

JAKUB MACULEWICZ, 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*

EKSPANSJA PIKOPLANKTONOWYCH SINIC W EKOSYSTEMACH WODNYCH

ODKRYWANIE ZNACZĄCEJ ROLI PIKOPLANKTONOWYCH SINIC W ŚRODOWISKU WODNYM

Pikoplankton to termin służący do określenia najdrobniejszej frakcji planktonu o wielkości komórek mieszczącej się w granicach 0,2–2,0 μm (JAKUBOWSKA i SZELAĞ-WASIELEWSKA 2015). Grupa ta zawiera zarówno hetero-, jak i autotroficzne organizmy. Wśród autotroficznego pikoplanktonu wyróżnia się: eukariotyczne zielenice, okrzemki, pikobilifity, czyli organizmy eukariotyczne zawierające barwniki fikobilinowe, które nie zostały zaklasyfikowane do żadnej gromady, a także prokariotyczne sinice (STOCKNER 1988, CALLIERI i STOCKNER 2002, NOT i współaut. 2007).

Autotroficzny pikoplankton stanowi nadal słabo poznaną część ekosystemów wodnych. Przed odkryciem masowego występowania pikoplanktonowych sinic w oceanach przez JOHNSON i SIEBURTH (1982) oraz WATERBURY i współaut. (1979) istniały tylko przypadkowe doniesienia o małych, rozmiarem przypominających pikoplankton sinicach i zielenicach w słodkowodnych i morskich ekosystemach. Pierwsze doniesienia dotyczące pikoplanktonu pochodzą z początków lat 60. XX w., kiedy DREWS i współaut. (1961) w eutroficznych stawach w okolicach Lipska opisali masowe występowanie jednokomórkowych sinic o wielkości mieszczącej się w granicach 1–3 μm . Z kolei obecność drobnych glonów o wielkości bakterii, odpowiedzialnych za produkcję pierwotną w Loch Leven, stwierdzili BAILEY-WATTS i współaut. (1968). W połowie lat 60. i 70. w Oceanie

Indyjskim i Morzu Barentsa STOCKNER i ANTIA (1986) stwierdzili występowanie przedstawicieli fotosyntetyzującego fitoplanktonu o rozmiarach mniejszych od 3 μm . Były to jednak tylko incydentalne dane wskazujące na obecność tych organizmów, a nie szczegółowe badania. Dopiero w końcu lat 70. równocześnie WATERBURY i współaut. (1979), w Morzu Arabskim i Pacyfiku, oraz JOHNSON i SIEBURTH (1982), w Oceanie Atlantyckim, zidentyfikowali i scharakteryzowali przy użyciu mikroskopu elektronowego bogate w barwniki fikobilinowe pikoplanktonowe sinice. Od 1982 r. ilość doniesień o występowaniu pikoplanktonu znacznie wzrosła. Pierwsza praca opisująca na szeroką skalę udział i znaczenie tych organizmów w oceanicznych sieciach troficznych została opublikowana przez CHISHOLM i współaut. (1988), natomiast obecnie są one identyfikowane we wszystkich głównych morzach i oceanach świata (CALLIERI 2010).

Obecność pikoplanktonu, a także jego udział w biomacie i produkcji był przez długi czas pomijany w badaniach nad strukturą i funkcjonowaniem ekosystemów wodnych. Wynikało to z małych rozmiarów osiągniętych przez tę frakcję planktonu i trudności w identyfikowaniu tych komórek przy zastosowaniu mikroskopu świetlnego i innych ówczesnych metod badawczych. Badania nad tą grupą organizmów rozwijały się powoli, jednak zastosowanie nowoczesnych technik, takich jak mikroskopia epifluorescencyjna, mikroskopia elektronowa, cytometria przepływowa oraz inne metody biologii molekularnej, pozwoliło na poszerzenie

wiedzy o autotroficznym pikoplanktonie (JAKUBOWSKA i SZELAĞ-WASIELEWSKA 2015).

Cechy morfologiczne organizmów pikoplanktonowych nie są wystarczająco wyraźne, aby zapewnić podstawy do rozróżniania poszczególnych taksonów. Pierwotnie, klasyfikacja opierała się głównie na obserwacjach fizjologicznych (RIPPKA 1988). Badania ultrastrukturalne i metody molekularne znacząco rozszerzyły kryteria ich klasyfikacji. Zdefiniowanie gatunków prokariotycznych nie jest łatwe, dlatego obecnie badania nad bioróżnorodnością tych mikroorganizmów skupiają się na analizach dystansu genetycznego kładów i szczepów na drzewach filogenetycznych, rzadziej biorąc pod uwagę różnice morfologiczne. Rzeczywista pozycja taksonomiczna może zostać błędnie określona ze względu na morfologiczną plastyczność tych organizmów. W związku z tym, niezbędnym jest, aby zawsze analizować zarówno fenotypy, jak i genotypy, w celu określenia, czy podobieństwo fenotypowe jest wynikiem bliskiego pokrewieństwa filogenetycznego, czy rezultatem ewolucji konwergentnej, która polega na wykształceniu podobnych cech, np. morfologicznych, u organizmów, które nie są ze sobą blisko spokrewnione (CALLIERI 2010).

Sinice pikoplanktonowe cechują się szybkim tempem wzrostu, ale również dużą presją ze strony konsumentów (CALLIERI i STOCKNER 2002). W związku z niewielkim rozmiarem sinice pikoplanktonowe stanowią główne źródło pożywienia dla nanoplanktonowych pierwotniaków i większych organizmów zooplanktonowych (JYOTHIBABU i współaut. 2013). Zgodnie z doniesieniami SOROKIN i współaut. (2004), pikoplankton może stanowić w pewnych sytuacjach nawet do 98% biomasy i produkcji fitoplanktonu. Stanowiąc tak dużą część fitoplanktonu, organizmy pikoplanktonowe wpływają nie tylko na skład i ilość materii, ale także na energię przepływającą na wyższe poziomy troficzne (PARVATHI i współaut. 2014). W powierzchniowych warstwach wody liczebność sinic pikoplanktonowych waha się od kilku do kilkuset tysięcy, a czasem nawet kilku milionów komórek w 1 ml (PARVATHI i współaut. 2014, SOROKIN i DALLOCCIO 2008). Duża liczebność i wysoka aktywność metaboliczna autotroficznego pikoplanktonu sprawia zatem, że organizmy te są niezwykle istotne dla ekologicznej stabilności ekosystemów wodnych (SÁNCHEZ-BARACALDO i współaut. 2008).

