

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

## ODDZIAŁYWANIA ALLELOPATYCZNE SINIC I MIKROGLONÓW W ŚRODOWISKU WODNYM

### OGÓLNA CHARAKTERYSTYKA ZJAWISKA ALLELOPATII

Termin „allelopatia” pochodzi od greckiego słowa *allelon*, oznaczającego wzajemny, i *pathos*, znaczącego szkodliwy, i został wprowadzony do nauki w 1937 r. przez austriackiego profesora Hansa Molischa (MOLISCH 1937). Użył on pojęcia allelopatii do określenia wzajemnego oddziaływania pomiędzy organizmami roślinnymi, poprzez wydzielanie związków chemicznych. Przez lata termin ten ewoluował, ponieważ autorzy znajdowali kolejne organizmy zdolne do oddziaływań allelopatycznych. RICE (1979) do tej definicji włączył mikroorganizmy i uznał zarówno pozytywny, jak i negatywny efekt wydzielanych związków chemicznych na poszczególne gatunki roślin. Definicja allelopatii czasami obejmuje również obronę przed drapieżnikami. Natomiast INDERJIT i DAKSHINI (1994) wskazali, że aktywność allelopatyczna występuje również w środowisku wodnym, także pomiędzy sinicami i mikroglonami. W 1996 r. International Allelopathy Society (IAS 1996) uzgodniło definicję allelopatii przyjmując, że jest to każdy proces, w którym substancje chemiczne wydzielane przez organizmy oddziałują na rozwój innych gatunków roślinnych i zwierzęcych (LEGRAND i współaut. 2003). Ta definicja nie tylko zawiera pozytywny i negatywny wpływ tych związków na inne organizmy, lecz również włącza zjawisko koewolucji (HAIRSTON i współaut. 2001). Obecnie uważa się, że allelopatia leży u podstaw specjalnej strategii organizmów, która ma za zadanie odstra-

szanie, ograniczanie lub eliminowanie konkurentów, w tym drapieżników, żyjących w danym ekosystemie (GRANÉLI i współaut. 2008a). Wtórne metabolity, które są produkowane i wydzielane do środowiska naturalnego przez różne organizmy, są nazywane związkami allelopatycznymi (LEFLAIVE i TENHAGE 2007).

Allelopatia w ekosystemach wodnych zależy od odpowiedniej produkcji i wydzielania aktywnych związków allelopatycznych oraz ich efektywnego docierania do organizmów w wyniku dyfuzji, cyrkulacji i ruchu mas wodnych (WOLFE 2000). Wyniki badań wskazują, że takie oddziaływania allelopatyczne są prawdopodobnie szeroko rozpowszechnione i mogą występować we wszystkich wodnych ekosystemach (GROSS 2003). Wykazano, że niektóre gatunki fitoplanktonu zdolne są do produkowania i uwalniania wtórnych metabolitów, które oddziałują na wzrost i funkcje życiowe licznych organizmów (np. ŻAK i KOSAKOWSKA 2015). Związki te wykazują właściwości m.in. antyglonowe, antybakteryjne, przeciwwgrzybiczne i przeciwwirusowe (BERRY 2011). Według GRANÉLI i współaut. (2008b) obecnie znanych jest około 40 gatunków fitoplanktonu, które wykazują dobrze udokumentowane oddziaływanie allelopatyczne na inne organizmy. Produkowanie związków allelopatycznych przez gatunki fitoplanktonu zostało stwierdzone np. u sinic, zielenic, bruzdnic i złotowiciowców (GROSS 2003, LEGRAND i współaut. 2003, ŻAK i KOSAKOWSKA 2015). Wśród gatunków zdolnych do wydzielania związków allelopatycznych w ekosystemach morskich dominują bruzdnice i hap-

tofity, natomiast w środowisku słodkowodnym i słonawym zazwyczaj sinice (GRANELI i współaut. 2008a).

