARRISON P. J., TAYLOR F. J. R., 1987. *Effects of nutrient limitation on toxin production and composition in the marine dinoflagellate Prorocentrum minimum*. Mar. Biol. 96, 123-128.
- CHETSUMON A., MAEDA I., UMEDA F., YAGI K., MIURA Y., MIZOGUCHI T., 1994. *Antibiotic production by the immobilized cyanobacterium, Scytonema sp. TISTR 8208, in a seaweed-type photobioreactor*. J. Appl. Phycol. 6, 539-543.
- FIGUEREDO C. C., GIANI A., BIRD D. F., 2007. *Does allelopathy contribute to Cyindrospermopsis raciborskii (cyanobacteria) bloom occurrence and geographic expansion?* J. Phycol. 43, 256-265.
- FISTAROL G. O., LEGRAND C., GRANÉLI E., 2003. *Allelopathic effect of Prymnesium parvum on a natural plankton community*. Mar. Ecol. Progr. Ser. 255, 115-125.
- FISTAROL G. O., LEGRAND C., RENGEFORS K., GRANÉLI E., 2004. *Temporary cyst formation in phytoplankton: a response to allelopathic competitors?* Environ. Microbiol. 6, 791-798.
- FISTAROL G. O., LEGRAND C., GRANÉLI E., 2005. *Allelopathic effect on a nutrient-limited phytoplankton species*. Aquat. Microb. Ecol. 41, 153-161.
- GRANÉLI E., JOHANSSON N., 2003. *Increase in the production of allelopathic substances by Prymnesium parvum cells grown under N- or P-deficient conditions*. Harmful Algae 2, 135-145.
- GRANÉLI E., HANSEN P. J., 2006. *Allelopathy in harmful algae: a mechanism to compete for resources?* [W:] GRANÉLI E., TURNER J. (red.). *Ecology of Harmful Algae*. Series: Ecological Studies 189, 189-201.
- GRANÉLI E., SALOMON P. S., FISTAROL G. O., 2008a. *The role of allelopathy for harmful algal bloom formation*. [W:] *Algal toxins: nature, occurrence, effect and detection*. EVANGELISTA V., BARSANTI L., FRASSANITO A., PASSARELLI V., GUALTIERI P. (red.). NATO Science for Peace and Security Series A: Chemistry and Biology, Springer, Netherlands, 159-178.
- GRANÉLI E., WEBER M., SALOMON P. S., 2008b. *Harmful algal blooms of allelopathic microalgal species: The role of eutrophication*. Harmful Algae 8, 94-102.
- GROSS E.M., 2003. *Allelopathy of aquatic autotrophs*. Crit. Rev. Plant Sci. 22, 313-339.
- ISSA A. A., 1999. *Antibiotic production by the cyanobacteria Oscillatoria angustissima and Calothrix parietina*. Environ. Toxicol. Pharmacol. 8, 33-37.
- KUBANEK J., PRINCE E., HICKS M. K., NAAR J., VILLAREAL T., 2005. *Does the Florida red tide dinoflagellate use allelopathy to outcompete other phytoplankton?* Limnol. Oceanogr. 50, 883-895.
- KURMAYER R., 2011. *The toxic cyanobacterium Nostoc sp. strain 152 produces highest amounts of microcystin and nostophycin under stress conditions*. J. Phycol. 47, 200-207.
- KRÜGER T., HÖLZEL N., LUCKAS B., 2012. *Influence of cultivation parameters on growth and microcystin production of Microcystis aeruginosa (Cyanophyceae) isolated from Lake Chao (China)*. Microb. Ecol. 63, 199-209.
- LYCZKOWSKI E. R., KARP-BOSS L., 2014. *Allelopathic effects of Alexandrium fundyense (Dinophyceae) on Thalassiosira cf. gravida (Bacillariophyceae): a matter of size*. J. Phycol. 50, 376-387.
- MA H., KROCK B., TILLMANN U., BICKMEYER U., GRAEVE M., CEMBELLA A., 2011. *Mode of action of membrane-disruptive lytic compounds from the marine dinoflagellate A. tamarensis*. Toxicon 58, 247-58.
- NOAMAN N. H., FATTAH A., KHALEAFA M., ZAKY S. H., 2004. *Factors affecting antimicrobial activity of Synechococcus leopoliensis*. Microbiol. Res. 159, 395-402.
- SCHMIDT L. E., HANSEN P. J., 2001. *Allelopathy in the prymnesiophyte Chrysochromulina polyepis: effect of cell concentration, growth phase and pH*. Mar. Ecol. Progr. Ser. 216, 67-81.
- SCHAGERL M., UNTERRIEDER I., ANGELER D. G., 2002. *Allelopathy among cyanoprokaryota and other algae originating from Lake Neusiedlersee (Austria)*. Int. Rev. Hydrobiol. 87, 365-374.