WYSTĘPOWANIE SINIC PIKOPLANKTONOWYCH

Organizmy pikoplanktonowe stanowią bardzo ważną część pelagicznego planktonu

i odgrywają istotną rolę w funkcjonowaniu ekosystemów wodnych. Autotroficzny pikoplankton występuje zarówno w wodach słodkich, słonawych, jak i w słonych morzach i oceanach (CALLIERI 2010, SOROKIN i ZAKUSKI-NA 2010, MAZUR-MARZEC i współaut. 2013), a sinice z rodzaju *Synechococcus* są często dominującą grupą pikoplanktonu w tych ekosystemach (JASSER 2006). Badania wykazały, że pikoplankton zazwyczaj dominuje w mało produktywnych, oligotroficznych ekosystemach wód oceanicznych. Jednak występuje on także w dużych ilościach w bardziej produktywnych wodach morskich i zbiornikach słodkowodnych. Pomimo małego rozmiaru, sinice pikoplanktonowe mogą stanowić nawet 80% biomasy sinic oraz odpowiadać za 50% produkcji pierwotnej podczas letniego zakwitania sinicowego (STAL i współaut. 2003). JOINT i współaut. (1986) oraz STOCKNER (1988) w swoich badaniach nad sezonowymi zmianami występowania sinicowego pikoplanktonu wykazali, że maksimum produkcji i biomasy tych organizmów w wodach morskich strefy umiarkowanej występuje w środku lata, w sierpniu. Podobne sezonowe zmiany produkcji były obserwowane przez STOCKNER (1988) w wodach kanadyjskich oraz przez HOPCROFT i ROFF (1991) badających pikoplankton w tropikalnych rejonach Oceanu Spokojnego. W naturalnym środowisku powszechne są intensywne sezonowe fluktuacje powodujące zmianę zarówno składu gatunkowego, struktury, jak i liczebności sinic pikoplanktonowych (CALLIERI 2010, CALLIERI i współaut. 2012). Liczebność i biomasa autotroficznego pikoplanktonu zależy od warunków środowiskowych i trofii wody (STOCKNER 1991), a światło i temperatura odgrywają kluczową rolę w występowaniu autotroficznego pikoplanktonu i są głównymi czynnikami powodującymi, że może on występować zarówno na większych głębokościach, jak i w wodach przybrzeżnych. Tak szerokie występowanie jednoznacznie potwierdza, że organizmy pikoplanktonowe mogą odgrywać bardzo istotną rolę w wielu ekosystemach wodnych (JASSER 2006).

CHARAKTERYSTYKA MORFOLOGICZNA I FIZJOLOGICZNA PIKOPLANKTONOWYCH SINIC

Sinice pikoplanktonowe to zazwyczaj formy jednokomórkowe, ale mogą pojawiać się również w mikrokoloniach (CALLIERI 2010). W wodzie morskiej jednokomórkowce są najczęściej reprezentowane przez organizmy z rodzajów *Prochlorococcus* i *Synechococcus*. Natomiast w wodach słodkich zróżnicowanie sinic pikoplanktonowych jest większe i obejmuje takie rodzaje, jak np. *Aphanocapsa*, *Aphanothece* i *Cyanobium* (CALLIERI 2010).

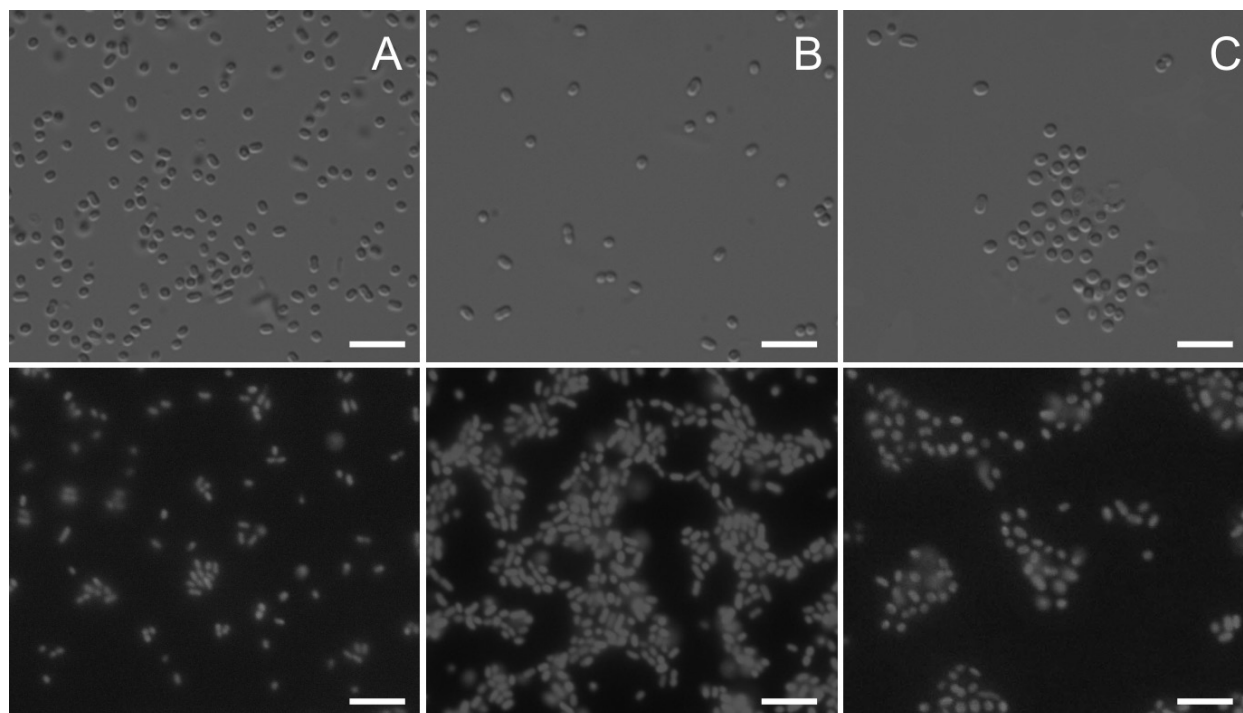
Pikoplankton ze względu na strukturę komórkową można podzielić na: eukariotyczny i prokariotyczny. Ze względu na swoje małe rozmiary, identyfikacja autotroficznego pikoplanktonu wymaga badań na transmisyjnym mikroskopie elektronowym i analiz w mikroskopie epifluorescencyjnym. W przeciwieństwie do heterotroficznych bakterii i pierwotniaków, sinice mają zdolności do autofluorescencji (JASSER 1993). Sinice pikoplanktonowe bogate w fikoerytrynę są dobrze odróżnialne od zielenic, ponieważ podczas zastosowania specjalnych filtrów fluoryzują na kolor żółto-pomarańczowy. Natomiast sinice zawierające fikocyjaninę są nierozróżnialne, gdyż ich widzialne spektrum nie różni się od fluoryzujących na czerwono zielenic i innych mikrogolonów zawierających w swoich komórkach głównie barwniki chlorofilowe (JASSER 1993). Dlatego badania w mikroskopie fluorescencyjnym umożliwiają wstępny podział organizmów na eukariotyczne i prokariotyczne, jednak dokładna analiza taksonomiczna pikoplanktonu wymaga użycia mikroskopu elektronowego (FAHNENSTIEL i współaut. 1986). Z powodu bardzo małych rozmiarów wciąż istnieją duże trudności z identyfikacją organizmów pikoplanktonowych, a liczba dobrze opisanych taksonów jest stale niewielka.