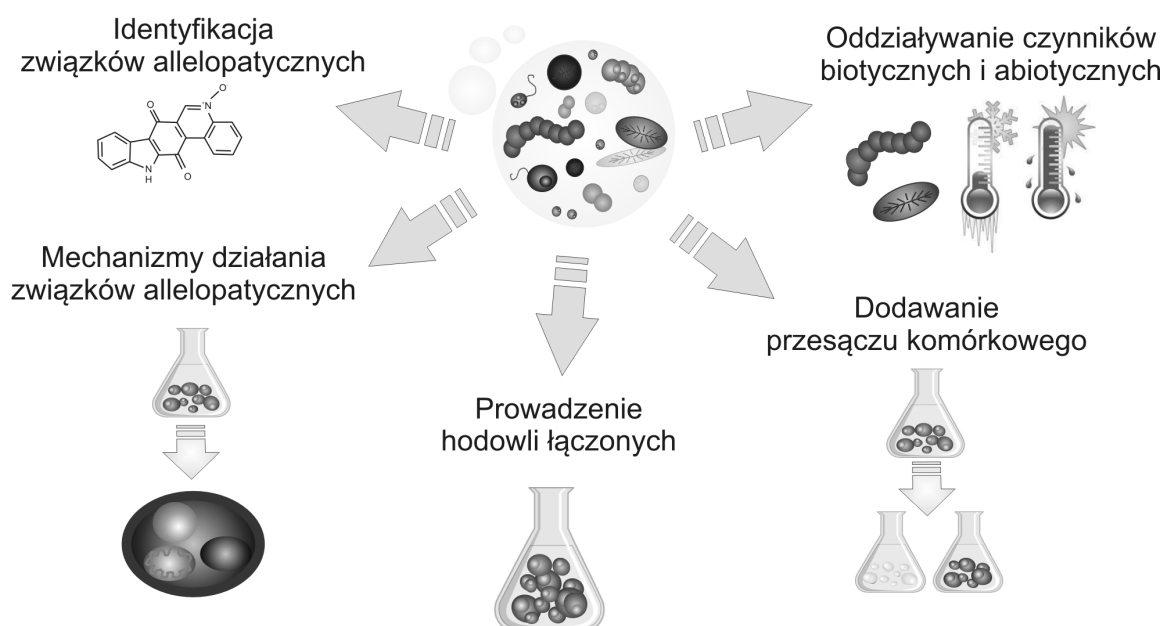
### METODY BADANIA ZJAWISKA ALLELOPATII

Obecnie badania zjawiska allelopatii skupiają się na pełniejszym poznaniu zarówno gatunków produkujących związki allelopatyczne, jak i mechanizmów ich oddziaływania na organizmy testowe, identyfikowaniu tych związków oraz lepszym zrozumieniu czynników środowiskowych wpływających na ich produkcję. Żeby poznać zjawisko allelopatii, potrzebne jest zatem zastosowanie szeregu metod, od klasycznych badań kultur w hodowlach, po zaawansowane metody fizjologiczne i chemiczne (Ryc. 1). I chociaż pierwsze doniesienia o występowaniu zjawiska allelopatii pochodzą z obserwacji środowiska naturalnego (AKEHURST 1931, KEATING 1977), w celu określenia dokładnych interakcji pomiędzy różnymi organizmami, potrzebne są szczegółowe badania laboratoryjne (LEFLAIVE i TEN-HAGE 2007).

Jedną z najbardziej powszechnych metod badania zjawiska allelopatii organizmów wodnych jest metoda „cross-culturing” (SUIKKANEN i współaut. 2004). W metodzie tej do hodowli organizmu testowego dodaje się przesącz pochodzący z hodowli innego organizmu, w celu zbadania efektu oddziaływania związków allelopatycznych natural-

nie uwalnianych do medium. Zastosowanie przesączu hodowlanego jest użyteczne w badaniach nad wykazaniem oddziaływań allelopatycznych zarówno w monokulturach, jak i w naturalnych zespołach planktonowych (np. FISTAROL i współaut. 2004, ŻAK i KOSAKOWSKA 2015). Ponadto, *użycie* tylko przesączu do określenia oddziaływania allelopatycznego jest dlatego metodą korzystną, że wyklucza sytuację, w której badane organizmy mogłyby konkurować o dostępne składniki pokarmowe (SUIKKANEN i współaut. 2004). Wykazano też, że stosowane pożywki mineralne są na tyle bogate w składniki pokarmowe, że zazwyczaj mniej niż 10-15% soli odżywczych zostaje w hodowli zużytych przez sinice i mikroglony do uzyskania fazy stacjonarnego wzrostu. Dlatego też uważa się, że czynniki inne niż limitowanie składników pokarmowych w pożywce, do których dodawano przesącz z hodowli, muszą wpływać na wzrost i funkcje życiowe organizmów w hodowli (SCHMIDT i HANSEN 2001). Jednakże badania, w których dodaje się tylko pojedynczy przesącz na początku hodowli wykazały, że efekt allelopatyczny może niekiedy zanikać podczas kolejnych dni ekspozycji w wyniku np. degradacji związków allelopatycznych, spowodowanej oddziaływaniem światła, obecnością bakterii lub uodpornieniem się badanych organizmów (SUIKKANEN i współaut. 2004). Ponadto uważa się, że związki allelopatyczne mogą zmieniać swoje właściwości poprzez wiązanie się z błonami

### Sposoby i metody badania zjawiska allelopatii



Ryc. 1. Najczęściej stosowane sposoby i metody badania zjawiska allelopatii występującego u sinic i mikroglonów.

komórkowymi. W większości badań nad zjawiskiem allelopatii sinic i mikroglonów dodawano tylko jednorazowy przesącz i stąd uzyskane efekty oddziaływań allelopatycznych mogą być niedoszacowane. Dodatkowe doświadczenia wykazały, że wielokrotne dodawanie przesączu wywoływało większy efekt, niż w przypadku pojedynczego jego dodania (SUIKKANEN i współaut. 2004). Wszystkie te doniesienia podkreślają, że niektóre związki allelopatyczne produkowane przez sinice i mikroglony nie są trwałe i stąd jednorazowe dodanie przesączu może nie być porównywalne do sytuacji występującej w środowisku naturalnym (GRANELI i współaut. 2008a). W ekosystemach wodnych związki allelopatyczne są przypuszczalnie ciągle uwalniane do środowiska, zatem eksperymenty, w których bada się wielokrotne dodawanie przesączu są, jak się wydaje, bardziej zbliżone do warunków występujących w naturalnym ekosystemie. Dlatego obecnie znajduje zrozumienie podejście, żeby wykonując doświadczenia mające na celu bardziej szczegółowe opisanie oddziaływań allelopatycznych, porównywać efekty pojedynczego i wielokrotnego dodawania przesączu.