- SUIKKANEN S., FISTAROL G. O., GRANÉLI E., 2004. Allelopathic effects of the Baltic Cyanobacteria *Nodularia spumigena*, *Aphanizomenon flos-aquae* and *Anabaena lemmermannii* on algal monocultures. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 308, 85-101.
- SUIKKANEN S., FISTAROL G. O., GRANÉLI E., 2005. Effects of cyanobacterial allelochemicals on a natural plankton community. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 287, 1-9.
- ŚLIWIŃSKA S., JODŁOWSKA S., LATAŁA A., 2011. Ekofizjologiczne i allelopatyczne właściwości pikoplanktonowej sinicy *Synechococcus* sp. *Acta Geograph. Siles.* 1, 63-66.
- ŚLIWIŃSKA-WILCZEWSKA S., PNIEWSKI F., LATAŁA A., 2016. Allelopathic activity of the picocyanobacterium *Synechococcus* sp. under varied light, temperature and salinity conditions. *Int. Rev. Hydrobiol.* 101, 1-9.
- TILLMANN U., 2003. Kill and eat your predator: a winning strategy of the planktonic flagellate *Prymnesium parvum*. *Aquat. Microb. Ecol.* 32, 73-84.
- VAN RIJSSEL M., ALDERKAMP A. C., NEJSTGAARD J. C., SAZHIN A. F., VERITY P.G., 2007. Hae-molytic activity of live *Phaeocystis pouchetii* during mesocosm blooms. *Biogeochemistry* 83, 189-200.
- VON ELERT E., JÜTTNER F., 1997. Phosphorus limitation and not light controls the extracellular release of allelopathic compounds by *Trichor-mus doliolum* (Cyanobacteria). *Limnol. Oceanogr.* 42, 1796-1802.
- WINDUST A. J., QUILLIAM M. A., WRIGHT J. L. C., MCLACHLAN J. L., 1997. Comparative toxicity of diarrhetic shellfish poisons, okadaic acid, okadaic acid diol-ester and dinophysistoxin-4, to the diatom *Thalassiosira weissflogii*. *Toxi-con* 35, 1591-1603.
- ŻAK A., KOSAKOWSKA A., 2015. The influence of extracellular compounds produced by selected Baltic cyanobacteria, diatoms and dinoflagel-lates on growth of green algae *Chlorella vul-garis*. *Estuar. Coas. Shelf Sci.* 167, 113-118.

**KOSMOS Vol. 67, 3, 583–589, 2018**

SYLWIA ŚLIWIŃSKA-WILCZEWSKA, ADAM LATAŁA

Laboratory of Marine Plant Ecophysiology, Institute of Oceanography, University of Gdansk, 46 Piłsudskiego Str., 81-378 Gdynia,

E-mail: ocessl@ug.edu.pl

#### FACTORS AFFECTING ALLELOPATHIC INTERACTIONS OF CYANOBACTERIA AND MICROALGAE IN AQUATIC ECOSYSTEMS

##### Summary

Allelopathy in the aquatic environment can cause or facilitate the dominance of certain species of cyanobacteria and microalgae. Field studies and laboratory experiments have shown that allelopathy occurs in all marine, brackish and freshwater habitats. Furthermore, some cyanobacteria and microalgae produce harmful allelopathic compounds which can have negative effects on plants, animals and even humans. However, relatively few environmental factors have been investigated in terms of their effect on the production of allelopathic compounds. Currently, only a few studies have documented the effect of biotic and abiotic factors on the allelopathic activity of cyanobacteria and microalgae. To the most often described biotic factors affecting the production of allelopathic compounds belong: characteristic properties of donor and target species, their size and initial cell concentration, growth phase and amount or frequency of the filtrate addition. Moreover, a number of abiotic factors like light intensity, temperature and availability of nutrients may also influence production of antimicrobial agents. To better evaluate the significance of the phenomenon of allelopathy, we need to study in more detail the diversity of biotic and abiotic factors affecting production and secretion of active allelopathic compounds. Understanding the mechanisms and consequences of the impact of allelopathic cyanobacteria and microalgae in aquatic ecosystems should therefore be considered essential and fundamental for future research.

Keywords: allelopathic interactions, allelochemicals, cyanobacteria, environmental factors, microalgae