W części badań wyróżnia się dwa morfotypy *Synechococcus* sp., charakteryzujące się różną wielkością i składem barwników

fotosyntetycznych. Niektóre szczepy tej pikoplanktonowej sinicy mają w komórkach dużą zawartość fikocyjaniny, dlatego ich kolor jest zielony (PHILIPS i współaut. 1999). Z kolei drugi typ wyizolowanych komórek, bogatych w fikoerytrynę, charakteryzuje się pomarańczowo-czerwoną barwą i większym rozmiarem niż szczep zielony (MURRELL i LORES 2004). Ponadto wydaje się, że w niektórych ekosystemach te dwa szczepy mogą mieć różne preferencje zasoleniowe. Komórki bogate w fikocyjaninę dominują w słodkich i słonawych, natomiast ich stosunek do komórek bogatych w fikoerytrynę spada w wysokim zasoleniu.

Badania pikoplanktonu w Morzu Bałtyckim wskazują natomiast, że występują 3 morfologicznie odmienne szczepy dominującej sinicy *Synechococcus* sp. W zależności od zawartości barwników fotosyntetycznych wyróżnia się szczep czerwony, bogaty w fikoerytrynę, szczep zielony, bogaty w fikocyjaninę oraz szczep brązowy, który również jest bogaty w fikoerytrynę, a dodatkowo zawiera fikourobilinę (HAVERKAMP i współaut. 2009) (Rys. 1).

Barwnikami stwierdzonymi w komórkach sinic pikoplanktonowych są chlorofil *a*, chlorofil *b*, unikalny dla rodzaju *Prochlorococcus*, i barwniki fikobilinowe. Natomiast zeaksantyna jest dominującym karotenoidem, stanowiącym od 40 do 80% wszystkich barwników karotenoidowych (STRANSKY i HAGER 1970). Obecność zeaksantyny w komórkach pikoplanktonowych sinic można traktować



Ryc. 1. Bałtyckie szczepy pikoplanktonowej sinicy *Synechococcus* sp. A) szczep czerwony; B) szczep zielony; C) szczep brązowy (górne zdjęcia spod mikroskopu świetlnego, dolne spod mikroskopu epifluorescencyjnego; skala = 5 μ m).

jako ich cechą identyfikacyjną, szczególnie w środowisku morskim (GUILLARD i współaut. 1985). U pikoplanktonowych sinic wyróżniane są trzy główne typy barwników fikobilinowych: fikoerytryna, fikocyjanina i allofikocyjanina, które absorbują kolejno: światło zielone, żółto-pomarańczowe i czerwone. W licznych morskich szczepach *Synechococcus* została stwierdzona ponadto fikourobilina, rozszerzająca spektrum absorpcji sinic zawierających fikoerytrynę o promieniowanie niebieskie (JASSER 1993). U eukariotycznego pikoplanktonu skład barwników zapewnia lepszy wzrost i wydajność fotosyntezy w osłabionym, niebiesko-fioletowym świetle w dolnej warstwie strefy eufotycznej, podczas gdy bogate w fikoerytrynę komórki *Synechococcus* sp. są znajdowane w większych głębokościach, przy dominującym świetle zielonym (STOCKNER 1988). Ponadto, dane literaturowe wskazują, że w warunkach hodowlanych, niektóre szczepy pikoplanktonowych fotoautotrofów wykazywały zdolność do przetrwania i ponownego wzrostu po okresie 24 tygodni całkowitej ciemności (ANTIA i CHENG 1970). Stwierdzenie to jest zgodne z obserwacjami PLATTA i współaut. (1983), którzy odkryli, że pikoplankton z wschodniego Pacyfiku, pochodzący z głębokości 1000 m, zachował zdolność do aktywnej fotosyntezy.

Oprócz wspomnianych powyżej barwników fotosyntetycznych, organizmy pikoplanktonowe wykształciły inne adaptacje, które pozwalają im na dominowanie w niszach niedostępnych dla pozostałych fotoautotrofów. Sinice pikoplanktonowe mogą skutecznie unosić się w wodzie, pomimo braku wakuoli gazowych, co wynika bezpośrednio z ich wyjątkowo małych rozmiarów. Dzięki drobnym wymiarom, pikoplanktonowe sinice posiadają także bardzo korzystny, wysoki stosunek powierzchni komórki do jej objętości. Umożliwia to szybsze tempo pobierania substancji pokarmowych przez pikoplankton, w porównaniu do większych komórek fitoplanktonu (SUTTLE i HARRISON 1986). Dlatego organizmy pikoplanktonowe, zwłaszcza w wodach oligotroficznymi, mogą skutecznie konkurować z większymi organizmami autotroficznymi i determinować produkcję pierwotną całych ekosystemów (RICHARDSON i JACKSON 2007).