Istnieje również druga metoda, mniej rozpowszechniona i trudniejsza do analizy, nazywana „mixed cultures”, która polega na badaniu interakcji pomiędzy organizmami znajdującymi się we wspólnej hodowli (GREGOR i współaut. 2008). W metodzie tej potencjalnie allelopatyczne gatunki rosną z testowanymi organizmami na pożywce mineralnej, która zapewnia ich aktywny wzrost. Jednakże zauważono, że w badaniach z wykorzystaniem kultur mieszanych, gdzie oddziałują na siebie gatunki rosnące razem w hodowlach, efekt konkurencji o substancje odżywcze może znacznie komplikować interpretację uzyskanych wyników (YAMASAKI i współaut. 2007, GANTAR i współaut. 2008).

Ważnym aspektem badań zjawiska allelopatii jest określenie, jak i kiedy związki allelopatyczne uwalniane są do środowiska. Dotychczas niewiele czynników środowiskowych było badanych pod kątem ich wpływu na produkcję związków allelopatycznych. W środowisku naturalnym istnieje wiele czynników, które mogą równocześnie oddziaływać na organizmy. Przyjmuje się, że niektóre z nich mogą wpływać na produkcję związków allelopatycznych. Również te same czynniki mogą wpływać na wrażliwość badanego organizmu (ANTUNES i współaut. 2012). Zjawisko allelopatii ma formę oddziaływań konkurencyjnych stąd uważa się, że czynniki powodujące wzmożenie oddziaływań allelopatycznych mogą również zmieniać proporcje pomiędzy organizmami, które występują w tym samym zbiorniku wodnym. Wyka-

zono, że oprócz czynników abiotycznych, na oddziaływanie allelopatyczne mogą mieć również wpływ czynniki biotyczne (GRANELI i HANSEN 2006). Na podstawie dotychczas przeprowadzonych badań można stwierdzić, że głównymi czynnikami abiotycznymi, które wpływają na produkowanie i uwalnianie związków allelopatycznych do środowiska są: natężenie światła, temperatura, zasolenie, dostępność soli odżywczych (szczególnie azotanów i fosforanów) i pH (GRANELI i HANSEN 2006, ANTUNES i współaut. 2012, ŚLIWIŃSKA-WILCZEWSKA i współaut. 2016). Również czynniki biotyczne mogą mieć istotne znaczenie dla występowania oddziaływania allelopatycznego. Ważnym czynnikiem warunkującym występowanie zjawiska allelopatii jest pozycja taksonomiczna organizmów i rozmiar komórki. Także faza wzrostu badanych organizmów, ilość dodawanego przesączu komórkowego i zagęszczenie komórek może mieć duże znaczenie. Ponadto, często w kontekście oddziaływania allelopatycznego próbuje się określić potencjalną rolę bakterii oraz ich toksyn obecnych w przesączu komórkowym (SUIKKANEN i współaut. 2004).

Związki allelopatyczne produkowane przez sinice i mikroglony mogą wpływać na otaczający je ekosystem i wywoływać różną odpowiedź u współtowarzyszających organizmów, jednak mechanizmy ich działania są tylko wstępnie rozpoznane. W większości przypadków badania skupiały się na wykazaniu wpływu związków allelopatycznych, zawartych w przesączu lub żywych kulturach na śmiertelność lub ograniczenie tempa wzrostu badanych organizmów (FISTAROL i współaut. 2004, SUIKKANEN i współaut. 2004). Zmiany liczebności komórek w hodowlach mierzy się, wykorzystując mikroskop świetlny lub poprzez pomiar gęstości optycznej zawiesiny komórek. Niekiedy wzrost oceniano na podstawie pomiarów fluorescencji *in vivo* za pomocą czytnika mikroplitek (GREGOR i współaut. 2008). W stosunkowo nielicznych pracach badano wpływ związków allelopatycznych na fotosyntezę, np. poprzez pomiar produkcji tlenu przy pomocy elektrody tlenowej Clarka (VON ELERT i JÜTTNER 1997) albo używając fluorymetru, do oceny tempa transportu elektronów pomiędzy fotosystemami PSII i PSI (GANTAR i współaut. 2008).

Izolacja związków allelopatycznych i poznanie ich struktury chemicznej wymaga zastosowania metod takich jak: wysokosprawna chromatografia cieczowa, chromatografia gazowa i spektrometria mas. Głównym problemem w oznaczeniu i izolacji związków allelopatycznych jest ich produkcja w bardzo małych ilościach, co powoduje, że metody analityczne są czasochłonne, kosztowne i

często mało efektywne (LEFLAIVE i TEN-HAGE 2007). Ponadto, sinice i mikroglony pod wpływem czynników środowiskowych mogą produkować wiele różnych związków, których skład i właściwości ulegają zmianie w zależności od stanu fizjologicznego komórek. Dlatego zdecydowana większość autorów w swoich pracach nie podejmuje się oznaczania pełnego składu związków allelopatycznych produkowanych przez sinice i mikroglony, ograniczając się niekiedy tylko do analizy pojedynczego związku wcześniej wstępnie rozpoznanego, albo najczęściej poprzestając tylko na wykazaniu obecności w przesączu związków o właściwościach allelopatycznych.