WTÓRNE METABOLITY PIKOPLANKTONOWYCH SINIC I ICH WPLYW NA ŚRODOWISKO WODNE

Sinice pikoplanktonowe należą do organizmów produkujących toksyny i inne szkodliwe wtórne metabolity, zwane często związkami allelopatycznymi (JAKUBOWSKA i SZELĄG-WASIELEWSKA 2015, ŚLIWIŃSKA-WILCZEWSKA i

współaut. 2016). Organizmy te są również zdolne do wydzielania szkodliwych związków, będących przedmiotem bioakumulacji i biomagnifikacji (MAZUR-MARZEC 2006). W związku z tym, ich szkodliwy wpływ na otoczenie może dotyczyć kolejnych ogniw łańcucha troficznego, a w konsekwencji również ludzi (COX i współaut. 2003). Badania, w których podjęto próbę detekcji genów odpowiedzialnych za biosyntezę toksyn wśród sinic pikoplanktonowych, wciąż są mało zaawansowane. Dowiedziono jednak, że w obrębie jednego gatunku sinicy mogą występować szczepy zarówno toksyczne, jak i nietoksyczne (NEILAN 2002). Najnowsze doniesienia literaturowe wskazują, że sinice pikoplanktonowe, w tym kilka szczepów *Synechococcus* sp., a także *Synechocystis* sp. i *Aphanocapsa* sp., syntetyzują 2-metylizoborneol (MIB) oraz geosmin (1,2,7,7-tetrametyl-2-norbomeol) (GSM), wtórne metabolity o intensywnym smaku i zapachu (JOURNEY i współaut. 2013, JAKUBOWSKA i SZELĄG-WASIELEWSKA 2015). MIB jest produkowany i wydzielany w trakcie cyklu komórkowego, podczas gdy geosmin jest uwalniany w dużej ilości dopiero po śmierci komórek. Z kolei wydzielanie toksycznych mikrocystyn przez gatunki pikoplanktonowe zostało wykazane po raz pierwszy w 1999 r., a związki te wyizolowano wówczas z sześciu szczepów sinic pikoplanktonowych z północnej Brazylii. Cztery z nich zostały zidentyfikowane jako kolonijne *Aphanocapsa cumulus* (KOMAREK 1996). Natomiast pozostałe dwa szczepy formowały luźno rozproszone komórki, przez co ich pewna klasyfikacja była niemożliwa. Również BLAHA i MARSIALEK (1999) potwierdzili toksyczność w kulturach pikoplanktonowych sinic *Synechococcus nidulans*, *Cyanobium rubescens* i *Cyanobacterium cedrorum*. Późniejsze badania udowodniły także uwalnianie mikrocystyn przez morski szczep *Synechococcus* sp., wyizolowany z Oceanu Spokojnego w okolicach wybrzeża Kalifornii. Inne doniesienia literaturowe wykazały również syntezę i wydzielanie innej neurotoksyny 3-Metyloamino-L-alaniny (BMAA) przez słodkowodny szczep *Synechococcus* sp. (COX i współaut. 2003). Przy pomocy chromatografii cieczowej wykryto także inne, niezidentyfikowane hepato- oraz cytotoksyczne związki. Natomiast doniesienia potwierdzające wydzielanie nodularyny przez organizmy pikoplanktonowe wciąż pozostają niepotwierdzone, a badania na ten temat są niewystarczające (JAKUBOWSKA i SZELĄG-WASIELEWSKA 2015). Z kolei ŚLIWIŃSKA-WILCZEWSKA i współaut. (2016) wykazali, że bałtycki szczep *Synechococcus* sp. zdolny jest do wydzielania niezidentyfikowanych związków allelopatycznych, które miały

negatywny wpływ na współtowarzyszące gatunki mikroglonów.

Pomimo dużego znaczenia ekologicznego sinic z rodzaju *Synechococcus*, wiedza na temat ich toksycznego i szkodliwego działania na inne organizmy jest bardzo ograniczona. Szczepy pikoplanktonowych sinic wyizolowane z wód przybrzeżnych Portugalii zdolne są do produkowania substancji o działaniu neurotoksycznym, co potwierdziły badania na myszach. W doświadczeniach zanotowano obniżone tempo respiracji oraz zaburzenia równowagi u zwierząt poddanych działaniu pikoplanktonowych sinic z rodzaju *Synechococcus* i *Synechocystis* (MARTINS i współaut. 2008). Część szczepów pikoplanktonowych sinic wyizolowanych z portugalskich wód negatywnie wpływała również na bezkręgowce, jednak związki odpowiedzialne za to działanie nie zostały zidentyfikowane (MARTINS i współaut. 2007). Aktualne badania wykazały również, że niektóre szczepy *Synechococcus* sp. mogą powodować zahamowanie wzrostu kręgowców, co może być efektem wydzielania toksyn lub innych wtórnych metabolitów (LEAO i współaut. 2012, PAZ-YEPES i współaut. 2013). Najnowsze prace sugerują, że sinice pikoplanktonowe z rodzaju *Synechococcus* mogą przyczyniać się także do zmian behawioralnych i zaburzeń lokomocyjnych u kręgowców. W pracy opublikowanej przez HAMILTON i współaut. (2014) przeanalizowano wpływ *Synechococcus* sp. na ryby z gatunku *Embiotoca jacksoni*. Doświadczenia laboratoryjne wykazały, że organizmy wystawione na bezpośredni kontakt z sinicami cechowały się obniżoną mobilnością, poruszając się znacznie wolniej oraz więcej czasu spędzając w bezruchu. Ponadto, badane ryby preferowały ciemne strefy zbiorników eksperymentalnych, co może być efektem stresu oraz wynikać z poszukiwania schronienia przed negatywnym wpływem *Synechococcus* sp. Sugeruje się, że takie zmiany mogą być wynikiem działania toksyn, które wchłaniane są poprzez skrzela, a następnie przekraczają barierę krew-mózg, zaburzając funkcjonowanie układu nerwowego. Przeprowadzone eksperymenty wykazały ponadto, że powrót do zbiorników z czystą wodą powodował stopniowy zanik negatywnych efektów ekspozycji na bezpośrednie oddziaływanie sinic z rodzaju *Synechococcus*. Może to oznaczać, że związki produkowane przez *Synechococcus* sp. prowadzą do obniżenia kondycji kręgowców i zaburzeń behawioralnych, jednak nie wywołują trwałych zmian w organizmach. W rezultacie można przypuszczać, że masowe zakwity *Synechococcus* sp. mogą wiązać się z negatywnymi, aczkolwiek relatywnie krótkotrwałymi, przejściowymi skutkami dla środowiska wodnego.