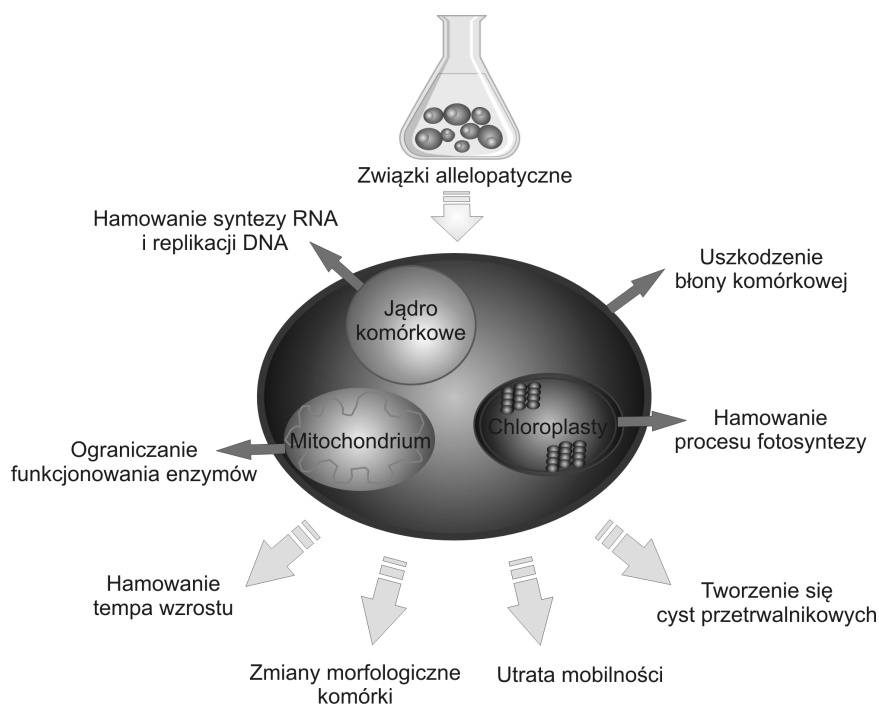
### SPOSOBY DZIAŁANIA ZWIĄZKÓW ALLELOPATYCZNYCH

Zjawisko allelopatii w środowisku wodnym jest trudne do wykazania, ponieważ sposób działania związków allelopatycznych jest bardzo różnorodny (Ryc. 2). W większości przypadków związki allelopatyczne są uwalniane do środowiska, przez co wpływają na poszczególne organizmy (GRANELI i HANSEN 2006). Niektóre znane związki allelopatyczne w środowisku wodnym negatywnie wpływały na zooplankton, skorupiaki, małże i ryby, powodując ograniczenie ich rozrodczości oraz dużą śmiertelność (GROSS 2003). Jednakże większość związków allelopatycznych wydzielanych przez sinice i mikroglony nie ma tak silnego działania, ale powodu-

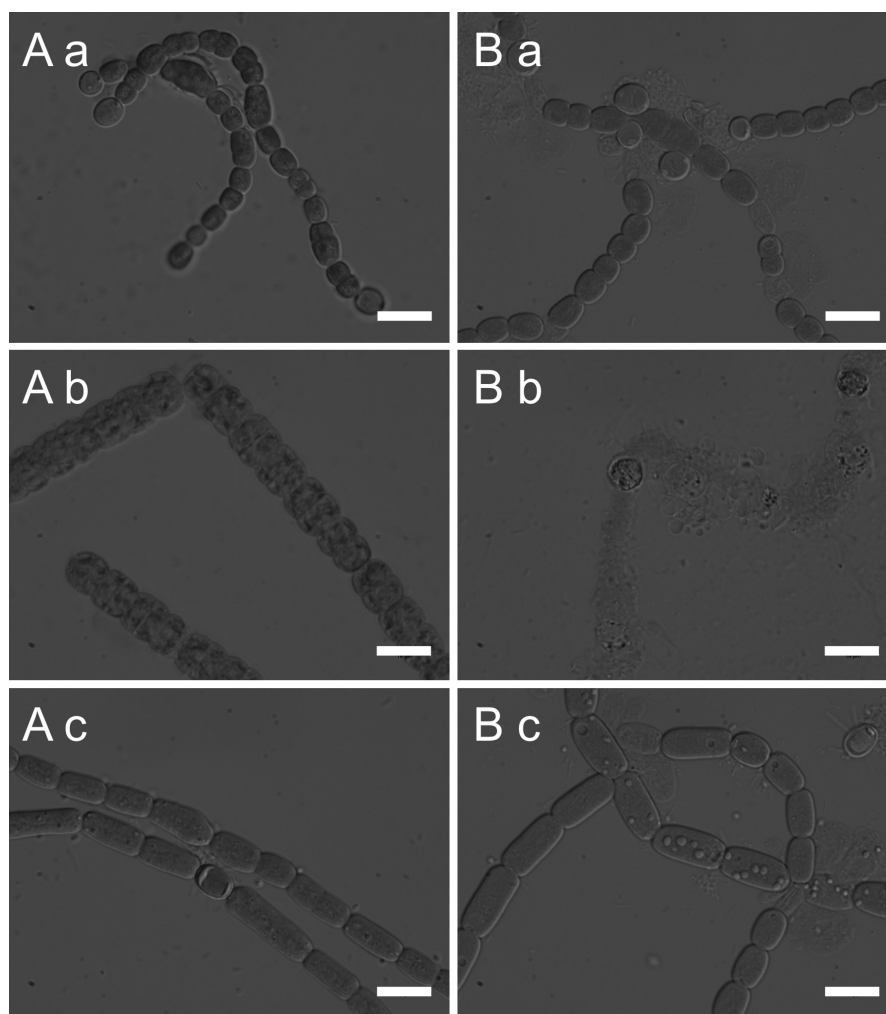
je ograniczanie rozwoju różnych gatunków najczęściej przez wpływanie na ich fizjologię. Takim przykładem jest np. hamowanie wzrostu komórek i procesu fotosyntezy (np. VON ELERT i JÜTTNER 1997, LEFLAIVE i TEN-HAGE 2007).

Hamowanie wzrostu oraz śmierć organizmu przez negatywne oddziaływanie produkowanych związków allelopatycznych jest stosunkowo szeroko rozpowszechnionym i najczęściej opisywanym sposobem ich roli u sinic i mikroglonów (GROSS 2003). Wtórne metabolity sinic zawierają szereg różnych związków, które mają działanie allelopatyczne. Mimo, że oddziaływania allelopatyczne wywołują również stymulowanie wzrostu poprzez wydzielanie hormonów, badania głównie skupiają się na aktywności hamującej wzrost i funkcje życiowe poszczególnych organizmów. W badaniach laboratoryjnych najczęściej wykorzystuje się testy glonowe, które mają za zadanie wykazać oddziaływanie allelopatyczne pomiędzy badanymi organizmami (np. SUIKKANEN i współaut. 2004, GANTAR i współaut. 2008, ANTUNES i współaut. 2012, ŻAK i KOSAKOWSKA 2012).

Również hamowanie fotosyntezy, podstawowego procesu fizjologicznego u konkurujących producentów pierwotnych, jest efektywną strategią obronną u wielu wodnych roślin naczyniowych, glonów i sinic (GROSS 2003). Dane literaturowe wskazują, że związki allelopatyczne wydzielane przez sinice wpływają na proces fotosyntezy (VON ELERT i JÜTTNER 1997) i jest to typowy sposób oddziaływania



Ryc. 2. Znane sposoby działania związków allelopatycznych na organizmy.



Ryc. 3. Przykładowe zmiany morfologiczne a) *Nostoc* sp., b) *Nodularia spumigena* i c) *Anabaena lemmermannii* zaobserwowane 7 dnia hodowli dla A) kontroli i B) po dodaniu przesączu otrzymanego z kultur sinicy *Synechococcus* sp. Skala = 10  $\mu$ m.

wśród przedstawicieli tej gromady. Związki allelopatyczne produkowane przez sinice są generalnie rozpuszczalne w rozpuszczalnikach organicznych, nierozpuszczalne w wodzie i mają niską masę cząsteczkową. Takie właściwości pomagają im w przenikaniu przez błony komórkowe, gdzie zachodzi proces fotosyntezy. Badania wykazały, że związki allelopatyczne wpływają głównie na PS II (VON ELERT i JÜTTNER 1997).

Niszczenie błon komórkowych oraz zmiany morfologiczne komórek są kolejnym możliwym sposobem działania związków allelopatycznych (Ryc. 3). GANTAR i współaut. (2008) zanotowali, że po dodaniu przesączu komórkowego, nici i komórki analizowanych organizmów były wyciągnięte, tworzyły granulaty lub były puste w środku. Obserwowano także fragmentację trychomów oraz wzrastającą liczbę heterocyst i inkluzji cytoplazmatycznych w komórkach badanych sinic. Trychomy były pozbawione koloru, po-

rozdzielane na fragmenty lub zdeformowane. Dodatkowo badania ultrastrukturalne wykazały degradację chloroplastów oraz zanik struktur komórkowych, łącznie z jądrem komórkowym (GANTAR i współaut. 2008). Z kolei w badaniach FISTAROL i współaut. (2004) obserwacje mikroskopowe wykazały, że przesącz z bruzdnicy *Alexandrium tamarense* powodował rozpad komórek, utratę pigmentacji, wzrost liczby pustych okryw komórek i formowanie cyst przetrwalnikowych u *Scripsiella trochoidea*.

Związki allelopatyczne mogą również ograniczać funkcjonowanie enzymów, hamować syntezę RNA i replikację DNA, powodować wzrost produkcji cyst przetrwalnikowych lub powodować utratę mobilności komórek docelowych (LEFLAIVE i TEN-HAGE 2007, GRANÉLI i współaut. 2008b). Jednakże w większości przypadków mechanizmy działania związków allelopatycznych pozostają wciąż nie dość dobrze poznane. Do-

tymczasowe rozpoznanie różnych sposobów oddziaływań allelopatycznych wskazuje, że potrzebną jest więcej badań, aby lepiej je scharakteryzować i poznać ich wpływ na organizmy występujące w tych samych zbiornikach wodnych.