Z kolei w badaniach przeprowadzonych przez MARTINS i współaut. (2008) analizowano wpływ ekstraktów z różnych szczepów *Synechococcus* sp. na grzyby oraz Gram-dodatnie i Gram-ujemne bakterie. W pracy wykazano, że badane ekstrakty negatywnie wpływały na bakterie Gram-dodatnie, podczas gdy nie zaobserwowano żadnych zmian w przypadku grzybów oraz bakterii Gram-ujemnych. Ponadto, testom cytotoksycznym poddano także szczurze komórki wątroby (hepatocyty) i ludzkie białe krwinki (monocyty). Uzyskane wyniki wykazały intensywny wpływ ekstraktów na monocyty i nieznaczny, szkodliwy efekt w przypadku hepatocytów, co może wskazywać, że badane sinice produkują substancje toksyczne w małych ilościach, albo oddziaływanie tych substancji jest niezbyt silne. Autorzy sugerowali jednak, że działanie na hepatocyty może być spowolnione, a zmiany w tych komórkach mogą intensywnie objawiać się dopiero po dłuższym czasie ekspozycji. Również wcześniejsze badania przeprowadzone na morskich sinicach wyizolowanych ze skalistych wybrzeży Portugalii wykazały, że szczepy z rodzajów *Aphanotece*, *Synechococcus* i *Synechocystis* wywoływały toksyczne efekty u ssaków, morskich bezkręgowców, a także zahamowanie wzrostu u Gram-dodatnich bakterii oraz cytotoksyczność u ludzkich linii komórkowych (MARTINS i współaut. 2007, 2008; SELHEIM i współaut. 2005). W innych przeprowadzonych badaniach wykazano, że pikoplanktonowe sinice z rodzaju *Cyanobium* i *Synechococcus* powodowały toksyczność ostrą u naupliusa *Artemia salina*. Należy podkreślić, że najsilniejszy efekt toksyczny zanotowano w przypadku roztworów wodnych, co sugeruje, że toksyny produkowane przez badane organizmy rozpuszczają się w wodzie (FRAZÃO i współaut. 2010).

ZAKWITY PIKOPLANKTONOWYCH SINIC

W określonych warunkach środowiskowych, populacje niektórych gatunków sinic i mikroglonów mogą osiągać dużą gęstość, a w konsekwencji niekorzystnie oddziaływać na inne organizmy poprzez wytwarzanie dużej biomasy i, niekiedy, produkcję szkodliwych wtórnych metabolitów lub przyczynianie się do powstawania warunków beztlenowych w środowisku. To zjawisko, określane jako masowe zakwity, może dotyczyć zarówno morskich, jak i słodkowodnych gatunków, np. sinic, bruzdnic czy okrzemek (LANDSBERG 2002). Dotychczasowe dane na temat zakwitów wywoływanych przez sinie pikoplanktonowe dotyczą głównie organizmów z rodzaju *Synechococcus*.



Ryc. 2. Akweny, w których odnotowano masowe występowanie sinic pikoplanktonowych.

Sinice z rodzaju *Synechococcus* występują licznie w całym oceanie światowym, stanowiąc ważne ogniwo sieci troficznej i podstawę produkcji pierwotnej w strefach przybrzeżnych (FLOMBAUM i współaut. 2013). Rodzaj *Synechococcus* jest zróżnicowany ekologicznie i genetycznie, a w jego skład wchodzi wiele kładów i gatunków (AHLGREN i ROCAP 2012). Najlepiej poznano cztery kłady z rodzaju *Synechococcus*, w tym kłady I i IV, dominujące w wodach przybrzeżnych strefy umiarkowanej. Kład IV cechuje się większą częstością występowania w normalnych warunkach, natomiast w trakcie zakwitów dominujący staje się kład I (TAI i PALENIK 2009, TAI i współaut. 2011).

Pomimo ścisłego związku *Synechococcus* sp. z otwartymi wodami oceanicznymi, obecnie pojawia się coraz więcej informacji o znaczącej jego roli w zakwitach w tropikalnych i subtropikalnych strefach przybrzeżnych, a, w sprzyjających okolicznościach, nawet w wodach umiarkowanych (BEARDALL 2008). Duże zakwitki (Rys. 2) notowano np. w Zatoce Pensacola, Zatoce Florydzkiej (PHILIPS i współaut. 1999), Zatoce San Francisco (NING i współaut. 2000), Morzu Śródziemnym (BEC i współaut. 2005, SOROKIN i ZAKUSKINA 2010), Morzu Bałtyckim (KUOSA 1991) i Morzu Czarnym (UYSAL 2000).

Dotychczas najlepiej opisany i zanalizowany zakwit sinic pikoplanktonowych wystąpił w północnej części Adriatyku (SORO-

KIN i współaut. 2004, SOROKIN i ZAKUSKINA 2010). W licznych pracach badawczych autorzy opisali zaburzenia lokalnego ekosystemu spowodowane masowym pojawieniem się pikoplanktonu. Zjawisko eutrofizacji w przybrzeżnym ekosystemie Comacchio po raz pierwszy wywołało zakwit sinic pikoplanktonowych w tamtejszych lagunach w 1985 r. Zakwit ten spowodował śmierć dużej części zarówno fauny, jak i flory bentosowej, a także straty ekonomiczne. W tym okresie niezwykle gęsta biomasa sinic pikoplanktonowych oraz jej negatywne skutki dla otoczenia, były nowym, niespotykanym dotąd zjawiskiem w Europie. Zakwit w lagunach Comacchio został uformowany głównie przez komórki sinic luźno zawieszane w śluzie, co sprawiało, że filtrujące małże i widłonogi nie mogły się nimi odżywiać. Śluzowe kolonie sinic stanowią ochronę przed ich wyżeraniem (PASSONI i CALLIERI 2000). Gatunki z rodzajów *Cyanocystis* i *Coelosphaerium*, notowane w lagunach Comacchio, należą do organizmów toksycznych (KOMAREK 1996). W ekosystemie zaobserwowano znaczną redukcję liczebności organizmów typowo żerujących na pikoplanktonie, co może być wynikiem działania toksyn. Ponadto, utrzymujący się zakwit pikoplanktonowych sinic spowodował efekty typowe dla hipereutrofizacji, takie jak: (i) drastyczny wzrost mętności wody, skutkujący śmiercią flory bentosowej w wyniku niedoboru światła, (ii) hiperakumulacje