#### ZNACZENIE ODDZIAŁYWAŃ ALLELOPATYCZNYCH W ŚRODOWISKU WODNYM

Oddziaływania allelopatyczne pomiędzy gatunkami budującymi fitoplankton poprzez wydzielanie wtórnych metabolitów mogą odgrywać istotną rolę w środowisku wodnym (SUIKKANEN i współaut. 2004). Skład, a szczególnie biomasa fitoplanktonu ma podstawowe znaczenie dla funkcjonowania sieci troficznej ekosystemów wodnych. Dlatego wytwarzanie aktywnych związków organicznych jest ważną adaptacją, dzięki której niektóre gatunki sinic i mikroglonów mogą osiągać przewagę konkurencyjną nad innymi organizmami (LEGRAND i współaut. 2003). Stwierdzono również, że zmiany w składzie i strukturze fitoplanktonu są uzależnione od składu związków allelopatycznych, wpływających na poszczególne organizmy poprzez ich całkowite eliminowanie, hamowanie, ale niekiedy też stymulowanie (FISTAROL i współaut. 2004, SUIKKANEN i współaut. 2004). Uważa się, że selektywne hamowanie lub stymulacja wzrostu poszczególnych gatunków może w istotny sposób przyczynić się do sukcesji fitoplanktonu w środowisku wodnym (LEGRAND i współaut. 2003).

Jak wspomniano wcześniej, wiele badań wskazuje, że allelopatia może być istotnym czynnikiem wpływającym również na formowanie się masowych zakwitów sinic i glonów w wielu słodkowodnych, brackich i morskich zbiornikach wodnych. Zjawisko szkodliwych zakwitów sinic i mikroglonów na świecie w ostatnich dekadach wzrosło znacząco (ALLEN i współaut. 2006). Masowy rozwój organizmów fitoplanktonowych przyczynia się do powstawania wielu zagrożeń ekologicznych i ekonomicznych. Problemy te związane są przede wszystkim z pogorszeniem jakości wody, wzmożoną zachorowalnością i śmiertelnością roślin i zwierząt, także człowieka, oraz stratami finansowymi związanymi z rybołówstwem i turystyką (ALLEN i współaut. 2006, GRANÉLI i HANSEN 2006). Niektóre z tych zakwitów powodują poważne problemy środowiskowe, a dobrym tego przykładem może być zakwit *Chrysochromulina polylepis* w Skandynawii w 1988 roku, który oddziaływał na faunę i florę na obszarze ponad 75 000 km<sup>2</sup> (GRANÉLI i HANSEN 2006). Masowe zakwity często powodują ograniczenie stężenia tlenu w wodach przydennych,

co również szkodliwie wpływa na organizmy bentosowe, dlatego negatywne konsekwencje ich powstawania są silnym bodźcem do intensywnych badań tego zjawiska.

W niektórych przypadkach autorzy szczegółowo opisali zjawisko formowania się zakwitów sinic spowodowane produkcją związków allelopatycznych (RENGEFORS i LEGRAND 2001, TAKAMO i współaut. 2003). KEATING (1977) po raz pierwszy zanotowała, że oddziaływania allelopatyczne mogą przyczynić się do zakwitów sinic w zeutrofizowanym jeziorze. Ponadto, często obserwowano negatywną korelację pomiędzy zakwitem czy występowaniem okrzemek a masowym rozwojem sinic. Wyniki takie zostały opisane przez LAFFORGUE i współaut. (1995), którzy podają, że niska notowana biomasa *Fragilaria crotonensis* w jeziorze Aydat w 1984 była prawdopodobnie efektem hamowania wzrostu przez zewnątrzkomórkowe metabolity, produkowane przez *Anabaena* sp. W eutroficznym jeziorze w Japonii stwierdzono, że sinica *Phormidium tenue* hamowała wzrost okrzemek przez produkcję związków allelopatycznych (TAKAMO i współaut. 2003). Również w eutroficznym Jeziorze Nezyderskim na pograniczu Austrii i Węgier często notowane są masowe zakwity sinic, które powodują silną redukcję występowania zielenic oraz zahamowanie wzrostu wielu innych gatunków fitoplanktonu (GÄTZ 1990). Podobne zmiany obserwowano w Dunaju, gdy dominowały sinice (SCHLEGEL i współaut. 1999). Efekt metabolitów produkowanych przez słodkowodną sinicę *Scytonema hofmanni* na wzrost sinic i zielenic był szczegółowo zbadany przez MASONA i współaut. (1982). Autorzy wykazali, że produkcja bioaktywnych związków przez gatunki charakteryzujące się powolnym tempem wzrostu, jak np. *S. hofmanni* jest strategią obronną przed dominacją innych organizmów, zdolnych do szybszego namnażania się. Dlatego oddziaływania allelopatyczne sinic mogą mieć znaczący wpływ na ekosystemy wodne i sukcesję fitoplanktonu oraz wyjaśniać częstą ich dominację w zbiornikach wodnych (SCHAGERL i współaut. 2002).

Odnutowano również, że niesinicowe gatunki fitoplanktonu, np. haptofity takie jak *Prymnesium parvum* czy *C. polylepis*, są zdolne do oddziaływań allelopatycznych i są odpowiedzialne za masowe zakwity w wielu rejonach świata. Zakwity *P. parvum* rozwijają się w morzu w rejonach przybrzeżnych i wodach słonawych, gdzie są zazwyczaj monogatunkowe, co wskazuje na występowanie allelopatii, bowiem jak stwierdzono, dominacja *P. parvum* nie może być wyjaśniona tylko samym tempem ich wzrostu (LARSEN i BRYANT 1998). Fakt, że *P. parvum* wykazuje większy allelopatyczny efekt na okrzemki

niż sinice, które zwykle mają swój zakwit po *P. parvum*, wskazuje na to, że wydzielane związki allelopatyczne umożliwiają im przewagę konkurencyjną (FISTAROL i współaut. 2003). Allelopatia może również rekompensować gatunkom brak naturalnej przewagi konkurencyjnej z powodu wolnego tempa pobierania przez nie składników pokarmowych. Stwierdzono przykładowo, że śludkowodna bruzdnica *Peridinium aciculiferum* przez produkcję związków allelopatycznych rekompensuje swoje większe zapotrzebowanie na składniki pokarmowe z powodu dużych rozmiarów komórek i to pomagało jej w tworzeniu masowych zakwitów (RENGEFORS i LEGRAND 2001). Z opisanych w tym podrozdziale przykładów wynika, że gatunki zdolne do produkcji związków allelopatycznych mogą osiągać istotną przewagę konkurencyjną, co przyczynia się do sukcesji gatunkowej, notowanej w środowisku wodnym (WOLFE 2000).

#### Streszczenie

Termin "allelopatia" został wprowadzony do nauki w 1937 r. przez austriackiego profesora Hansa Molischa. Użył on pojęcia allelopatii do określenia wzajemnego oddziaływania pomiędzy organizmami roślinnymi poprzez wydzielanie związków chemicznych. W 1996 r. International Allelopathy Society poszerzyło tę definicję, wskazując, że jest to każdy proces, w którym substancje chemiczne wydzielane przez jedne organizmy oddziałują na rozwój innych gatunków roślinnych i zwierzęcych. Oddziaływanie allelopatyczne może być istotnym czynnikiem wpływającym na formowanie się masowych zakwitów sinic i mikroglonów w wielu zbiornikach wodnych. Zakwity tych organizmów w ostatnich dziesięcioleciach znacznie się nasiliły i stanowią dziś poważny problem ekologiczny i ekonomiczny. Dostarczenie nowych informacji na temat sposobu i zakresu oddziaływania allelopatycznego sinic i mikroglonów może mieć ważne znaczenie dla pełniejszego zrozumienia nasilającego się na całym świecie zjawiska masowych zakwitów tych organizmów w wielu ekosystemach wodnych

#### LITERATURA

- AKEHURST S. C., 1931. *Observations on pond life, with special reference to the possible causation of swarming of phytoplankton*. J. Royal Micr. Soc. 9, 1-48.
- ALLEN J. I., ANDERSON D., BURFORD M., DYHRMAN S., FLYNN K., GLIBERT P. M., GRANÉLI E., HEIL C., SELLNER K., SMAYDA T., ZHOU M., 2006. *Global ecology and oceanography of harmful algal blooms, harmful algal blooms in eutrophic systems*. [W:] GEOHAB report 4. GLIBERT P. (red.). IOC and SCOR, France and Baltimore, MD, USA, 1-74.
- ANTUNES J. T., LEÃO P. N., VASCONCELOS V. M., 2012. *Influence of Biotic and Abiotic Factors on the Allelopathic Activity of the Cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* Strain LEGE 99043*. Microb. Ecol. 64, 584-592.
- BERRY J., 2011. *Marine and freshwater microalgae as a potential source of novel herbicides*. [W:] *Herbicides and Environment*. KORTEKAMP A. (red.). Croatia, In Tech, 705-734.
- 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., SELANDER E., HUMMERT C., STOLTE W., GRANÉLI E., 2004. *Allelopathy in *Alexandrium* spp.: effect on a natural plankton community and on algal monocultures*. Aquat. Microb. Ecol. 35, 45-56.
- GANTAR M., BERRY J. P., THOMAS S., WANG M., PEREZ R., REIN K. S., KING G., 2008. *Allelopathic activity among cyanobacteria and microalgae isolated from Florida freshwater habitats*. FEMS Microbiol. Lett. 64, 55-64.
- GÄTZ N. 1990. *Untersuchungen zur Stickstoff- und Phosphor-Versorgung von *Microcystis aeruginosa* Kütz. und *Microcystis flos-aquae* (Wittr.) Kirchn. im Neusiedlersee*. na.
- GRANÉLI E., HANSEN P. J., 2006. *Allelopathy in harmful algae: a mechanism to compete for resources?* [W:] *Ecology of harmful algae*. GRANÉLI E., TURNER J. (red.). Ser. Ecol. Stud. 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., WEBERG M., SALOMON P. S., 2008b. *Harmful algal blooms of allelopathic microalgal species: The role of eutrophication*. Harmful Algae 8, 94-102.
- GREGOR J., JANČULA D., MARŠÁLEK B., 2008. *Growth assays with mixed cultures of cyanobacteria and algae assessed by in vivo fluorescence: One step closer to real ecosystems?* Chemosphere 70, 1873-1878.
- GROSS E. M., 2003. *Allelopathy of aquatic autotrophs*. Crit. Rev. Plant Sci. 22, 313-339.
- HAIRSTON N. G., HOLTMEIER C. L., LAMPERT W., WEIDER L. J., POST D. M., FISCHER J. M., CACERES C. E., FOX J. A., GAEDKE U., 2001. *Natural selection for grazer resistance to toxic cyanobacteria: evolution of phenotypic plasticity?* Evolution 55, 2203-2214.
- IAS, 1996. *First world congress on allelopathy. A science for the future*. Accessed 2007-10-30. <http://www-ias.uca.es/bylaws.htm#CONSTI>.
- INDERJIT, DAKSHINI K. M. M., 1994. *Algal allelopathy*. Bot. Rev. 60, 182-197.
- KEATING K. I., 1977. *Allelopathic influence on blue-green bloom sequence in a eutrophic lake*. Science 196, 885-887.
- LAFFORGUE M., SZELIGIEWICZ W., DEVAUX J., POULIN M., 1995. *Selective mechanisms controlling algal succession in Aydat Lake*. Water Sci. Technol. 32, 117-127.
- LARSEN A., BRYANT S., 1998. *Growth and toxicity in *Prymnesium parvum* and *Prymnesium patelliferum* (Haptophyta) in response to changes in salinity, light and temperature*. Sarsia 83, 409-418.
- LEFLAIVE J., TEN-HAGE L., 2007. *Algal and cyanobacterial secondary metabolites in freshwaters: a comparison of allelopathic compounds and toxins*. Freshwat. Biol. 52, 199-214.
- LEGRAND C., RENGEFORS K., FISTAROL G. O., GRANÉLI E., 2003. *Allelopathy in phytoplankton - biochemical, ecological and evolutionary aspects*. Phycologia 42, 406-419.
- MASON C. P., EDWARDS, K. R., CARLSON, R. E., PIGNALELLO, J., GLEASON, F. K., WOOD, J. M., 1982. *Isolation of a chlorine-containing antibi-*