materii organicznej oraz fosforu całkowitego w kolumnie wody i w osadzie, (iii) warunki beztlenowe w warstwach przydennych, a także (iv) akumulację siarczków w osadzie (SOROKIN i współaut. 2004). Negatywny wpływ na ekosystem został wzmocniony poprzez toksyczne oddziaływanie na zwierzęta, stanowiące ważne ogniwa w pelagicznej sieci troficznej. Zakwitowi towarzyszyły drastyczne zmiany w zbiorowiskach bentosowych. Wcześniej dno laguny było pokryte licznymi gatunkami makrofitów. Podczas zakwitu, roślinność bentosowa prawie całkowicie zniknęła i została zastąpiona przez maty mikrobiologiczne (SOROKIN i ZAKUSKINA 2010). Ten niezwykle gęsty zakwit pikoplanktonowych sinic zdominował ekosystem Comacchio na wiele lat, nie wykazując żadnych sezonowych lub długoterminowych zmian. Podobne zjawisko zaobserwowano w słodkowodnych zbiornikach wodnych w Maroku (OUDRA i współaut. 2002) wskazując, że organizmy odpowiedzialne za te zmiany mogły zostać przeniesione przez migrujące ptaki z Północnej Afryki. Obserwacje z 1993, 1995, 1996 i 2001 r. potwierdziły utrzymywanie się zakwitu. OUDRA i współaut. (2002) sugerowali, że głównym powodem tego zjawiska był brak kontrolowania liczebności organizmów pikoplanktonowych przez konsumentów, w związku z zapaścią fauny filtrującej. Wyniki przeprowadzonych analiz wskazują zatem na niebezpieczny charakter zakwitów sinic pikoplanktonowych. Opisane zakwitki mają tendencję do rozprzestrzeniania się oraz utrzymywania przez długi czas, a także powodują drastyczne, niekorzystne zmiany w ekosystemach wodnych.

Sinice pikoplanktonowe, mimo swojej wszechobecności, wciąż pozostają grupą słabo poznanych organizmów. Dotychczas opublikowano zaledwie kilka prac mówiących o wydzielaniu przez nie mikrocytyn, neurotoksyn i innych związków. Problem stanowi również fakt, że części gatunków, mimo powszechnego występowania w środowisku, nie udaje się hodować w warunkach laboratoryjnych. Jednak rozwój metod analitycznych sprawia, że szanse na poszerzenie wiedzy na temat fizjologii sinic pikoplanktonowych wciąż rosną. Koniecznym jest, aby dokładnie zbadać rolę tych drobnych organizmów w ekosystemach wodnych. Sinice pikoplanktonowe pojawiają się we wszystkich typach akwenów, stanowiąc potencjalne zagrożenie dla innych organizmów oraz ludzi, korzystających z naturalnych zbiorników wodnych. Poznanie tej grupy organizmów jest niezwykle istotne, zwłaszcza, że część sinic pikoplanktonowych zdolna jest do tworzenia masowych zakwitów i uwalniania szkodliwych wtórnych metabolitów. Należy jednakże

pamiętać, że są one również ważnym komponentem ekosystemów wodnych, odpowiadającym za znaczną część produkcji tlenu na świecie oraz stanowiącym podstawę oceanicznych sieci troficznych.

Streszczenie

Sinice pikoplanktonowe stanowią podstawowy element ekosystemów wodnych, występując zarówno w zbiornikach słodkich, brackich, jak i otwartych wodach oceanicznych. Pełnią one kluczową rolę w produkcji pierwotnej, a ich największy udział notuje się w wodach oligotroficznymi. Jednak dotychczasowe informacje na temat tych organizmów wciąż pozostają niewystarczające. W ostatnich latach wzrosła liczba doniesień dotyczących masowych zakwitów sinic pikoplanktonowych, ich potencjalnej toksyczności, a także szkodliwego wpływu na całe ekosystemy wodne. Dokładne poznanie mechanizmów odpowiedzialnych za ekspansję tych wodnych fotoautotrofów jest niezwykle ważne dla lepszego zrozumienia funkcjonowania środowiska morskiego. W pracy podsumowano dotychczasowy stan wiedzy na temat sinic pikoplanktonowych oraz przybliżono najnowsze informacje potwierdzające ich zdolność do tworzenia masowych zakwitów w wielu ekosystemach wodnych.

LITERATURA

- ANTIA N. J., CHENG J. Y., 1970. *The survival of axenic cultures of marine planktonic algae from prolonged exposure to darkness at 20°C*. Phycologia 9, 179-183.
- AHLGREN N. A., ROCAP G., 2012. *Diversity and distribution of marine Synechococcus: multiple gene phylogenies for consensus classification and development of qPCR assays for sensitive measurement of clades in the ocean*. Front Microbiol. 3, 213.
- BAILEY-WATTS A. E., BINDLOSS M. E., BELCHER J. H., 1968. *Freshwater primary production by a blue-green alga of bacterial size*. Nature 220, 1344-1345.
- BEARDALL J., 2008. *Blooms of Synechococcus: An analysis of the problem worldwide and possible causative factors in relation to nuisance blooms in the Gippsland Lakes*. Monash University, 1-8.
- BEC B., HUSSEINI-RATREMA J., COLLOS Y., SOUCHU P., VAQUET A., 2005. *Phytoplankton seasonal dynamics in a Mediterranean coastal lagoon: emphasis on the picocyanobacteria community*. J. Plankton Res. 27, 881-894.
- BLÁHA L., MARŠÁLEK B., 1999. *Microcystin production and toxicity of picocyanobacteria as a risk factor for drinking water treatment plants*. Algol. Stud. 92, 95-108.
- CALLIERI C., 2010. *Single cells and microcolonies of freshwater picocyanobacteria: A common ecology*. J. Limnol. 69, 257-277.
- CALLIERI C., STOCKNER J. G., 2002. *Freshwater autotrophic picoplankton: a review*. J. Limnol. 61, 1-14.
- CALLIERI C., CRONBERG G., STOCKNER J. G., 2012. *Freshwater picocyanobacteria: single cells, microcolonies and colonial forms*. [W:] *Ecology of Cyanobacteria II*. WHITTON B. A. (red.). Springer Netherlands, 229-269.
- CHISHOLM S. W., OLSON R. J., ZETTLER E. R., GÖERICKE R., WATERBURY J. B., WELSCHEMEYER, N. A., 1988. *A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone*. Nature 334, 340-343.

- COX P. A., BANACK S. A., MURCH S. J., 2003. *Biomagnification of cyanobacterial neurotoxins and neurodegenerative disease among the Chamorro people of Guam*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 100, 13380-13383.
- DREWS G., PRAUSER H., UHLMANN D., 1961. *Masenvorkommen von Synechococcus plancticus nov. spec., einer solitären, planktischen Cyanophyce, in einem Abwasserteich. Beitrag zur Kenntnis der sogenannten "µ-Algen"*. Archiv Fur Mikrobiol. 39, 101-115.
- FAHNENSTIEL G.L., SICKO-GOAD L., SCAVIA D., STORMER E.F., 1986. *Importance of picoplankton in lake Superior*. Canad. J. Fisheries Aquat. Sci. 43, 55-71.
- FLOMBAUM P., GALLEGOS J. L., GORDILLO R. A., RINCON J., ZABALA L. L., JIAO N., KARL D. M., LI W. K., LOMAS M. W., VENEZIANO D., 2013. *Present and future global distributions of the marine Cyanobacteria Prochlorococcus and Synechococcus*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 110, 9824-9829.
- FRAZÃO B., MARTINS R., VASCONCELOS V., 2010. *Are known cyanotoxins involved in the toxicity of picoplanktonic and filamentous north atlantic marine cyanobacteria?* Marine Drugs 8, 1908-1919.
- GUILLARD R. R. L., MURPHY L. S., FOSS P., LIAEN-JENSEN S., 1985. *Synechococcus spp. as likely zeaxanthin-dominant ultraphytoplankton in the North Atlantic*. Limnol Oceanogr. 30, 412-414.
- HAMILTON T. J., PAZ-YEPES J., MORRISON R. A., PALENIK B., TRESGUERRES M., 2014. *Exposure to bloom-like concentrations of two marine Synechococcus cyanobacteria (strains CC9311 and CC9902) differentially alters fish behaviour*. Conserv. Physiol. 2, 1-9.
- HAVERKAMP T. H., SCHOUTEN D., DOELEMANN M., WOLLENZIEN U., HUISMAN J., STAL L. J., 2009. *Colorful microdiversity of Synechococcus strains (picocyanobacteria) isolated from the Baltic Sea*. ISME J. 3, 397-408.
- HOPCROFT R.R., ROFF J.C., 1991. *Phytoplankton size fractions in tropical neritic ecosystems near Kingston, Jamaica*. J. Plankton Res. 13, 1069-1088.
- JAKUBOWSKA N., SZELĄG-WASIELEWSKA E., 2015. *Toxic Picoplanktonic Cyanobacteria-Review*. Marine Drugs 13, 1497-1518.
- JASSER I., 1993. *Pikoplankton, najdrobniejszy składnik fitoplanktonu: występowanie, struktura i funkcja*. Wiadomości Ekologiczne 39, 3-19.
- JASSER I., 2006. *The relationship between autotrophic picoplankton (APP) - the smallest autotrophic component of food web and the trophic status and depth of lakes*. Ecohydrol. Hydrobiol. 6, 69-77.
- JOHNSON P. W., SIEBURTH J. M. N., 1982. *In situ morphology and occurrence of eukariotic phototrophs of bacterial size in the picoplankton of estuarine and oceanic waters*. J. Phycol. 18, 318-327.
- JOINT I. R., OWENS N. J. P., POMROY A. J., 1986. *Seasonal production of photosynthetic picoplankton and nanoplankton in the Celtic Sea*. Marine Ecol. Progr. Ser. 28, 251-258.
- JOURNEY C. A., BEAULIEU K. M., BRADLEY P. M., 2013. *Environmental factors that influence cyanobacteria and geosmin occurrence in reservoirs*. [W:] *Current Perspectives in Contaminant hydrology and water resources sustainability*. BRADLEY P. M. (red.). Tech. Online, Rijeka, Croatia.
- JYOTHIBABU R., MOHAN A.P., JAGADEESAN L., ANJUSHA A., MURALEEDHARAN K.R., LALLU K.R., KIRAN K., ULLAS N., 2013. *Ecology and trophic preference of picoplankton and nanoplankton in the Gulf of Mannar and the Palk Bay, southeast coast of India*. J. Marine Syst. 111-112, 29-44.
- KOMAREK J., 1996. *Taxonomic and species delimitation of picoplanktonic cyanoprocarvates*. Algal Stud. 83, 119-179.
- KUOSA H., 1991. *Picoplanktonic algae in the northern Baltic Sea: Seasonal dynamics and flagellate grazing*. Marine Ecol. Progr. Ser. 73, 269-276.
- LANDSBERG J. H., 2002. *The effects of harmful algal blooms on aquatic organisms*. Rev. Fisheries Sci. 10, 113-390.
- LEAO P. N., ENGENE N., ANTUNES A., GERWICK W.H., VASCONCELOS V., 2012. *The chemical ecology of cyanobacteria*. Nat. Prod. Rep. 29, 372-391.
- MARTINS R., FERNANDEZ N., BEIRAS R., VASCONCELOS V., 2007. *Toxicity assessment of crude and partially purified extracts of marine Synechocystis and Synechococcus cyanobacterial strains in marine invertebrates*. Toxicon 50, 791-799.
- MARTINS R. F., RAMOS M. F., HERFINDAL L., SOUSA J. A., SKÆRVEN K., VASCONCELOS V. M., 2008. *Antimicrobial and cytotoxic assessment of marine cyanobacteria - Synechocystis and Synechococcus*. Marine Drugs 6, 1-11.
- MAZUR-MARZEC H., 2006. *Characterization of phyco toxins produced by cyanobacteria*. Oceanol. Hydrobiol. Stud. 35, 85-109.
- MAZUR-MARZEC H., SUTRYK K., KOBOS J., HEBEL A., HOHLFELD N., BŁASZCZYK A., JASSER I., 2013. *Occurrence of cyanobacteria and cyanotoxin in the Southern Baltic Proper. Filamentous cyanobacteria versus single-celled picocyanobacteria*. Hydrobiologia 701, 235-252.
- MURRELL M. C., LORES E. M., 2004. *Phytoplankton and zooplankton seasonal dynamics in a subtropical estuary: importance of cyanobacteria*. J. Plankton Res. 26, 371-382.
- NEILAN B. A., 2002. *The molecular evolution and DNA profiling of toxic cyanobacteria*. Curr. Issues Mol. Biol. 4, 1-11.
- NING X., CLOERN J. E., COLE B. E., 2000. *Spatial and temporal variability of picocyanobacteria Synechococcus sp. in San Francisco Bay*. Limnol. Oceanogr. 45, 695-702.
- NOT F., VALENTIN K., ROMARI K., LOVEJOY C., MASSANA R., TÖBE K., MEDLIN, L. K., 2007. *Picobiliphytes: a marine picoplanktonic algal group with unknown affinities to other eukaryotes*. Science 315, 253-255.
- OUDBA B., LOUDI M., VASCONCELOS V., 2002. *Microcystins from cyanobacteria in reservoirs of Morocco*. Environ. Toxicol. 17, 32-39.
- PARVATHI A., ZHONG X., PRADEEP RAM A.S., JACQUET S., 2014. *Dynamics of auto- and heterotrophic picoplankton and associated viruses in Lake Geneva*. Hydrol. Earth Syst. Sci. 18, 1073-1087.
- PASSONI S., CALLIERI C., 2000. *Picocyanobacteria single forms aggregated and microcolonies*. Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie 27, 1879-1883.
- PAZ-YEPES J., BRAHAMSHA B., PALENIK B., 2013. *Role of a Microcin-C-like biosynthetic gene cluster in allelopathic interactions in marine Synechococcus*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 110, 12030-12035.
- PHILIPS E. J., BADYLAK S., LYNCH T. C., 1999. *Blooms of the picoplanktonic cyanobacterium*