- otic from the freshwater cyanobacterium Scytonema hofmanni*. Science 215, 400-402.
- MOLISCH H., 1937. *Der Einfluss einer Pflanze auf die andere: Allelopathie*. Fischer Verlag, Jena.
- RENGEFORS K., LEGRAND C., 2001. *Toxicity in Peridinium aciculiferum – an adaptive strategy to outcompete other winter phytoplankton?* Limnol. Oceanogr. 46, 1990-1997.
- RICE E. L. 1979. *Allelopathy-an update*. Bot. Rev. 45, 15-109.
- 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.
- SCHLEGEL I., DOAN N. T., DE CHAZAL N., SMITH G. D., 1999. *Antibiotic activity of new cyanobacterial isolates from Australia and Asia against green algae and cyanobacteria*. J. Appl. Phycol. 10, 471-479.
- SCHMIDT L. E., HANSEN P. J., 2001. *Allelopathy in the prymnesiophyte Chrysochromulina polylophos: effect of cell concentration, growth phase and pH*. Mar. Ecol. Progr. Ser. 216, 67-81.
- 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.
- 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.
- TAKAMO K., IGARASHI S., MIKAMI H., HINO S., 2003. *Causation of reversal simultaneity for diatom biomass and density of Phormidium tenue during the warm season in eutrophic Lake Barato, Japan*. Limnology 4, 73-78.
- VON ELERT E., JÜTTNER F., 1997. *Phosphorus limitation and not light controls the extracellular release of allelopathic compounds by Trichormus doliolum (Cyanobacteria)*. Limnol. Oceanogr. 42, 1796-1802.
- WOLFE G.V., 2000. *The chemical defense ecology of marine unicellular plankton: Constraints, mechanisms, and impacts*. Biol. Bull. 198, 225-244.
- YAMASAKI Y., NAGASOE S., MATSUBARA T., SHIKATA T., SHIMASAKI Y., OSHIMA Y., HONJO T., 2007. *Allelopathic interactions between the bacillariophyte Skeletonema costatum and the raphidophyte Heterosigma akashiwo*. Mar. Ecol. Progr. Ser. 339, 83-92.
- ŻAK A., KOSAKOWSKA A., 2015. *The influence of extracellular compounds produced by selected Baltic cyanobacteria, diatoms and dinoflagellates on growth of green algae Chlorella vulgaris*. Estuar. Coastal Shelf Sci. 167, 113-118.

## KOSMOS Vol. 66, 2, 217-224, 2017

SYLWIA ŚLIWIŃSKA-WILCZEWSKA, ADAM LATAŁA

Laboratory of Marine Plant Ecophysiology, Institute of Oceanography, University of Gdansk, Al. M. Piłsudskiego 46, 81-378 Gdynia,  
E-mail: ocessl@ug.edu.pl

### ALLELOPATHIC INTERACTIONS OF CYANOBACTERIA AND MICROALGAE IN AQUATIC ECOSYSTEM

The term "allelopathy" was introduced to science in 1937 by Hans Molisch, who used the concept of allelopathy to identify negative impact of chemicals secreted by a plant on the growth of other neighboring plants. In 1996, the International Allelopathy Society has broadened the meaning of allelopathy as any inhibitory or stimulatory process in which chemical substances secreted by various organisms interact with their ecosystem. Allelopathy may be one of the factors contributing to formation and maintenance of cyanobacterial and algal blooms, which strongly affect coastal marine ecosystems and cause economic problems for commercial aquaculture. A better understanding of the complexity and nature of underlying allelopathic interactions may help to explain the emergence of massive blooms of cyanobacteria and algae in many aquatic ecosystems.

Key words: allelopathy, aquatic environment cyanobacteria, massive blooms microalgae