- Synechococcus* in Florida Bay, a subtropical inner-shelf lagoon. *Limnol. Oceanogr.* 44, 1166-1175.
- PLATT T., SUBBA-RAO D. V., IRWIN B., 1983. Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. *Nature* 301, 702-704.
- RICHARDSON T. L., JACKSON G. A., 2007. Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean. *Science* 315, 838-840.
- RIPPKA R., 1988. Isolation and purification of cyanobacteria. *Meth. Enzymol.* 167, 3-27.
- SÁNCHEZ-BARACALDO P., HANDLEY B.A., HAYES P.K., 2008. Picocyanobacterial community structure of freshwater lakes and the Baltic Sea revealed by phylogenetic analyses and clade-specific quantitative PCR. *Microbiology* 154, 3347-3357.
- SELHEIM F., HERFINDAL L., MARTINS R., VASCONCELOS V., DØSKELAND S. O., 2005. Neuro-apoptogenic and blood platelet targeting toxins in benthic marine cyanobacteria from the Portuguese coast. *Aquatic Toxicol.* 74, 294-306.
- SOROKIN Y. I., DALLOCCIO F., 2008. Dynamics of phosphorus in the Venice lagoon during a picocyanobacteria bloom. *J. Plankton Res.* 30, 1019-1026.
- SOROKIN Y. I., ZAKUSKINA O. Y., 2010. Features of the Comacchio ecosystem transformed during persistent bloom of picocyanobacteria. *J. Oceanogr.* 66, 373-387.
- SOROKIN P. Y., SOROKIN Y. I., BOSCOLO R., GIOVANNARDI O., 2004. Bloom of picocyanobacteria in the Venice lagoon during summer-autumn 2001: Ecological sequences. *Hydrobiologia* 523, 71-85.
- STAL L. J., ALBERTAN, P., BERGMAN B., VON BRÖCKEL K., GALLON J. R., HAYES P. K., WALSBY A. E., 2003. BASIC: Baltic Sea cyanobacteria. An investigation of the structure and dynamics of water blooms of cyanobacteria in the Baltic Sea - Responses to a changing environment. *Continent. Shelf Res.* 23, 1695-1714.
- STOCKNER, J. G., 1988. Phototrophic picoplankton: an overview from marine and freshwater ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* 33, 765-775.
- STOCKNER J. G., 1991. Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystems: the view from the summit. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 76, 483-493.
- STOCKNER J. G., ANTIA N. J., 1986. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: A multidisciplinary perspective. *Canad. J. Fisheries Aquat. Sci.* 43, 2472-2503.
- STRANSKY H., HÄGER A., 1970. Das Carotinoid-muster und die Verbreitung des lichtinduzierten Xanthophyllcyclus in verschiedenen Algenklassen. 4. Cyanophyceae und Rhodophyceae. *Archiv für Mikrobiol.* 72, 84-96.
- SUTTLE C. A., HARRISON P. J., 1986. Phosphate uptake rates of phytoplankton assemblages grown at different dilution rates in semi-continuous culture. *Canad. J. Fisheries Aquat. Sci.* 43, 1474-1481.
- 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, 69-77.
- TAI V., PALENIK B., 2009. Temporal variation of *Synechococcus* clades at a coastal Pacific Ocean monitoring site. *ISME J.* 3, 903-915.
- TAI V., BURTON R. S., PALENIK B., 2011. Temporal and spatial distributions of marine *Synechococcus* in the Southern California Bight assessed by hybridization to bead-arrays. *Marine Ecol. Progr. Ser.* 426, 133-147.
- UYSAL, Z., 2000. Pigments, size and distribution of *Synechococcus* spp. in the Black Sea. *J. Marine Syst.* 24, 313-326.
- WATERBURY J. B., WATSON S. W., GUILLARD R. R. L., BRAND L. E. E., 1979. Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic cyanobacterium. *Nature* 277, 293-294.

KOSMOS Vol. 66, 3, 465–474, 2017

JAKUB MACULEWICZ, SYLWIA ŚLIWIŃSKA-WILCZEWSKA, ADAM LATAŁA

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

EXPANSION OF PICOCYANOBACTERIA IN AQUATIC ECOSYSTEMS

Summary

Picocyanobacteria are common in freshwater, brackish and marine ecosystems throughout the world. They play an essential role in primary production and their domination in phytoplankton biomass is common particularly in oligotrophic waters. However, this group of photoautotrophic organisms still remains insufficiently investigated. The number of works on the occurrence of massive blooms of picocyanobacteria, their role in aquatic habitats and potential toxicity has notably increased in last years. Filling existing gaps in the knowledge of mechanisms responsible for the global expansion of these organisms can provide a better understanding of functioning of the aquatic environments. In this review, we summarized the most recent information concerning picocyanobacteria and the occurrence of their massive blooms in many aquatic ecosystems.

Keywords: aquatic ecosystems, blooms, picoplankton, picocyanobacteria